

11-107/2  
5(320) В.1

ISSN 0134—2428  
ISSN 0568—6547

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 1

1980

№ 5

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
НОВОСИБИРСК

*СИБ*

*ст. Серг*

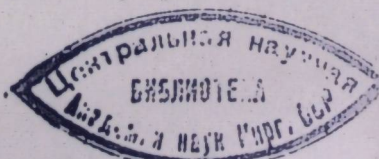
# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

## СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

|  |   |                    |                |
|--|---|--------------------|----------------|
| Год основания<br>журнала 1957<br>Год основания<br>серии 1963 | Периодичность журнала<br>15 номеров в год<br>Периодичность серии<br>3 выпуска в год | № 5(320)<br>Вып. 1 | Апрель<br>1980 |
|--|---|--------------------|----------------|

### СОДЕРЖАНИЕ

|  |     |
|--|-----|
| И. А. Полетаев. О «формуле роста» Шмальгаузена . . . . .   | 3   |
| И. А. Терсков, В. Н. Лопатин, Ф. Я. Сидько. Моделирование клеток и других биологических частиц трехслойными и однородными шарами . . . . .   | 9   |
| В. Г. Онищенко, Г. И. Яшихин. Обобщенная характеристика коэффициентов влагопереноса в почвах ненарушенного сложения . . . . .  | 14  |
| А. П. Абаимов, И. Ю. Короначинский. О полиморфизме листовенницы Гмелина и Кайндера . . . . .   | 19  |
| В. Т. Бакулин. Анатомическое строение древесины у индуцированных полиплоидов тополя . . . . .  | 25  |
| Ю. В. Науменко. Фитопланктон р. Оби ниже г. Новосибирска в связи с компенсационными мероприятиями при дноуглубительных работах . . . . .   | 31  |
| Б. Г. Ковров, Г. Н. Фиштейн. Распределение биомассы в синтетических замкнутых микробиоценозах в зависимости от видовой структуры . . . . .   | 35  |
| Н. А. Виолович. Краткий обзор палеарктических видов рода <i>Triglyphus</i> Loew, 1840 (Diptera, Syrphidae) . . . . .   | 40  |
| Н. А. Виолович. Обзор палеарктических видов рода <i>Lejota</i> Rondani, 1857 (Dipt., Syrphidae) . . . . .  | 44  |
| Н. А. Виолович. Новые палеарктические виды рода <i>Psilota</i> Meigen, 1822 (Dipt., Syrphidae) фауны Сибири. Сообщение 36. . . . .   | 47  |
| Н. П. Кривошенина. Новые данные о распространении редких дальневосточных насекомых-ксилобионтов . . . . .  | 51  |
| Ю. М. Растегаев. Экологические особенности оводов лошадей на территории Бурятской АССР . . . . .   | 55  |
| С. А. Бахвалов, С. В. Девятьярова. Особенности морфогенеза бакуловирусов при генерализованных полиэдросах у некоторых чешуекрылых в динамике инфекционного процесса . . . . .  | 58  |
| Ю. С. Равкин, В. И. Шадрин. Факторная классификация птиц по характеру их пространственного распределения . . . . .   | 65  |
| Н. А. Псаева, В. К. Шумный, Л. А. Першина. Изучение особенностей каллусогенеза у разных видов ячменя . . . . .   | 70  |
| М. Н. Гольшева, А. В. Аксенович, Л. П. Солоненко. Экспрессивность гена <i>Lys1</i> у гибридов между линией <i>Hiproly</i> CI 3947 и разными сортами ярового ячменя . . . . .   | 74  |
| М. Н. Юрисова. Д. В. Ключков, З. Н. Юрлова, Н. В. Акимова. Морфофункциональная характеристика гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной и половой систем в осенний и весенний периоды у порок ( <i>Lutreaola vison</i> Schreb.) . . . . . | 77  |
| А. Н. Шендеров, Л. Ю. Попова. Зависимость максимального уровня свечения <i>Photobacterium Belozerskii</i> и степени глюкозной репрессии люминесценции от концентрации в среде источника минерального азота . . . . .                     | 85  |
| А. Н. Шендеров, Л. Ю. Попова, И. Ю. Виделец. Влияние глюкозы на развитие биолюминесценции, индуцированной аминокислотами, у <i>Photobacterium Belozerskii</i> . . . . .  | 89  |
| Е. Н. Заворуева, Г. М. Терешкова, В. Н. Белянин. Сравнительное изучение темноустойчивости пигментной системы зеленых и синезеленых водорослей . . . . .  | 97  |
| Ф. Я. Сидько, В. П. Соколов, А. Ф. Сидько, В. С. Флимонов. Изучение спектральной яркости некоторых сельскохозяйственных культур . . . . .  | 103 |
| Э. Л. Климашевский, В. М. Дедов. Свойства растягивающихся клеточных стенок корня в связи с генетической вариабельностью устойчивости растений к Al-ионам . . . . .   | 108 |
| В. А. Кузьменко. Обратимое торможение роста побега, транспорт метаболитов и формирование клубней картофеля . . . . .   | 112 |



17-16 4/2

В. К. Войшиков, Г. Б. Лузова, В. П. Лемзяков. Количество свободных жирных кислот митохондрий озимой ржи при гипотермии . . . . . 119

В. Г. Мишаева, Т. А. Жанаева, Т. А. Волхонская. Влияние температуры сушки на количество флавонолов и активность расщепляющих их ферментов в растущих володушки . . . . . 125

М. Д. Степанова. Состояние и элементный химический состав пшеницы, выращенной на почвах, загрязненных свинцом и кадмием . . . . . 129

П. Т. Трофимов. Влияние засоления почвы на урожайность многолетних трав . . . . . 137

И. В. Лукьянов, А. Ф. Финченко, Р. А. Мартынюк. Изоферменты поджелудочного сока в норме и при хроническом экспериментальном панкреатите . . . . . 142

CONTENTS

I. A. Poletaev. On the Schmalhausen's development formula . . . . . 3

I. A. Terskov, V. N. Lopatin, F. Ya. Sidko. Modulation of cells and other biological particles by three cores and homogenous spheres . . . . . 9

V. G. Onishechenko, G. I. Yashichin. Generalized characteristic of hydraulic conductivity water in soils of intact cores . . . . . 14

V. T. Bakulin. On the wood anatomy of experimental polyploids of poplar . . . . . 25

Y. V. Naumenko. The phytoplankton of Ob river below Novosibirsk in connection with compensating measures when dredging works . . . . . 31

B. G. Kovrov, G. N. Fishtein. A distribution of biomass in synthetic closed microbial biocenosis depending on a species structure . . . . . 35

N. A. Violovich. Survey palaeartic on species of genus *Triglyphus* Loew, 1840 (Diptera, Syrphidae) . . . . . 40

N. A. Violovich. Survey palaeartic on species of genus *Lejota* Rondani, 1857 (Dipt., Syrphidae) . . . . . 44

N. A. Violovich. New Palaeartic species of the genus *Psilota* Meigen, 1822 (Dipt., Syrphidae) from the Siberian Fauna. 36-th contribution . . . . . 47

N. P. Krivosheina. New data a concerning distribution of the rare Far East xylobiont insects . . . . . 51

Ju. M. Rastegaev. Ecological features of the horses in the of middle ham (Buryat ASSR) . . . . . 55

S. A. Bakhvalov, S. W. Devjatjarova. Morphogenesis special features of Baculoviruses in the process of general polyhedrosis of some Lepidoptera in dynamics of infection . . . . . 58

Yu. S. Ravkin, V. I. Shadrina. Factor classification of bird's species according to their spatial distribution . . . . . 65

N. A. Isaeva, V. K. Shumny, L. A. Perschina. The examination of peculiarities in callus formation of barley different species . . . . . 70

M. I. Goleshava, A. V. Axenovich, L. P. Solonanko. Expressivity of the gene lys in hybrids between line Hiproly CI 3947 and different spring barley varieties . . . . . 74

M. N. Yurisoa, D. V. Klotchkov, Z. N. Yurlova, N. V. Akimova. Morphofunctional characteristics of the hypothalamo-hypophysial neurosecretory and Gonadal systems in autumn and spring in mink (*Lutreola vison* Schreb.) . . . . . 77

A. N. Shenderov, L. Yu. Popova. Dependence of the maximal level of light Photobacterium belozerskii degree of the glucose repression on the concentration in the medium of the mineral nitrogen . . . . . 85

A. N. Shenderov, L. Yu. Popova, I. Yu. Videlets. The influence of glucose on the bioluminescence development after aminoacids induction in Photobacterium belozerskii . . . . . 89

E. N. Zavoruyeva, G. M. Tereshkova, V. N. Belyanin. Comparative study of dark-stability of pigment system of green and greenblue algae . . . . . 97

F. Ya. Sidko, V. I. Sokolov, A. F. Sidko, V. S. Filimonov. The study of spectral luminance of certain agricultural plantations . . . . . 103

E. L. Klimoshevsky, V. M. Dedov. The properties of stretching cell membranes of root in relative to genetic variability of plant tolerance to Al<sup>3+</sup> . . . . . 108

V. A. Kuzmenko. Reversible Inhibition of Shoot Growth, Transportation of Metabolites, and Tuberculation of Potato . . . . . 112

V. K. Vojnikov, G. B. Luzova, V. P. Lemzyakov. The amount of free fat acids in winter rye mitochondria under hypothermy . . . . . 119

V. G. Minayeva, T. A. Dzanayeva, T. A. Volchonskaya. The effect of drying temperature on flavonol content and activities of flavonol degrading enzymes . . . . . 125

M. D. Stepanova. State and elemental chemical composition of wheat grown on soils polluted with cadmium and lead . . . . . 129

I. T. Trofimov. Influence of soil salinisation on the yield of perennial grass . . . . . 137

I. V. Lukyanov, A. F. Finchenko, K. A. Martyniuk. Isozymes of the pancreatic juice in the norm and in chronic experimental pancreatitis . . . . . 142

И. А. ПОЛЕТАЕВ

О «ФОРМУЛЕ РОСТА» ШМАЛЬГАУЗЕНА

Рост организма — растительного или животного — представляет собой сложный процесс, слагающийся из многих этапов и элементарных составляющих. Среди биологов нет единодушия в определении этого явления, в частности, разногласия возникают по вопросам включения в процесс «роста» увеличения массы отторгаемых тканей (экзувий, опад), тканей метаболически инертных (скелет, сухостой), редукции органов в ходе развития и т. п. Попытки свести рост, или хотя бы его этапы, к некоторым относительно простым закономерностям редко приводят к успеху, хотя и предпринимаются довольно часто.

Обычно принято типы роста классифицировать, различая рост «экспоненциальный», рост S-образный (типа кривой Ферхюльста) и рост «параболический» [1, 2] (обзор работ по проблемам роста организмов см., например [3]). Параболический рост хорошо описывается эмпирической формулой, предложенной академиком И. И. Шмальгаузенем [4]:

$$M = M_0 \left( \frac{t}{t_0} \right)^a \quad (1)$$

В логарифмических координатах эта закономерность выражается как

$$\lg M = C + a \lg t, \quad (2)$$

что дает на графике прямую.

Большое число экспериментальных измерений «параметров роста» организма (вес, размеры) как в эмбриональном, так и в постнатальном периоде хорошо укладывается на логарифмическую прямую, даваемую «формулой Шмальгаузена» (2), на довольно длительном отрезке времени. Обычно экспериментальная кривая состоит из прямолинейных участков различного наклона (рис. 1 и 2). Отдельные прямолинейные участки трактуются обычно как «этапы роста» (развитие отдельных тканей, органов и частей организма).

Формуле (1) соответствует дифференциальное уравнение роста:

$$\dot{M} = \frac{dM}{dt} = \frac{a}{t} M; \quad a = \text{const} > 0. \quad (3)$$

В отличие от известной «формулы органического роста Мальтуса»

$$\dot{M} = aM \quad (4)$$

в (3) множитель при  $M$  обратно пропорционален времени. Это последнее обстоятельство трудно объяснить или оправдать с точки зрения элементарных процессов, протекающих в тканях, что лишает в значительной степени формулу (1) экспликативного характера математической модели и оставляет за ней лишь роль эмпирического обобщения или «псевдо-модели».

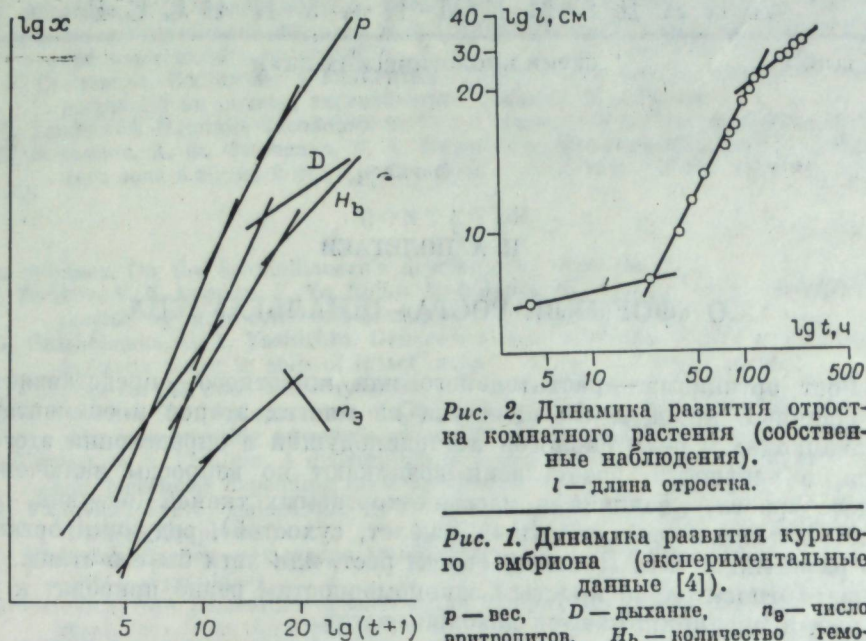


Рис. 1. Динамика развития куриного эмбриона (экспериментальные данные [4]).  
 $p$  — вес,  $D$  — дыхание,  $n_0$  — число эритроцитов,  $H_b$  — количество гемоглобина.

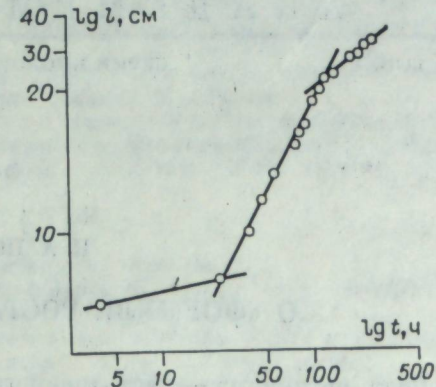


Рис. 2. Динамика развития отростка комнатного растения (собственные наблюдения).  
 $l$  — длина отростка.

### МОДЕЛЬ РОСТА $\mathfrak{M}_1$

Нами предлагается модель развития стебля высшего растения, которая, с одной стороны, имеет экспликативный характер (т. е. объясняет явление в целом свойствами и связями его элементов), а с другой — дает в результате кривую роста, практически не отличимую от (1). Аналогичные модели можно, разумеется, построить и для других случаев развития организма.

Мы исходим из предположений, изложенных ниже.

1. «Стебель» включает в себя, в пределах модели, все активные ткани, в том числе листовые; ткань стебля состоит из клеток разных поколений, которые нумеруются в порядке их появления: 0, 1, 2, ...,  $n$ . «Нулевым поколением» считаются клетки колеоптиля, которые непрерывно делятся с постоянной скоростью  $a_0$ .

2. Каждое деление клетки нулевого поколения дает одну клетку «первого» поколения и одну клетку исходной ткани, которая таким образом не убывает и остается постоянной по массе.

3. Клетки 1, 2, 3, ...,  $n$ -го ( $n=20$ ) поколения делятся симметрично с постоянными скоростями, давая при каждом делении две клетки поколения с номером, большим на единицу. Скорости деления считаем постоянными для каждого поколения, не возрастающими с номером поколения.

4. Число поколений ограничено (в примере модели их 20). Клетки последнего поколения не делятся. Масса и размер клеток всех поколений одинаковы, т. е. увеличение размеров клеток после деления не рассматривается и считается включенным в процесс деления; на это допущение нам дает некоторое право использование дифференциальных уравнений, где дискретные акты деления заменяются непрерывным изменением действительных переменных.

5. Форму стебля мы полагаем цилиндрической с постоянным поперечником, не рассматривая форму и расположение листьев. Рост стебля происходит только в длину, плотность расположения клеток по длине постоянна. Все клетки изобильно снабжены веществами, обеспечивающими рост. Рассмотрение ограничений по энергии и веществам мы откладываем до следующей модели  $\mathfrak{M}_2$ .

Процесс размножения клеток и роста стебля может быть записан в виде системы обыкновенных дифференциальных уравнений.

$$\left. \begin{aligned} \dot{m}_0 &= 0; \quad m_0 > 0, \\ \dot{m}_1 &= a_0 m_0 - a_1 m_1, \\ \dot{m}_2 &= 2a_1 m_1 - a_2 m_2, \dots, \\ \dot{m}_k &= 2a_{k-1} m_{k-1} - a_k m_k, \dots, \\ \dot{m}_n &= 2a_{n-1} m_{n-1}, \\ M &= \sum_{h=0}^n m_h. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

Здесь  $m_0$  — масса (число) клеток колеоптиля,  $m_k$  — масса (число) клеток  $k$ -го поколения,  $a_k$  — скорость размножения  $k$ -го поколения  $a_k \leq a_{k-1}$ ,  $M$  — суммарная масса клеток стебля.

Решение системы (5) может быть получено аналитически. Для случая, когда все  $a_k = a_0 = \text{const}$ , решение записывается в виде:

$$m_k = 2^{k-1} m_0 \left[ 1 - e^{-a_0 t} \left( 1 + \sum_{j=1}^{k-1} \frac{(a_0 t)^j}{j!} \right) \right]. \quad (6)$$

Для  $k=n$  уравнение для  $m_n$  несколько отличается от (6). Решение для случая, когда значения всех  $a_k$  различны, записывается громоздко, и мы его опускаем.

На рис. 3 приведены результаты решения системы (5) в виде графика  $\lg M = f(\lg t)$ . Кривые 1 и 2 соответствуют одинаковым значениям  $a_k$  для всех поколений.

Кривая 3 соответствует убывающим скоростям деления с ростом номера поколения; на кривой 3 число поколений равно 8 (а не 20, как на кривых 1 и 2). Из рис. 3 следует, что рост в соответствии с системой (5) неотличим по форме кривой от роста по «формуле Шмальгаузена» (1). Отметим также, что система (5) допускает, но не требует убывания со временем коэффициентов прироста  $a_k$  в (5).

Переломы кривых (см. рис. 3) не соответствуют «изменению характера развития организма», ибо кривые целиком построены по единому закону, выраженному (5). Перелом этот приблизительно соответствует моменту времени, когда «младшие поколения» клеток переходят к стационарному характеру развития; иначе, — биомасса младших поколений становится постоянной. Таким образом, решение системы (5) можно с полным правом называть наравне с (1) «формулой Шмальгаузена».

### МОДЕЛЬ РОСТА $\mathfrak{M}_2$

Модель  $\mathfrak{M}_1$  с течением времени  $t$  не приводит к остановке роста, хотя и демонстрирует его замедление. Более подробная модель  $\mathfrak{M}_2$  обладает свойством останавливать рост на некотором этапе, а также дает возможность ввести некоторые побочные эффекты, связанные с остановкой роста.

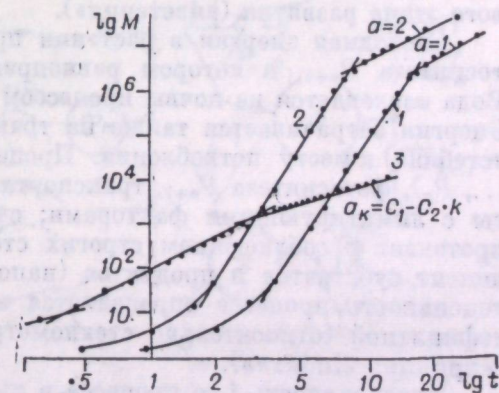


Рис. 3. Динамика возрастания биомассы в математической модели  $\mathfrak{M}_1$ . Кривые 1 и 2 —  $a_k = a_0 = 1$ ;  $a_0 = 2$ ; кривая 3 —  $a_k = c_1 - c_2 \cdot k$ ;  $M$  — биомасса.

Система дифференциальных уравнений модели  $\mathcal{M}_2$  построена с использованием «принципа Либиха» [5, 6] и записывается следующим образом:

$$\dot{m}_0 = 0, \quad m_0 > 0,$$

$$\dot{m}_1 = a_1 P_1 - a_2 P_2,$$

$$\dot{m}_2 = 2a_2 P_2 - a_3 P_3, \dots,$$

$$\dot{m}_k = 2a_k P_k - a_{k+1} P_{k+1}, \dots,$$

$$\dot{m}_n = 2a_n P_n,$$

$$M = \sum_{k=0}^n m_k;$$

$$\dot{E} = g_1 P_1 - g_2 \sum_1^n a_i P_i - g_3 \left( h_1 P_{n+2} + h_2 M \sum_1^n a_i P_i - h_4 M^2 \right),$$

$$\dot{Q} = f_1 P_{n+2} - f_2 P_{n+1} - f_3 \sum_1^n a_i P_i - f_4 M, \quad (7)$$

$$\dot{x} = u - r_1 x - r_2 P_{n+3},$$

$$P_1 = \min \{ m_0, E_1/b_1, q_1/c_1 \},$$

$$P_2 = \min \{ m_1, E_2/b_1, q_2/c_1 \}, \dots,$$

$$P_n = \min \{ m_{n-1}, E_n/b_1, q_n/c_1 \},$$

$$P_{n+1} = \min \{ u_0 M, q_{n+1}/c_2, E_0^+ \},$$

$$P_{n+2} = \min \{ E_q/b_3, Q_0^+ \},$$

$$P_{n+3} = \min \{ x, f_0 E, F \},$$

$$E_0^+ = \max \{ 0, (b_0 M - E) \};$$

$$Q_0^+ = \max \{ 0, (c_0 M - Q) \}.$$

Гипотезы 1—5, изложенные для модели  $\mathcal{M}_1$ , сохраняются и для модели  $\mathcal{M}_2$ , но должны быть дополнены. Прежде всего в модель вводится понятие компоненты: количество содержащейся в растении свободной энергии  $E$  (представленной богатыми веществами);  $Q$  — запас «воды», а точнее раствора минеральных и органических веществ, содержащихся в тканях; некоторое гипотетическое «гормональное» вещество  $x$ , ответственное за начало дифференцировки клеток стебля и за начало нового этапа развития («цветения»).

Свободная энергия в растении производится только процессом фотосинтеза  $P_{n+1}$ , в котором равноправно участвуют все клетки стебля. Вода привлекается из почвы процессом  $P_{n+2}$  с затратой свободной энергии. Энергия затрачивается также на транспорт воды от «корня» (основания «стебля») к месту потребления. Процессы размножения клеток ( $P_1, P_2, \dots, P_n$ ), фотосинтеза  $P_{n+1}$ , транспорта, добычи воды описаны как процессы с лимитирующими факторами; считается, что каждый из процессов протекает с соблюдением строгих стехиометрических соотношений компонент субстратов и продуктов (наподобие химического процесса) и интенсивность процесса определяется величиной потока на вход процесса дефицитной (относительно стехиометрических соотношений) компоненты («принцип Либиха»).

Интенсивность  $j$ -го процесса в линейном приближении задается формулой

$$P_j = \min \left\{ \frac{\sigma_{ij} x_i}{\alpha_{ij}} \right\}, \quad (8)$$

где  $\sigma_{ij} x_i$  — поток  $i$ -й компоненты на вход  $j$ -го процесса,  $\alpha_{ij}$  — стехиометрические числа ( $i$ -й компоненты в  $j$ -м процессе). Поток  $i$ -й компоненты в

данной модели, использующей линейное приближение, считается пропорциональным количеству (запасу) компоненты  $x_i$  в данный момент времени;  $c_{ij} = \text{const} > 0$ . Возможны другие предположения о виде выражений для потоков субстратов.

Процессы размножения клеток разных поколений  $k$  могут лимитироваться либо массой делящихся клеток предыдущего поколения  $m_{k-1}$ , либо потоком воды  $q_k$ , либо потоком свободной энергии  $E_k$  (подвижными углеводами, содержащимися в растворе и потребляемыми на построение «тела» клеток, а также используемыми на энергетические затраты размножения и роста). В формулах (7)  $q_k$  — потоки воды на вход  $k$ -го процесса,  $E_k$  — потоки энергии,  $b_1, c_1$  — соответствующие стехиометрические числа, одинаковые для всех поколений.

Процесс фотосинтеза может лимитироваться: 1) потоком раствора  $q_{n+1}$ , 2) суммарным потоком активного излучения  $u_0 M$  (пропорциональным поверхности стебля, т. е. его биомассе  $M$ , так как стебель цилиндрический с постоянным поперечником), избытком продукта  $F_0^+$  (ретроингибция). Остальные субстраты процесса полагаются в избытке. Ретроингибция введена исходя из предположения, что продукты фотосинтеза не преобразуются в компоненты долговременного запаса (клубни, корневища и т. п.) и не выводятся из растения, поэтому избыток этих продуктов может затормозить процесс их получения. Максимальное содержание  $E$  пропорционально  $M$ .

Процесс поглощения раствора из почвы лимитируется потоком свободной энергии, либо избытком раствора в тканях в силу ограниченной влажности тканей. Поток извлекаемой из почвы воды на единицу затраченной энергии пропорционален влажности почвы. Общій допустимый расход свободной энергии в единицу времени (максимальный суммарный поток энергии на входы всех процессов)  $v_0$  пропорционален полному количеству энергии, содержащейся в растении в данный момент  $E$ ;  $v_0 = g_0 E$ ;  $g_0 = \text{const} > 0$ . Потоки на входы каждого из процессов пропорциональны их номинальным «потребностям», нормированным суммой общих потребных расходов; для процессов роста «потребность» определялась произведением  $v_k = a_k m_k$ , для процесса извлечения влаги  $v_{n+2}$  — общим потоком воды для всех потребителей, для процессов транспорта — произведением массы, перемещаемой в единицу времени, на длину пути перемещения. Поток на вход потребителя  $E_k = g_0 E \cdot (v_k / \sum v_k)$ .

Распределение потоков воды производилось аналогично:

$$q_k = F_0 \cdot Q \cdot (w_k / \sum w_k),$$

$$F_0 = \text{const} > 0,$$

где  $w_k$  — номинальные потребности, рассчитанные по

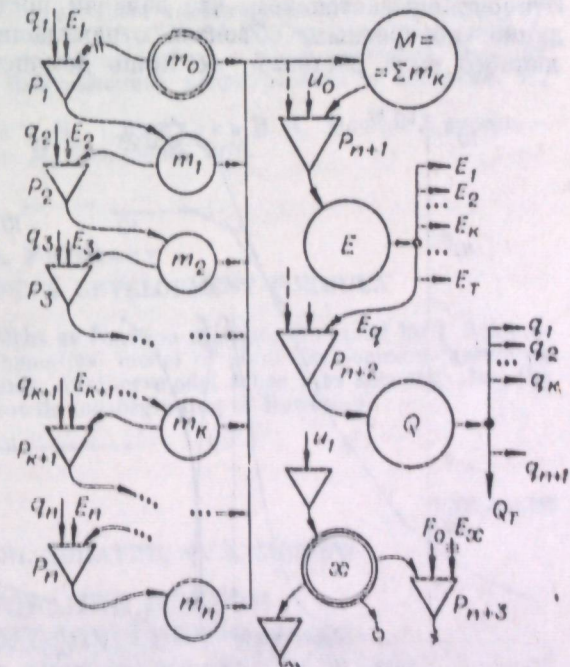


Рис. 4. Схема модели  $\mathcal{M}_2$ .

$m_k$  — биомасса  $k$ -го поколения клеток,  $M$  — суммарная биомасса,  $E$  — запас свободной энергии,  $Q$  — запас воды,  $x$  — запас «ростового вещества»,  $P_1, P_2, \dots, P_n$  — процессы размножения клеток,  $P_{n+1}$  — процесс фотосинтеза,  $P_{n+2}$  — процесс извлечения воды из почвы,  $P_{n+3}$  — конкурентный процесс потребления «ростового вещества»  $\mathcal{M}_1$ .

максимальным значениям интенсивностей процессов,  $Q$  — общее количество раствора. Расходы воды на транспирацию пропорциональны поверхности (т. е. для цилиндра — биомассе) и коэффициенту  $F_4$ , растущему с температурой и уменьшающемуся с ростом влажности атмосферы.

Фактические расходы энергии и раствора процессами-потребителями определялись не по максимуму, а по реальным значениям в данный момент времени интенсивностей процессов. Заметим, что уравнение для  $E$  (7) нелинейно; расход энергии на транспорт раствора для транспирации пропорционален  $M^2$ .

Мнемоническая схема модели  $M_2$  представлена на рис. 4.

Интегрирование системы (7), проводившееся численным методом, дает кривые роста, сходные с моделью  $M_1$ , с тем, однако, отличием, что рост останавливается на некотором этапе по причине дефицита энергии (расход энергии возрастает быстрее возрастания массы).

На рис. 5 приведены кривые роста модели  $M_2$  для различных освещенностей. Прекращение роста происходит раньше при меньшей освещенности. На рисунке показаны также (в натуральном масштабе по вертикальной оси) изменения содержания свободной энергии  $E$  и количества «ростового вещества»  $x$ . Последнее практически отсутствует до некоторого момента времени, а затем резко возрастает, давая тем самым возможность для начала процессов дифференцировки и нового этапа развития.

Рис. 6 иллюстрирует влияние усиления транспирации на рост. При увеличении коэффициента  $E_4$ , имитирующего в модели скорость транспирации, предельный размер растения уменьшается и прекращение роста наступает раньше, что соответствует экспериментальным данным.

Следует заметить, что все числовые значения коэффициентов в моделях  $M_1$  и  $M_2$  взяты произвольно, лишь со слабой ориентацией на фактические данные (главным образом из-за трудности получения таковых). Это оправдывается тем, что задачей построения моделей являлось не создание «портретных» субъектов, отражающих свойства какого-либо определенного вида растений, но лишь демонстрация возможности правдопо-

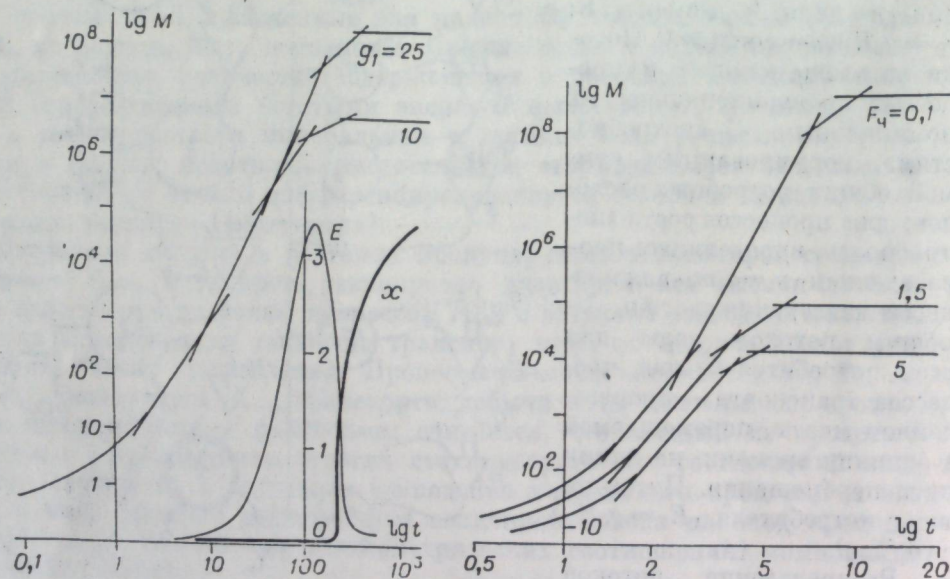


Рис. 5. Динамика возрастания биомассы при различных освещенностях в модели  $M_2$ .

$g_1$  — количество свободной энергии, запасаемой в единицу времени в процессе фотосинтеза,  $E$  — общее количество свободной энергии,  $x$  — количество «ростового вещества».

Рис. 6. Влияние усиления транспирации на рост биомассы в модели  $M_2$ .

$F_4$  — количество влаги, испаряемой в единицу времени на единицу поверхности.

добного воспроизведения явлений роста с помощью математической модели подобного типа.

Следует заметить, что в модели  $M_2$  при изменении компоненты лимитирования процессов роста происходит изменение наклона кривой («изломы») вверх или вниз, причем между изломами отрезки кривой остаются близкими к прямолинейным. Эти новые изломы, в отличие от изломов на кривых модели  $M_1$ , могут быть отнесены к «изменению характера развития растения», что соответствует ходу экспериментальных кривых. Точные закономерности, которым подчиняются координаты изломов и наклоны кривой, установить не удалось.

Отметим также попытки варьировать значения параметров  $a_k$  (5). Существует мнение, опирающееся на ряд наблюдений, что длительность фазы деспирализации и репликации ДНК увеличивается с номером поколения за счет уменьшения числа пунктов начала этого процесса и соответствующего удлинения средней и максимальной длины участков деспирализации. Нами были введены соответствующие изменения величин  $a_k(k)$ , исходя из различных предположений о законе уменьшения числа пунктов начала процесса деспирализации. Результирующая кривая при этом заметно не изменяла своего характера, оставаясь кусочно-прямолинейной. Так, на рис. 3 кривая 3 получена с использованием уравнения  $a_k = c_1 - c_2 k$ .

Институт математики СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
30/XI 1978

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста. — В кн.: Рост животных. М., 1935.
2. Винберг Г. Г. Взаимозависимость роста и энергетического обмена. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., Наука, 1975.
3. Зотин А. И. Количественные теории роста. — В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., Наука, 1975.
4. Терскова М. И. Исследование параметров, характеризующих динамику развития куриного эмбриона. — Изв. СО АН СССР, 1970, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.
5. Полетаев И. А. Использование принципа Либиха в математических моделях метаболизирующих систем. — В кн.: Имитационное моделирование и экология. М., Наука, 1975.
6. Гильдерман Ю. И., Кудрина К. Н., Полетаев И. А. Модели Л-систем. — В кн.: Исследования по кибернетике. М., Сов. радио, 1970.

I. A. Poletaev

#### ON THE SCHMALHAUSEN'S DEVELOPMENT FORMULA

Parabolic dependence of plant weight as function of time, described by I. Schmalhausen (1), is demonstrated on a mathematical model of plant development, assuming several cell generations in plant's tissues. Another model takes into account, also, the energy metabolism, the stoppage of growth and beginning of flowering.

УДК 535.343

И. А. ТЕРСКОВ, В. И. ЛОПАТИН, Ф. Я. СИДЬКО

#### МОДЕЛИРОВАНИЕ КЛЕТОК И ДРУГИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЧАСТИЦ ТРЕХСЛОЙНЫМИ И ОДНОРОДНЫМИ ШАРАМИ

Точная теория о поглощении и рассеянии света биологическими частицами произвольных размеров и структур отсутствует, важную информацию об их оптических свойствах, однако, можно получить на основе исследований взаимодействия излучения с модельными частицами. Нап-

более близкими к реальным биологическим объектам — одноклеточным организмам шарообразной формы — являются трехслойные сферические частицы, у которых тонкий слой имитирует оболочку, второй слой — протоплазму, а центральная часть — ядро или другие включения клеток.

Вычисление факторов эффективности рассеяния и поглощения данных частиц по точным формулам представляется трудной задачей [1—5]. Необходимо упрощение моделей.

В настоящей работе исследуется возможность рассмотрения факторов эффективности поглощения  $K_p^T$  и рассеяния  $K_r^T$  трехслойных сферических «мягких» частиц как функций усредненного по объему показателя преломления  $\bar{m}$ :

$$K_p^T = K_p(\bar{m}), \quad K_r^T = K_r(\bar{m}) \quad (1)$$

или эффективного показателя преломления  $m_3$ :

$$K_p^T = K_p(m_3), \quad K_r^T = K_r(m_3), \quad (2)$$

где

$$\bar{m} = v_{13}^3(m_1 - m_2) + v_{23}^3(m_2 - m_3) + m_3, \quad (3)$$

$K_p$  и  $K_r$  — факторы эффективности (коэффициенты) поглощения и рассеяния для однородных шаров соответственно;  $m_1 = n_1 - i\chi_1$ ,  $m_2 = n_2 - i\chi_2$ ,  $m_3 = n_3 - i\chi_3$  — показатели преломления вещества ядра, окружающего слоя и оболочки,  $v_{13} = \frac{r_1}{r_3}$ ,  $v_{23} = \frac{r_2}{r_3}$ ;  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $r_3$  — радиусы соответствующих слоев (рис. 1). Относительные показатели преломления —  $m_{ij} = \frac{m_i}{m_j}$  ( $i = 1, 2, 3$ ;  $j = 1, 2, 3, 4$ ). Факторы эффективности поглощения  $K_p^T$ ,  $K_p$  и рассеяния  $K_r^T$ ,  $K_r$  являются безразмерными величинами и показывают, какая часть светового потока, попавшего внутрь контура частицы, поглощается и рассеивается соответственно.

Выражения для факторов эффективности  $K_p^T$ ,  $K_p$ ,  $K_r^T$  и  $K_r$  и методы их вычисления приведены в работах [3—5].

Вычисления выполнены для частиц с  $\rho_3 = 0,2(0,1)2(0,2)3(0,5)5(1)10(2)20(5)50$ ,  $n_{14} = 1,01(0,01)1,14$ ,  $\chi_{14} = 0, 10^{-4}, 10^{-3}, 10^{-2}$  ( $i = 1, 2, 3$ ), относительной толщиной оболочки  $h = \frac{r_3 - r_2}{r_3} = 1 - \frac{r_2}{r_3} \leq 0,01$ . Здесь

$\rho_3 = \frac{2\pi r_3}{\lambda}$  — параметр дифракции,  $\lambda$  — длина волны падающего излучения в среде. Числа, стоящие в скобках, указывают шаг, или интервал, между значениями параметров, для которых выполнялись вычисления. Отношения радиусов  $v_{23} \geq 0,99$ , а  $v_{13}$  варьировались в пределах  $0,2 \leq v_{13} \leq 0,8$ . При расчетах максимальные разности относительных показателей преломления веществ компонентов частиц  $|\Delta n_{23}^4| = |n_{24} - n_{34}|$ ,  $|\Delta n_{12}^4| = |n_{14} - n_{24}|$  одновременно не превышали 0,04, т. е. составляли не более 4% от величин  $n_{14}$ ,  $n_{24}$  и  $n_{34}$ . Размеры и оптические параметры рассматриваемых частиц соответствуют усредненным размерам и оптическим константам клеток, суспендированных в воде, и их компонентов в ультрафиолетовом, видимом и ближнем инфракрасном диапазонах длин волн.

Относительная погрешность вычисления оптических характеристик при сведении трехслойной частицы к однородной с некоторым усредненным по объему показателем преломления оценивалась по ве-

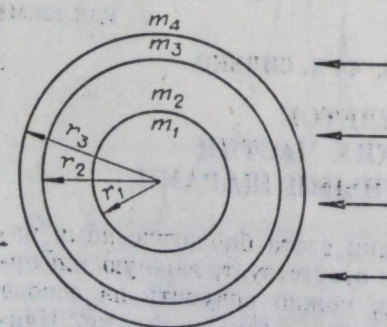


Рис. 1. Трехслойная частица.

личине отношений:

$$f_p = \frac{K_p^T - K_p(\bar{m})}{K_p^T} \cdot 100\%; \quad (4)$$

$$f_r = \frac{K_r^T - K_r(\bar{m})}{K_r^T} \cdot 100\%. \quad (5)$$

1. Рассмотрим влияние структуры трехслойной частицы на величину относительной погрешности  $f_p$ .

Определенный интерес представляет случай  $\chi_{34} \leq \chi_{24}$ , рассматриваемый ниже в пунктах а, б, при котором оболочка практически не влияет на поглощение света (т. е. при этом условии биологическую частицу шарообразной формы можно моделировать двухслойным шаром).

а) Частицы с  $\chi_{34} \leq \chi_{24}$ ,  $\chi_{14} \leq \chi_{24}$ . Вычисления показывают, что для исследуемых частиц  $|f_p| < 6\%$ . При уменьшении  $v_{13}$  эффективность при уменьшении рассматриваемой модели увеличивается. Так, при  $v_{13} = 0,6$  максимальное значение  $|f_p|$  падает до 4%, при  $v_{13} = 0,4$  — до 2%, при  $v_{13} = 0,2$  — до 1%. Аналогичная зависимость и от  $|\Delta n_{12}^4|$ , например, при  $|\Delta n_{12}^4| = 0,02$   $|f_p| < 4\%$  ( $v_{13} = 0,8$ ),  $|f_p| < 1\%$  при  $v_{13} \leq 0,6$ . При  $\Delta n_{12}^4 < 0$   $f_p < 0$  для всего рассматриваемого диапазона значений  $\rho_3$ . Если  $\Delta n_{12}^4 > 0$ , то  $f_p \geq 0$ . Для малых частиц ( $\rho_3 \ll 1$ ), так же как и для частиц с  $\chi_{14} \approx \chi_{24}$ ,  $|f_p| \leq 1\%$ .

б) Частицы с  $\chi_{34} \leq \chi_{24}$ ,  $\chi_{14} > \chi_{24}$ . Для шаров с  $\chi_{14} \leq 10^{-3}$  погрешность сведения  $K_p^T$  к  $K_p(\bar{m})$  невелика (менее 9%). Исключением является узкий диапазон значений дифракционного параметра  $\rho_3$  ( $3 < \rho_3 < 4$ ), где  $f_p$  достигает 13%. Причем это происходит только в случае непоглощающего второго слоя и  $v_{13} \approx 0,2$  ( $n_{14} = 1,13$ ,  $n_{24} = 1,09$ ). С возрастанием  $\chi_{24}$  относительная погрешность  $|f_p|$  уменьшается.

Иное поведение  $f_p(\rho_3)$  при  $\chi_{14}$ , близком к  $10^{-2}$  (рис. 2). При этом значении  $\chi_{14}$  в некотором диапазоне  $\rho_3 > 10$  фактор эффективности поглощения  $K_p^T$  ( $m_1, m_2, m_3$ ) заметно отличается от  $K_p(\bar{m})$ : для  $\chi_{24} = 0$ ,  $n_{14} = 1,10$ ,  $n_{24} = 1,14$  при  $v_{13} = 0,2$   $f_p = -21\%$ , при  $v_{13} = 0,6$   $f_p = -34\%$ . При возрастании значений  $\chi_{24}$  максимальное значение  $|f_p|$  уменьшается.

Из анализа зависимостей  $|f_p|$  от показателей преломления следует, что  $|f_p| < 6\%$  для всего диапазона изменения переменных при условии

$$(1 - v_{13}^3) \chi_{24} \geq v_{13}^3 \chi_{14}. \quad (6)$$

Если  $(1 - v_{13}^3) \chi_{24} \ll v_{13}^3 \chi_{14}$ , для довольно широкого диапазона значений  $\rho_3$  необходимо вместо  $\bar{m}$  использовать некоторый эффективный показатель преломления  $m_3$ .

в) Частицы с  $\chi_{34} > \chi_{24}$ . Наличие такой оболочки в некоторых случаях довольно сильно сказывается на возможностях применения однородного шара, а именно при условии

$$(1 - v_{23}^3) \chi_{34} \gg (v_{23}^3 - v_{13}^3) \chi_{24} + v_{13}^3 \chi_{14} \quad (7)$$

$|f_p|$  достигает 19%. В том случае, когда знак неравенства (7) направлен

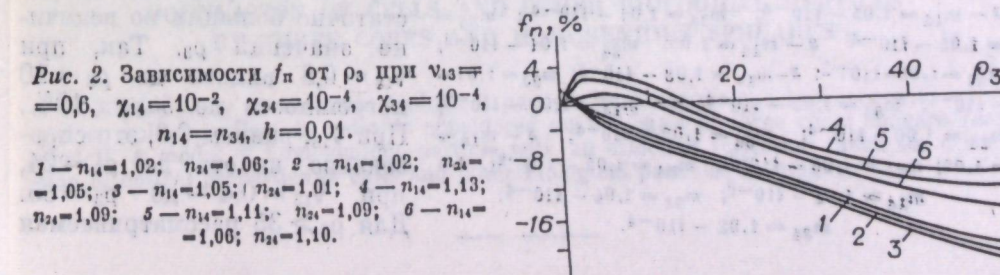


Рис. 2. Зависимости  $f_p$  от  $\rho_3$  при  $v_{13} = 0,6$ ,  $\chi_{14} = 10^{-2}$ ,  $\chi_{24} = 10^{-4}$ ,  $\chi_{34} = 10^{-4}$ ,  $n_{14} = n_{34}$ ,  $h = 0,01$ .  
1 —  $n_{14} = 1,02$ ;  $n_{24} = 1,06$ ; 2 —  $n_{14} = 1,02$ ;  $n_{24} = 1,05$ ; 3 —  $n_{14} = 1,05$ ;  $n_{24} = 1,01$ ; 4 —  $n_{14} = 1,13$ ;  $n_{24} = 1,09$ ; 5 —  $n_{14} = 1,11$ ;  $n_{24} = 1,09$ ; 6 —  $n_{14} = 1,06$ ;  $n_{24} = 1,10$ .

в противоположную сторону, оболочка практически не влияет на  $K_p^T$  и, следовательно, на величину  $f_p$ . Когда левая и правая части (7) отличаются незначительно,  $f_p$  принимает промежуточные значения для двух рассмотренных случаев.

В ряде случаев вместо  $\bar{m}$  целесообразно использовать некоторый эффективный показатель преломления. Нами предложено следующее равенство для определения  $m_0$ :

$$m_0 = \bar{m} - \frac{0,48\rho_3\chi_{14}^2\nu_{13}^3(m_{14} - m_{24}) - i \operatorname{Re}(\bar{m}) - 1}{3h\chi_{34} + (\nu_{23}^3 - \nu_{13}^3)\chi_{24} + \nu_{13}^3\chi_{14}} \quad (8)$$

Погрешность применения данной модели не более 9% (за исключением случая, отмеченного в пункте б).

2. Рассмотрим влияние структуры трехслойной частицы на величину  $f_p$ .

Как показано в [4], оболочка в зависимости от  $n_{24}$ ,  $n_{34}$  по-разному влияет на светорассеяние трехслойного шара. Однако при усреднении показателя преломления по объему, оптические параметры оболочки практически не влияют на величину  $f_p$  (трехслойный шар «вырождается» в двухслойный). Поэтому будем рассматривать влияние структуры на величину  $f_p$  без учета параметров оболочки.

Как показывает анализ числовых данных, для частиц с  $\nu_{13} \leq 0,2$  или  $\rho_3 < 1$   $|f_p| < 4\%$ .

Для многих частиц биологического происхождения наиболее вероятным является значение  $\bar{n} \leq 1,05$ . Именно этот случай изображен на рис. 3. Как видно из рис. 3, для «мягких» частиц с вкраплением типа вакуоли, т. е. когда  $n_{14} \leq n_{24}$ , погрешность применения модели однородного шара с  $\bar{m}$  для вычисления  $K_p^T$  невелика ( $|f_p| \leq 10\%$ ) для большей части диапазона изменения варьируемых переменных. Исключения составляют случаи, когда  $\rho_3 > 40$  и  $2 < \rho_3 < 14$  при  $\nu_{13}$ , равным приблизительно 0,8 (при этом  $|f_p|$  достигает 18%). При уменьшении объема вкрапления интервал, где  $|f_p| > 10\%$ , сужается, а величина  $|f_p|_{\max}$  уменьшается.

При  $\nu_{13} = 0,4$  ( $n_{14} \leq n_{24}$ ) во всей области изменения переменных  $|f_p| < 6\%$ .

При  $n_{14} > n_{24}$  (более оптически плотное ядро) применение данной модели однородного шара с  $\bar{m}$  для вычисления  $K_p^T$  очень ограничено. Погрешность  $|f_p|$  возрастает до 33% ( $\nu_{13} = 0,6$ ). Для  $\bar{n}$ , принимающих средние значения из рассматриваемого диапазона изменения показателей преломления ( $\bar{n} = 1,06 - 1,09$ ), следует, что возможность применения упрощенной модели для определения  $K_p^T$  распространяется до достаточно больших по величине значений  $\rho_3$ . Так, при  $\nu_{13} = 0,8$  вплоть до  $\rho_3 = 20$  погрешность не более 10%. При  $\nu_{13}$ , равном 0,6, это справедливо вплоть до  $\rho_3 = 24$ , при  $\nu_{13} = 0,4$  — до  $\rho_3 = 35$ . Для  $\rho_3 > 35$  рассматриваемая

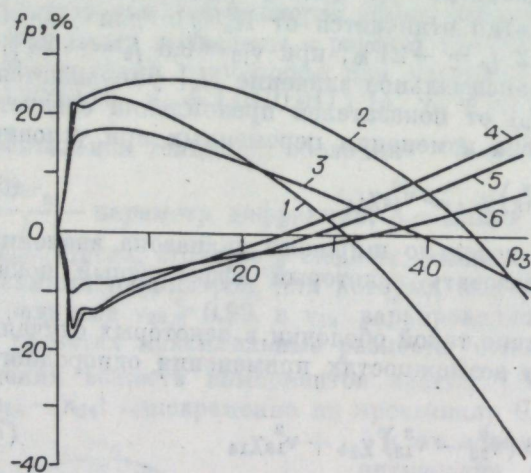


Рис. 3. Зависимости  $f_p$  от  $\rho_3$  при  $\nu_{13} = 0,8$ ,  $h = 0,01$ .  
 1 —  $m_{14} = 1,05 - i10^{-4}$ ;  $m_{24} = 1,01 - i10^{-4}$ ;  $m_{34} = 1,05 - i10^{-4}$ ; 2 —  $m_{14} = 1,05$ ;  $m_{24} = 1,01 - i10^{-2}$ ;  $m_{34} = 1,05 - i10^{-2}$ ; 3 —  $m_{14} = 1,03 - i10^{-2}$ ;  $m_{24} = 1,01 - i10^{-4}$ ;  $m_{34} = 1,03 - i10^{-4}$ ; 4 —  $m_{14} = 1,02 - i10^{-2}$ ;  $m_{24} = 1,06 - i10^{-4}$ ;  $m_{34} = 1,02 - i10^{-4}$ ; 5 —  $m_{14} = 1,02$ ;  $m_{24} = 1,06 - i10^{-2}$ ;  $m_{34} = 1,02 - i10^{-2}$ ; 6 —  $m_{14} = 1,02 - i10^{-2}$ ;  $m_{24} = 1,04 - i10^{-4}$ ;  $m_{34} = 1,02 - i10^{-4}$ .

модель малоприменяема. При условии, что  $\bar{n} = 1,10 - 1,13$  области изменения  $\rho_3$ , где возможно применение модели, гораздо уже. Это объясняется тем, что при  $\bar{n} \geq 1,10$  максимумы и минимумы кривой  $K_p(\rho_3)$  и  $K_p^T(\rho_3)$  соответствуют меньшим значениям  $\rho_3$ , чем при  $\bar{n} \approx 1,07$ . При  $\rho_3 \approx 10$  появляется первый максимум на кривой зависимости  $K_p$  от  $\rho_3$ . Поэтому понятно, что уже при  $\rho_3 = 15$  погрешность  $|f_p| > 10\%$  ( $\nu_{13} = 0,8$ ). При убывании  $\nu_{13}$  диапазон применения  $K_p(\bar{m})$  для описания поведения  $K_p^T$  расширяется, например при  $\nu_{13} = 0,6$  до  $\rho_3 = 18$   $|f_p| < 8\%$ , при  $\nu_{13} = 0,4$  — до  $\rho_3 = 25$ .

Из анализа применения вышеуказанной модели для описания поведения  $K_p^T(\rho_3)$  видно, что во многих случаях с допустимой погрешностью эта модель неплохо заменяет трехслойную. Но очевидно также, что необходима коррекция ее в тех или иных случаях, в частности, использование  $m_0$  вместо  $\bar{m}$ . Нами предложена следующая формула для определения  $m_0$ :

$$m_0 = \frac{\nu_{13}^3 - \nu_{23}^3}{2} (m_{14} - m_{24}) + \nu_{23}^3 (m_{24} - m_{34}) + m_{34} \quad (9)$$

Достоинства этой модели определения показателя преломления  $m_0$  в том, что в довольно широкой области дифракционного параметра  $\rho_3$  ( $2 < \rho_3 < 40$ ) модель позволяет вычислить факторы эффективности рассеяния трехслойных частиц для  $n_{14} < 1,04$ ,  $n_{24} < 1,05$  с погрешностями, не превышающими 9% ( $|f_p| \leq 9\%$ ). К тому же модель несколько расширяет границы применимости модели однородного шара и для  $\bar{n} \geq 1,05$ . Так, при  $\rho_3 = 10$   $|f_p|_{\max} = 10\%$  при усреднении по объему и  $|f_p|_{\max} = 2\%$  — при  $m_0$ , определяемой по (9) ( $\bar{n} \approx 1,07$ ). Аналогично при  $\bar{n} \approx 1,11$  — погрешность падает с 7 до 2%.

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

Поступила в редакцию  
 22/X 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Kerker. The scattering of light and other electromagnetic radiation. N. Y., Academic, 1969.
2. Mikulski J. J., Murphy E. L. The computation of electromagnetic scattering from concentric spherical structures.—IEEE Transactions of antennas and propagation, 1963, AP-11, p. 169—177.
3. Шифрин К. С. Рассеяние света в мутной среде. М.—Л., ГИТТЛ, 1951.
4. Лопатин В. Н., Сидько Ф. Я. Влияние оболочки на ослабление и рассеяние света сферическими трехслойными частицами — моделями клеток. Препринт Института физики СО АН СССР. Красноярск, 1976.
5. Терсков И. А., Лопатин В. Н., Сидько Ф. Я. Влияние структуры трехслойных сферических частиц — моделей клеток — на поглощение и рассеяние света.— ДАН СССР, 1977, 233, 712—715.

I. A. Terskov, V. N. Lopatin, F. Ya. Sidko

#### MODULATION OF CELLS AND OTHER BIOLOGICAL PARTICLES BY THREE CORES AND HOMOGENIOUS SPHERES

A possibility to modulate biological particles by homogenous spheres with averaged on volume reflection index is considered on the basis of three cores sphere (cells model). A model of homogenous particle with an effective reflection index for description of optical properties of cells and other biological particles is suggested.



В. Г. ОНИЩЕНКО, Г. П. ЯШХИН

### ОБОБЩЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЭФФИЦИЕНТОВ ВЛАГОПЕРЕНОСА В ПОЧВАХ НЕНАРУШЕННОГО СЛОЖЕНИЯ

Для решения разнообразных задач мелпоративной практики и обработки почв, моделирования и прогнозирования водного режима системы почва — растение — атмосфера необходимо знание зависимости между влажностью  $K$  и влагосодержанием  $v$  или потенциалом (давлением) влаги  $\psi$ , которая является индивидуальной для каждой конкретной почвы и определяется экспериментально. Однако экспериментальные методы определения влагосодержания почв продолжительны во времени и довольно трудоемки. Эти причины в значительной степени стимулировали разработку различных математических моделей и расчетных методов, позволяющих с достаточной степенью точности вычислить коэффициенты влагосодержания [1—4].

Большинство исследований водоудерживающей способности и влагосодержания почв проводилось на образцах нарушенного сложения. Так как хорошо известно весьма существенное влияние структуры и плотности сложения почв на зависимости  $\psi(v)$ ,  $K(v)$  и  $K(\psi)$ , то необходимо знать, в какой мере обобщенные характеристики влагосодержания, установленные на образцах нарушенного сложения, могут быть применимы к ненарушенным почвам. Кроме того, в настоящее время существует значительное число работ, в которых исследовалась бы зависимость  $K(v)$  генетических горизонтов, а не только верхних (пахотных) слоев.

В исследовании [2] показано, что для ряда почв разной удельной поверхности и плотности переменную величину  $K$  можно представить в виде постоянной, инвариантной величины, т. е. независимой от системы координат. Это означает, что приведенная или относительная влагосодержание является неизменным свойством при переходе от одной почвы к другой, обладающих разными значениями удельной поверхности и плотности. Отмеченное свойство было обнаружено на почвах нарушенного сложения, что, естественно, требует проверки пригодности данной модели на почвах ненарушенного сложения.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящей работе исследуются зависимости  $K(v)$  и их обобщенная характеристика темно-серой лесной почвы легкого глинистого механического состава. Объектом изучения служили почвы двух участков Кемчугской возвышенности — целинного, находящегося под 40-летним березняком, и рядом расположенным — опытным. Последний подвергался плантажной обработке до глубины 60 см с предварительным буртованием гумусового горизонта, последующим его разравниванием и уплотнением. В настоящее время на опытном (окультуренном) участке произрастают 10-летние посадки некоторых хвойных и лиственных пород.

Исследования проводились на образцах ненарушенного сложения, взятых из восьми генетических горизонтов целинного участка до глубины 200 см и пяти горизонтов опытного участка до глубины 80 см. Почвенные образцы брались в цилиндрические колонки размером  $3 \times 9$  см.

Влагосодержание определялось в изотермических условиях методом нестационарного потока [5], создаваемого путем испарения влаги из верхнего торца почвенных колонок, после их предварительного капиллярного насыщения. Через определенные промежутки времени колонки последовательно разбирали и в каждом сечении высотой 1 см находили влажность и объемный вес почвы. На основании распределения влажности

Некоторые водно-физические свойства и механический состав (в % от веса сухой почвы) темно-серой лесной легкоглинистой почвы

| Горизонт                | Глубина, см | Гумус, % | Диаметр частиц, мм |           |           |            |             |       | Влажность |        | Удельн. поверхн. ( $m^2 \cdot g^{-1}$ ) |
|-------------------------|-------------|----------|--------------------|-----------|-----------|------------|-------------|-------|-----------|--------|---|
|                         |             |          | 1—0,25             | 0,25—0,05 | 0,05—0,01 | 0,01—0,005 | 0,005—0,001 | 0,001 | % от веса |        |   |
|                         |             |          |                    |           |           |            |             |       | 0,33 атм  | 15 атм |   |
| <i>Целинный участок</i> |             |          |                    |           |           |            |             |       |           |        |   |
| $A_1$                   | 0—10        | 8,0      | 5,8                | 9,3       | 22,9      | 9,7        | 13,9        | 38,4  | 39,6      | 21,9   | 104                                     |
| $A_1A_2$                | 14—30       | 3,7      | 7,0                | 38,8      | 4,4       | 2,1        | 8,4         | 39,3  | 26,6      | 12,8   | 64                                      |
| $A_2B_1$                | 30—40       | 1,8      | 6,3                | 30,1      | 4,6       | 3,7        | 14,6        | 40,7  | 24,6      | 14,0   | 84                                      |
| $B_1$                   | 40—50       | 1,0      | 7,5                | 23,8      | 7,1       | 1,7        | 9,7         | 50,2  | 26,9      | 18,6   | 109                                     |
| $B_2$                   | 70—80       | —        | 5,6                | 6,5       | 16,4      | 7,2        | 13,2        | 51,1  | 25,8      | 19,1   | 119                                     |
| $B_3$                   | 90—100      | —        | 8,2                | 14,5      | 17,6      | 5,9        | 9,0         | 44,8  | 24,7      | 17,3   | 110                                     |
| $C_1$                   | 150—160     | —        | 6,8                | 16,1      | 13,7      | 7,9        | 11,0        | 44,0  | 24,3      | 15,0   | 103                                     |
| $C_2$                   | 210—220     | —        | 19,3               | 13,0      | 17,0      | 7,9        | 11,2        | 31,6  | 23,6      | 14,6   | 93                                      |
| <i>Опытный участок</i>  |             |          |                    |           |           |            |             |       |           |        |   |
| $A_{п}$                 | 0—10        | 3,8      | 7,1                | 19,9      | 14,2      | 2,0        | 19,4        | 37,4  | 30,6      | 17,8   | 96                                      |
| $A_{п}$                 | 20—30       | 2,6      | 7,3                | 23,7      | 14,8      | 6,4        | 10,8        | 37,0  | 28,8      | 18,7   | 94                                      |
| $A_2B_1$                | 30—40       | 1,8      | 8,6                | 22,9      | 7,9       | 6,5        | 13,3        | 40,8  | 28,7      | 19,6   | 111                                     |
| $A_2B_1$                | 50—60       | 1,5      | 5,9                | 8,1       | 22,4      | 5,1        | 13,7        | 44,8  | 29,3      | 20,4   | 116                                     |
| $B_2$                   | 70—80       | 0,8      | 6,3                | 4,1       | 19,2      | 7,8        | 14,7        | 47,9  | 26,8      | 18,3   | 114                                     |

Примечание. Данные механического состава почвы приведены в работе [7].

по колонке рассчитывали потоки влаги на различных глубинах. С помощью зависимости между давлением влаги и влажностью, определенной методом прессов, находили градиент давления, а затем по формуле Дарси вычисляли коэффициенты влагопереноса.

Величина удельной поверхности определялась методом сорбции водяного пара над насыщенным раствором ацетата калия, создающего в замкнутом пространстве относительную влажность воздуха, равную 20% [6].

Некоторые данные водно-физических свойств и механического состава почв целинного и опытного участков представлены в таблице. Из приведенных данных видно, что для темно-серой почвы характерен лесной тип вертикального распределения гумуса; наибольшее его количество находится в верхнем аккумулятивном горизонте, уменьшаясь затем от элювиально-аккумулятивных горизонтов к нижележащим, в которых гумус практически отсутствует (ниже 80—90 см). Содержание частиц  $< 0,001$  мм в генетических горизонтах довольно высокое и колеблется в пределах 30—50%.

#### ОБСУЖДЕНИЕ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимости между давлением влаги и влажностью почв двух участков (рис. 1, а, б) характеризуются кривыми, имеющими одинаковую форму и подобными между собой. Наибольшее количество влаги генетические горизонты содержат в диапазоне давлений 0—1 атм. Изменение абсолютной величины давления влаги от 2 до 15 атм оказывает незначительное влияние на влагосодержание почв. Наиболее близко к оси ординат расположены кривые  $P(v)$  нижних горизонтов ( $B, C$ ), что говорит о наименьшем количестве влаги, содержащейся в них при одном и том же значении давления влаги, по сравнению с другими горизонтами. Так как величины удельной поверхности горизонтов близки между собой,

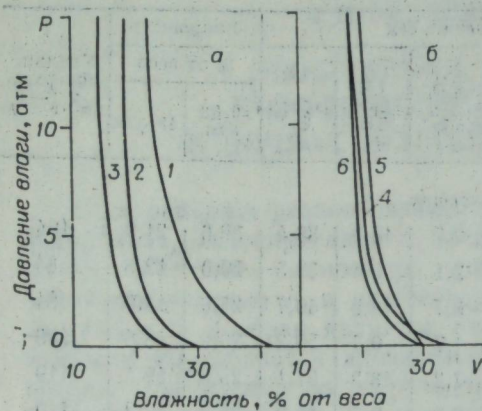


Рис. 1. Зависимость между давлением почвенной влаги  $P$  и влажностью  $W$  (в % от веса) на целинном (а) и опытном (б) участках.

1 — гор.  $A_1$  (0—14 см); 2 — гор.  $B_1$  (40—60 см); 3 — гор.  $C_2$  (180—260 см); 4 — гор.  $A$  (0—15 см); 5 — гор.  $A_2B_1$  (30—45 см); 6 — гор.  $B_2$  (60—80 см).

Горизонт  $A_1$  по сравнению с остальными генетическими горизонтами целинного участка имеет самую низкую влагопроводность при одних и тех же значениях влажности. Это вызвано несколькими причинами. Во-первых, низким значением плотности горизонта (0,84—0,85 г·см<sup>-3</sup>) и, во-вторых, характером зависимости между давлением влаги и влажностью. Из представленных данных (см. рис. 1, а) видно, что при одном и том же значении влагосодержания величина давления влаги выше в горизонте  $A_1$ , чем в остальных горизонтах профиля.

Сравнение влагопроводности генетических горизонтов целинного и опытного участков показало, что величина  $K$  при одном и том же значении влагосодержания выше в горизонтах целинного участка (за исключением гор.  $A_1$ , рис. 2, а), что, возможно, связано с лучшей их оструктуренностью. Интерес представляет рис. 2, е, где приведены кривые влагопроводности генетических горизонтов  $B_3$ ,  $C_1$  и  $C_2$  целинного участка. Анализ показывает, что величины влагопроводности этих горизонтов отличаются между собой незначительно. Это объясняется весьма близкими значениями их удельной поверхности, плотности сложения, близкой структурой. Таким образом, основными параметрами, обуславливающими влагопроводность, наряду с влажностью являются величины удельной поверхности и плотности почв.

В условиях изотермического процесса изменение значений удельной поверхности и плотности ведет к изменению положения кривых  $K(v)$  относительно осей координат, причем характер сдвигов и поворотов тем существенней, чем в больших диапазонах изменяются эти величины [8]. Таким образом, изменение указанных параметров системы ведет к изменению численных значений коэффициентов влагопереноса, тогда как характер и форма кривых  $K(v)$  остаются в большинстве случаев подобными друг другу.

Величину приведенной влагопроводности  $K^*$ , согласно [2], представим в виде

$$K^* = K \frac{Sd\sigma}{Wg\eta}, \quad (1)$$

где  $K$  — абсолютная влагопроводность, см·с<sup>-1</sup>;  $S$  — удельная поверхность, см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>;  $d$  — объемный вес почвы, г·см<sup>-3</sup>;  $\sigma$  — поверхностное натяжение жидкости, г·с<sup>-2</sup>;  $W$  — влажность почвы, % от веса;  $g$  — ускорение силы тяжести, см·с<sup>-2</sup>;  $\eta$  — вязкость жидкости, г·см<sup>-1</sup>·с<sup>-1</sup>.

то различия в их водоудерживающей способности обусловлены различным содержанием гумуса, структурой и плотностью сложения.

Результаты экспериментального определения влагопроводности показаны на рис. 2 в виде зависимости между коэффициентами влагопроводности и влажностью почв. Здесь также необходимо отметить, что кривые  $K(v)$  практически для всех генетических горизонтов подобны между собой. Величина влагопроводности горизонтов быстро убывает с уменьшением их влагосодержания. Изменение влажности в сравнительно небольшом интервале (40—20%) приводит к изменению влагопроводности от 10<sup>-7</sup> до 10<sup>-12</sup> см/с. Горизонт  $A_1$  по сравнению с остальными генетическими горизонтами целинного участка имеет самую низкую влагопроводность при одних и тех же значениях влажности. Это вызвано несколькими причинами. Во-первых, низким значением плотности горизонта (0,84—0,85 г·см<sup>-3</sup>) и, во-вторых, характером зависимости между давлением влаги и влажностью. Из представленных данных (см. рис. 1, а) видно, что при одном и том же значении влагосодержания величина давления влаги выше в горизонте  $A_1$ , чем в остальных горизонтах профиля.

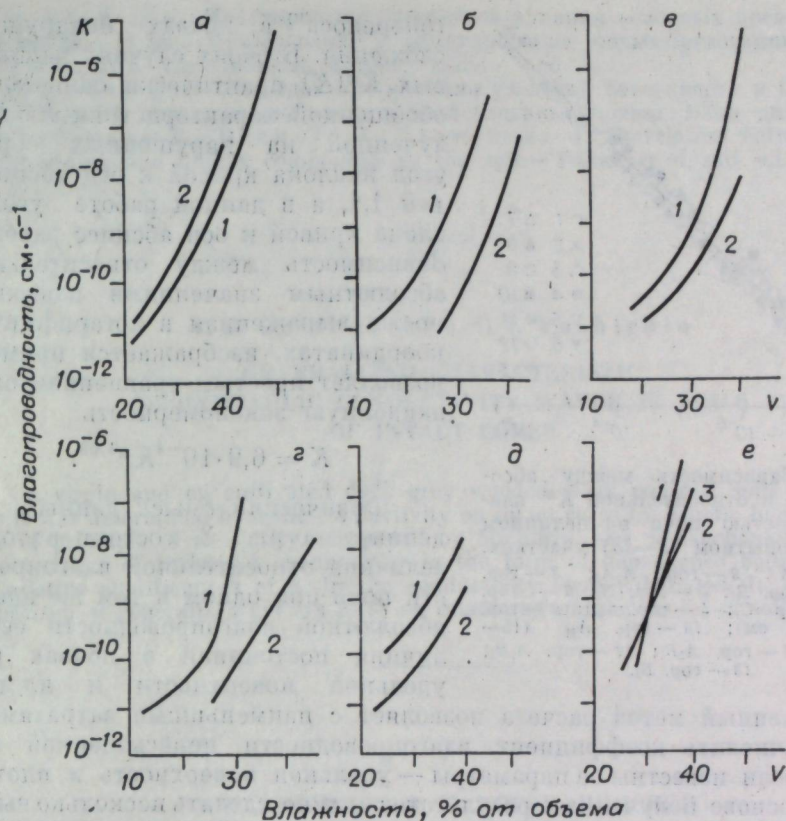


Рис. 2. Зависимость между влагопроводностью  $K$  и влажностью  $V$  почв (% от объема).

Условные обозначения: Ц — целинный участок, О — опытный участок.

а) 1 — гор.  $A_1$  (0—14 см) Ц; 2 — гор.  $A_{II}$  (0—15 см) О; б) 1 — гор.  $A_1A_2$  (14—30 см) Ц; 2 — гор.  $A_{II}$  (15—30 см) О. а) 1 — гор.  $A_2B_1$  (30—40 см) Ц; 2 — гор.  $A_2B_1$  (30—45 см) О. б) 1 — гор.  $B_1$  (40—60 см) Ц; 2 — гор.  $A_2B_1$  (45—60 см) О. в) 1 — гор.  $B_2$  (60—90 см) Ц; 2 — гор.  $B_2$  (60—80 см) О. г) 1 — гор.  $B_2$  (90—120 см); 2 — гор.  $C_1$  (120—180 см); 3 — гор.  $C_2$  (180—260 см) Ц.

Величина  $K^*$  есть постоянная или инвариант в почвах разной удельной поверхности ( $S \geq 40 \cdot 10^4$  см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>) и плотности. Поэтому выражение (1) запишем в инвариантной форме

$$K^* = K_1 \frac{S_{01}\sigma}{W_1g\eta} = K_2 \frac{S_{02}\sigma}{W_2g\eta} = \dots = K_j \frac{S_{0j}\sigma}{W_jg\eta}, \quad (2)$$

где  $S_0 = S \cdot d$ , см<sup>-1</sup>;  $j = 1, 2, 3, \dots, m$ .

Обобщенные характеристики коэффициентов влагопереноса, представленные в виде зависимости между абсолютными и относительными значениями влагопроводности (рис. 3), получены на основе уравнения (1). Как следует из представленных данных, обобщены зависимости  $K(v)$  практически всех генетических горизонтов темно-серой почвы за исключением гор.  $A_1$ . Возможно, это объясняется большим содержанием гумуса (примерно 8%), который может вызывать уменьшение величины удельной поверхности почв за счет блокировки тонких пор [9]. Так, исходя из величины влажности завядания, равной около 21% (% от веса), величина удельной поверхности этого горизонта должна быть 130—140 · 10<sup>4</sup> см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>, а по экспериментальным данным она равна около 100 · 10<sup>4</sup> см<sup>2</sup>·г<sup>-1</sup>.

Сравнение результатов, полученных при обобщении кривых  $K(v)$  в образцах нарушенного строения [2], с результатами настоящей работы показало, что уравнение (1) пригодно для расчетов коэффициентов вла-

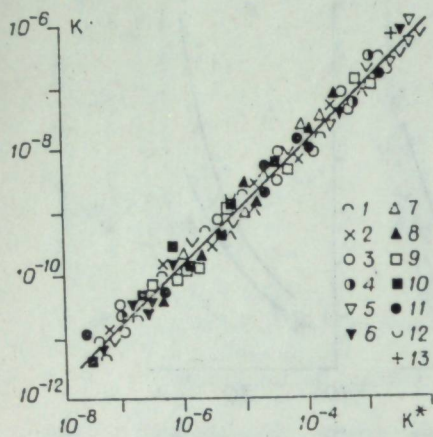


Рис. 3. Зависимость между абсолютной  $K$  и относительной  $K^*$  влагопроводности почв на целинном (1—8) и опытном (9—13) участках. 1 — гор.  $A_1$ ; 2 — гор.  $A_1A_2$ ; 3 — гор.  $A_2B$ ; 4 — гор.  $B_1$ ; 5 — гор.  $B_2$ ; 6 — гор.  $B_3$ ; 7 — гор.  $C_1$ ; 8 — гор.  $C_2$ ; 9 — гор.  $A_{II}$  (0—15 см); 10 — гор.  $A_{II}$  (15—30 см); 11 — гор.  $A_2B_1$ ; 12 — гор.  $A_2B_2$ ; 13 — гор.  $B_2$ .

гопереноса в почвах ненарушенного сложения. В обоих случаях наклон кривых  $K^*(K)$  практически одинаков. Для обобщенной характеристики  $K^*(K)$ , полученной на нарушенных образцах, угол наклона кривой к оси абсцисс равен 1,4, а в данной работе угол наклона кривой к оси абсцисс равен 1,09. Зависимость между относительным и абсолютным значениями влагопроводности, выраженная в логарифмических координатах, изображается прямой, что позволяет простым уравнением описать найденную закономерность

$$K = 6,9 \cdot 10^{-4} K^{*1,09} \quad (3)$$

Физический смысл данных, приведенных на рис. 3, состоит в том, что величина относительной влагопроводности почв при одном и том же значении абсолютной влагопроводности есть величина постоянная в почвах разной удельной поверхности и плотности.

Предложенный метод расчета позволяет с наименьшими затратами времени вычислить коэффициент влагопроводности ненасыщенной влагой почвы, если известны ее параметры — удельная поверхность и плотность.

На основе полученных результатов можно сделать несколько выводов. Во-первых, использование величины относительной влагопроводности ведет к преобразованию множества индивидуальных зависимостей  $K(v)$  в единые при изменении значений удельной поверхности, плотности и влажности почв. Во-вторых, обобщенные параметры коэффициентов влагопереноса, выраженные в инвариантной форме, позволяют предсказывать влияние на зависимость  $K(v)$  новых переменных. Последний не менее важный вывод состоит не только в том, что установленная закономерность вполне пригодна для расчета коэффициента влагопереноса в почвах ненарушенного строения, но и в том, что применение различных методов определения  $K$  практически не оказало влияния на обобщенные характеристики динамики воды в почвах.

Таким образом, несмотря на присущую каждой почве индивидуальную зависимость  $K(v)$  или  $K(\psi)$ , относительная величина влагопроводности обладает свойством инвариантности (неизменности) при изменении основных параметров системы — удельной поверхности и плотности.

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

Поступила в редакцию  
5/VII 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Мичурин Б. Н. Энергетика почвенной влаги. Л., Гидрометеоиздат, 1975.
2. Онищенко В. Г., Мичурин Б. Н. Зависимость между абсолютными и относительными величинами влагопроводности почв. Тез. докладов V делегат. съезда Всесоюз. о-ва почвоведов. Вып. 1. Минск, 1977.
3. Green R. E., Corey I. C. Calculation of hydraulic conductivity: a further evaluation of some predictive methods.— Soil. Sci. Soc. Am. Proc., 1971, v. 35, N 1.
4. Marshall T. J. A relation between permeability and size distribution of pores.— The J. of soil sci., 1958, v. 9, N 1.
5. Судницын И. И. Закономерности передвижения почвенной влаги. М., Наука, 1964.
6. Kutilek M. Nova metoda pro stanoveni spesifickoho povchonosti pudi.— Rostlinna vyroba, 1962, v. 35, N 6.

7. Шугалей Л. С. Моделирование процессов влияния основных древесных пород на почву.— В кн.: Исследование и моделирование почвообразования в лесных биогеоценозах. Новосибирск, Наука, 1979.
8. Онищенко В. Г. Исследование влияния удельной поверхности и плотности на равновесие и передвижение влаги в ненасыщенных почвах. Канд. дис. Л., 1971.
9. Dobrzanski B., Dechnic J., Stawinski I. Correlation between the soil surface-area and humus compounds in the soil.— Polish J. of soil sci., 1972, v. 5, N 2.

V. G. Onishchenko, G. I. Yashichin  
GENERALIZED CHARACTERISTIC  
OF HYDRAULIC CONDUCTIVITY WATER IN SOILS  
OF INTACT CORES

On virgin and on cultivated dark grey wooded weak podzolic soils of Kemchug Hills it was determined hydrolic conductivity on intact cores by genetic horizons. On the basis of principle of similarity, suggested by Michurin and Onishchenko generalized characteristics of hydraulic conductivity in the form of dependence between absolute and relative significances of hydraulic conductivity were calculated. It was given a comparison of generalized curve's  $K(v)$  on intact and unintact cores of soils.

УДК 634.0.165.5

А. П. АБАИМОВ, П. Ю. КОРОПАЧНИНСКИЙ

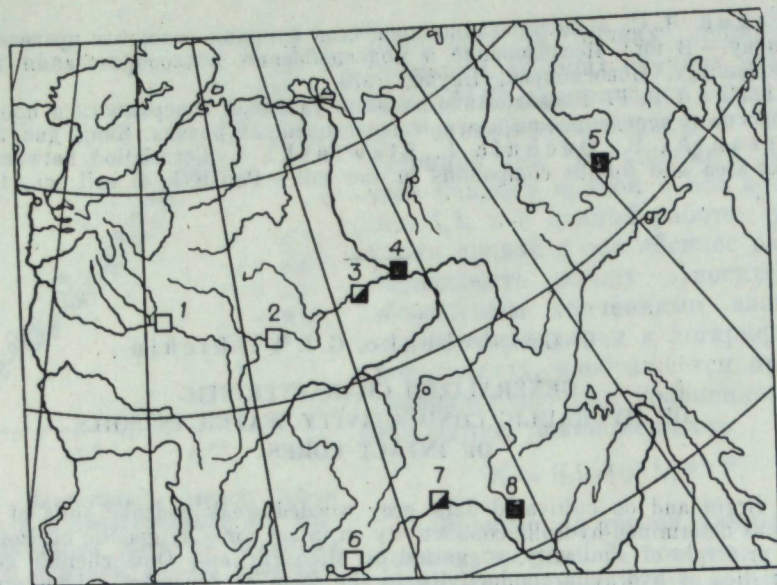
#### О ПОЛИМОРФИЗМЕ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА

В систематическом отношении виды рода *Larix* до сих пор изучены недостаточно. Одни исследователи выделяют 25 видов [1], другие — 20 [2], третьи — 16 [3, 4], четвертые — 17 [5]. Это наглядно отражает противоречивость существующих представлений об отечественных и зарубежных лиственницах. До недавнего времени не подвергалась сомнению и видовая самостоятельность *Larix dahurica* Turcz. ex Trautv. Однако в последние годы Е. Г. Бобров [3, 4] выделяемые ранее географические расы даурской лиственницы восстановил в ранг самостоятельных видов: *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *L. cajanderi* Maur. Одним из путей решения спорных вопросов систематики является всестороннее изучение изменчивости наиболее важных в диагностическом отношении морфологических признаков, выявление существенности их различий, географических зависимостей и видовой специфики. Примером такого подхода могут служить известные исследования Н. В. Дылиса [6, 2].

В данной работе предпринята попытка осуществить на популяционном уровне сравнительную характеристику полиморфизма лиственниц Гмелина и Каяндера и на ее основе проиллюстрировать видовую специфику рассматриваемых признаков. Главное внимание мы уделили изменчивости генеративных органов, поскольку в систематическом отношении их размеры и особенности строения представляют наибольший интерес.

В анализ включено 57 популяций из восьми географических районов (см. рисунок), в том числе лиственницы Гмелина — 26, Каяндера — 26, из зоны контакта видов — 5.

Характер изменчивости шишек в пределах однородных популяций по двум пунктам иллюстрируют данные табл. 1. Как видно, средние зна-



Географическое размещение исследуемых популяций лиственницы.

1 — с. Тура Красноярского края; 2 — г. Мирный Якутской АССР; 3 — г. Вилюйск Якутской АССР; 4 — пос. Сангар Якутской АССР; 5 — пос. Сеймчан Магаданской области; 6 — пос. Бушудей Читинской области; 7 — пос. Бам Амурской области; 8 — г. Свободный Амурской области. Популяции лиственницы Гмелина (1, 2, 6); популяции лиственницы Каяндера (4, 5, 8); переходные популяции в зоне контакта видов (3, 7).

чения длины зрелых шишек у исследуемых лиственниц весьма близки и установленные различия между ними ( $t = 0,65 - 12,78$ ) не позволяют уверенно судить о видовой специфике. Так, если различия в длине шишек у лиственницы Гмелина, произрастающей на сухих, средневлажных и сырых почвах статистически достоверны ( $t = 3,30 - 9,30$ ), то у лиственницы Каяндера в условиях избыточного и недостаточного увлажнения они несущественны ( $t = 2,42$ ). При сравнении средних значений признака, полученных для условий избыточного увлажнения у лиственницы Гмелина и условий недостаточного увлажнения почвы у лиственницы Каяндера, видно, что различия между ними несущественны ( $t = 0,65$ ). Значения коэффициентов вариации ( $C, \%$ ) для отдельных популяций лиственницы Гмелина составляют 9,9—17,4%, Каяндера — 9,0—18,3, что свидетельствует о наличии низкого и среднего уровней изменчивости [7].

Таблица 1

| Почвы   | Исследовано популяций | Средние значения признаков |            |                  |                                       |
|---|-----------------------|----------------------------|------------|------------------|---------------------------------------|
|   |                       | длина, мм                  | ширина, мм | число чешуй, шт. | степень отклонения чешуй от оси, град |
| <i>г. Мирный ЯАССР (лиственница Гмелина)</i>    |                       |                            |            |                  |                                       |
| Сухие   | 5                     | 14,6±0,10                  | 11,0±0,08  | 16,6±0,32        | 27,0±0,31                             |
| Средневлажные                                   | 11                    | 13,7±0,07                  | 10,9±0,07  | 14,4±0,10        | 30,0±0,23                             |
| Сырые   | 4                     | 13,3±0,10                  | 11,3±0,09  | 14,3±0,12        | 31,0±0,31                             |
| <i>пос. Сангар ЯАССР (лиственница Каяндера)</i> |                       |                            |            |                  |                                       |
| Сухие   | 5                     | 13,2±0,13                  | 15,4±0,14  | 19,0±0,21        | 75,0±0,73                             |
| Средневлажные                                   | 9                     | 14,0±0,09                  | 16,1±0,11  | 18,4±0,11        | 75,0±0,29                             |
| Сырые   | 4                     | 12,8±0,10                  | 14,8±0,13  | 18,3±0,15        | 77,0±0,59                             |

Таблица 2

| Почвы                    | Относительное распределение, % |            |                   |            |                              |              |            |        |                           |          |                 |             |            |
|--------------------------|--------------------------------|------------|-------------------|------------|------------------------------|--------------|------------|--------|---------------------------|----------|-----------------|-------------|------------|
|                          | форма шишек                    |            |                   |            | конфигурация плоскости чешуй |              |            |        | форма верхнего края чешуй |          |                 |             |            |
|                          | овальная                       | яйцевидная | широко-яйцевидная | шаровидная | сплюснуто-шаровидная         | ложко-видная | переходная | прямая | деформированная           | округлая | прямо-срезанная | злаубренная | высеченная |
| <i>г. Мирный ЯАССР</i>   |                                |            |                   |            |                              |              |            |        |                           |          |                 |             |            |
| Сухие                    | 37,8                           | 42,0       | 17,6              | 2,6        | —                            | —            | 3,9        | 94,5   | 1,6                       | —        | 25,4            | 20,2        | 54,4       |
| Средневлажные            | 18,5                           | 41,4       | 31,3              | 8,8        | —                            | —            | 6,2        | 92,3   | 1,5                       | —        | 29,2            | 26,5        | 44,3       |
| Сырые                    | 11,8                           | 31,8       | 37,5              | 18,9       | —                            | —            | 3,8        | 94,4   | 1,8                       | —        | 6,8             | 8,9         | 84,3       |
| <i>пос. Сангар ЯАССР</i> |                                |            |                   |            |                              |              |            |        |                           |          |                 |             |            |
| Сухие                    | —                              | —          | 12,6              | 20,2       | 67,2                         | —            | 4,2        | 88,0   | 7,8                       | 1,4      | 7,8             | 22,4        | 68,4       |
| Средневлажные            | —                              | 3,1        | 10,2              | 15,7       | 71,0                         | 2,8          | 9,2        | 81,6   | 6,4                       | 0,8      | 15,3            | 22,7        | 61,2       |
| Сырые                    | —                              | 1,7        | 12,2              | 23,1       | 63,0                         | —            | 22,8       | 72,2   | 5,0                       | —        | 5,0             | 46,1        | 48,9       |

При сравнении ширины шишек (см. табл. 2) видно, что средние значения признака у лиственницы Каяндера независимо от условий местопроизрастания значительно выше и достигают 17,6 мм, что не свойственно лиственнице Гмелина, у которой ширина шишек всегда меньше их длины. Амплитуда изменчивости признака колеблется соответственно от 9,4 до 16,8% и от 9,6 до 21,2%. Критерий существенности различий ( $t = 22,20 - 39,80$ ) свидетельствует о видовых особенностях.

Число чешуй в шишке варьирует в значительных пределах. Тем не менее у лиственницы Каяндера наблюдаются более высокие средние значения (см. табл. 1). В ряде популяций этой лиственницы у части шишек было учтено 25—30 чешуй, в то время как у лиственницы Гмелина на западе Якутии число их редко достигало 22—25 шт. Во всех случаях различия статистически достоверны ( $t = 7,69 - 27,00$ ). Для признака характерен средний уровень изменчивости, хотя в отдельных популяциях для обоих видов свойствен и повышенный уровень ( $C = 12,3 - 22,2$  и  $11,0 - 23,0\%$  соответственно).

Степень отклонения чешуй от оси зрелой шишки рассматривается исследованиями [2—4, 8 и др.] в качестве основного диагностического признака, позволяющего легко различать эти лиственницы в природной обстановке. В популяциях лиственницы Гмелина средние значения этого признака не превышают  $35^\circ$  (лимиты  $15 - 45^\circ$ ), а для лиственницы Каяндера они составляют  $71 - 84^\circ$  (лимиты  $55 - 100^\circ$ ). Во всех случаях различия статистически достоверны ( $t = 55,5 - 121,7$ ) и видовая специфика не вызывает сомнений. Значения коэффициентов вариации свидетельствуют о том, что для лиственницы Гмелина характерен средний и повышенный уровень [ $C = 11,2 - 26,5\%$ ], а для лиственницы Каяндера — низкий и средний ( $C = 9,1 - 18,8\%$ ).

Число парастих зависит от размеров шишек и количества чешуй в них. В обоих географических пунктах 72—99% шишек имеют два — три ряда чешуй. Этот признак отличает изучаемые лиственницы от дальневосточных видов и лиственницы сибирской, которым присущи 4—6 рядов.

Мы проследили также особенности распределения особей в однородных популяциях по форме шишек, конфигурации плоскости и очертанию верхнего края семенных чешуй. Из данных табл. 2 видно, что отчетливо прослеживается дифференциация зрелых шишек по их форме. Если в Западной Якутии (г. Мирный) преобладают овальные и яйцевидные шишки, то на западном макросклоне Верхоянского хребта (пос. Сангар), где распространена лиственница Каяндера, основное число шишек имеет сплюснуто-шаровидную и шаровидную форму. Количественно этот

Таблица 3

| Географические пункты | Средние значения признаков |            |                  |                                       |
|-----------------------|----------------------------|------------|------------------|---------------------------------------|
|                       | длина, мм                  | ширина, мм | число чешуй, шт. | степень отклонения чешуй от оси, град |
| Тура                  | 17,4±0,10                  | 14,5±0,10  | 16,7±0,14        | 30,0±0,42                             |
| Мирный                | 13,7±0,07                  | 10,9±0,07  | 14,4±0,10        | 30,0±0,23                             |
| Виллюйск              | 13,2±0,20                  | 12,6±0,20  | 15,8±0,24        | 43,0±0,85                             |
| Сангар                | 14,0±0,09                  | 16,1±0,11  | 18,4±0,11        | 75,0±0,39                             |
| Сеймчан               | 15,3±0,13                  | 20,8±0,13  | 18,6±0,16        | 79,0±0,54                             |
| Бушулей               | 17,0±0,18                  | 15,5±0,18  | 15,6±0,20        | 35,0±0,72                             |
| Бам                   | 14,0±0,15                  | 13,8±0,17  | 15,4±0,21        | 40,0±0,70                             |
| Свободный             | 16,7±0,15                  | 20,7±0,16  | 17,1±0,15        | 67,0±0,55                             |

признак выражается отношением ширины шишек к их длине. Для лиственницы Гмелина оно составляет 0,62—0,89, Каяндера — 1,03—1,35. Следовательно, в систематике этих видов данный признак, несмотря на его зависимость от степени отклонения чешуй, имеет таксономическое значение.

Конфигурация плоскости семенных чешуй рассматривается у лиственниц как видовой признак [8,2 и др.]. Существенных различий в характере распределения шишек по этому признаку нами не установлено (см. табл. 2), поскольку во всех популяциях преобладают особи с прямыми чешуями.

Сравнение изменчивости формы верхнего края чешуй показало, что наиболее типичной для обоих видов является выемчатая. Но в каждой популяции лиственницы Гмелина и Каяндера в разном соотношении можно встретить прямосрезанные, зазубренные или в различной степени выемчатые чешуи.

Рассмотрим характер изменчивости шишек в более широком географическом масштабе (см. рис. и табл. 3) на примере лиственничников брусничных. Длина шишек у лиственницы Гмелина существенно изменяется по мере продвижения с запада на восток. Различия в длине шишек из Туры и Мирного статистически достоверны ( $t = 30,60$ ). В то же время средние значения признака у шишек из Туры и Бушулея весьма близки ( $t = 1,95$ ), несмотря на то, что эти пункты удалены друг от друга по широте более чем на 11°. Аналогичные колебания средних значений длины шишек наблюдаются и у лиственницы Каяндера (Сангар, Сеймчан, Свободный). Различия во всех случаях статистически достоверны ( $t = 9,45—16,94$ ). В «чистых» популяциях и в зоне контакта (Виллюйск, Бам) рассматриваемый признак характеризуется низким и средним уровнями изменчивости ( $S = 8,0—21,0$ ).

Проиллюстрированная ранее видовая специфика ширины шишек остается типичной и для других географических пунктов, за исключением переходных популяций из зоны совместного произрастания. Если у лиственницы Гмелина длина шишек повсюду больше их ширины, а у лиственницы Каяндера, наоборот, меньше, то в гибридных популяциях средние значения этих признаков очень близки (см. табл. 3). Отношение ширины к длине варьирует соответственно в следующих пределах: 0,62—0,90, 1,03—1,42; 0,96—0,99. Видовые различия признака статистически достоверны ( $t = 10,81—61,46$ ), за исключением шишек из Сангара и Бушулея ( $t = 2,86$ ). Значения коэффициентов вариации не отличаются видоспецифичностью (8,9—22,1; 8,5—15,8; 13,7—18,3% соответственно) и свидетельствуют о наличии низкого и среднего уровней изменчивости.

Сравнивая данные о числе семенных чешуй (см. табл. 3), можно прийти к заключению, что независимо от географического распространения для лиственницы Каяндера свойственны несколько более высокие средние значения признака. Несущественны различия в числе чешуй у лиственниц Гмелина и Каяндера из Туры и Свободного ( $t = 1,93$ ), в остальных случаях видовые различия статистически достоверны ( $t = 8,84—27,00$ ). Амплитуда изменчивости не отличается существенно у разных видов. Коэффициенты вариации для лиственницы Гмелина составляют 11,0—22,2%, Каяндера — 10,7—23,0%, переходных форм — 13,5—19,3%. Следовательно, в зоне контакта особям не свойственна повышенная варибельность и для признака характерен средний уровень.

Мы уже отмечали, что степень отклонения чешуй от оси зрелой шишки отличается видоспецифичностью. В разных частях ареала лиственницы Гмелина средние значения этого признака варьируют в незначительных пределах (см. табл. 3) и не превышают 36° (лимиты 15—50). У лиственницы Каяндера они изменяются по отдельным популяциям от 63 до 86° (лимиты 55—115°). В зоне контакта показатели занимают промежуточное положение (лимиты 25—70°), что свидетельствует о наличии полосы переходных гибридных форм, которая, по нашим данным, на юге достигает ширины 500—600 км. Критерий существенности различий рассматриваемого признака колеблется от 35,39 до 121,70. Амплитуда изменчивости для лиственницы Гмелина составляет 13,8—27,2%, Каяндера — 9,7—18,5%, гибридных популяций — 17,8—23,8%. Независимо от видовой принадлежности во всех 57 популяциях 81,6—96,8% шишек имеют 2—3 ряда чешуй.

Весьма своеобразным оказалось распределение шишек по форме в разных географических пунктах (табл. 4). Как уже было показано, по этому признаку у изучаемых видов наблюдаются существенные различия. Для лиственницы Гмелина типичны овальные и яйцевидные шишки. Однако в южной части ареала (Бушулей) наблюдается преобладание широкояйцевидных и шаровидных шишек. Отношение ширины шишек к их длине в трех насаждениях составляет 0,88—0,90. Здесь, очевидно, проявляется влияние географических факторов и следствие былого контакта с лиственницей Каяндера. В переходных популяциях (Виллюйск, Бам) характерно преобладание широкояйцевидных и шаровидных шишек (65,8—73,7%), что не свойственно родительским видам. Лиственнице Каяндера присуще доминирование особей, имеющих сплюснуто-шаровидные шишки. Таким образом, можно считать, что форма шишек является признаком довольно строго наследуемым и, следовательно, имеет определенное таксономическое значение.

Сравнительное распределение деревьев в лиственничниках по конфигурациям плоскости семенных чешуй свидетельствует о достаточно

Таблица 4

| Географические пункты | Относительное распределение, % |            |                  |            |                      |                              |            |        |                 |
|-----------------------|--------------------------------|------------|------------------|------------|----------------------|------------------------------|------------|--------|-----------------|
|                       | форма шишек                    |            |                  |            |                      | конфигурация плоскости чешуй |            |        |                 |
|                       | овальная                       | яйцевидная | широкояйцевидная | шаровидная | сплюснуто-шаровидная | длинно-овальная              | переходная | прямая | деформированная |
| Тура                  | 12,7                           | 62,1       | 22,8             | 2,4        | —                    | —                            | 8,9        | 87,9   | 3,2             |
| Мирный                | 18,3                           | 47,2       | 27,9             | 6,6        | —                    | —                            | 4,8        | 94,0   | 1,2             |
| Виллюйск              | —                              | 13,7       | 37,7             | 27,8       | 20,8                 | —                            | 12,3       | 70,8   | 16,9            |
| Сангар                | —                              | 3,0        | 9,1              | 16,9       | 71,0                 | 1,3                          | 7,8        | 80,7   | 10,2            |
| Сеймчан               | —                              | 2,4        | 22,3             | 22,8       | 52,5                 | 3,2                          | 32,6       | 64,2   | —               |
| Бушулей               | —                              | 14,0       | 54,0             | 23,4       | 8,6                  | —                            | 16,0       | 76,0   | 8,0             |
| Бам                   | —                              | 6,4        | 37,2             | 36,4       | 20,0                 | —                            | 11,5       | 83,5   | 5,0             |
| Свободный             | —                              | —          | 5,3              | 16,7       | 78,0                 | 3,9                          | 30,7       | 55,0   | 10,4            |

В. Т. БАКУЛИН

## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ У ИНДУЦИРОВАННЫХ ПОЛИПЛОИДОВ ТОПОЛЯ

Интерес к анатомическому строению древесины различных видов и форм тополя (*Populus L.*) непрерывно возрастает в связи с разносторонним использованием ее в промышленности [1—9]. Однако несмотря на заметные успехи в этом направлении, микроскопическое строение древесины у многих видов тополя исследовано недостаточно полно. Так, из всех показателей, характеризующих волокна либриформа, лучше всего изучена их длина. Другие же величины — диаметр волокон и толщина оболочки — исследованы слабо. Очень мало цифровых данных опубликовано о слойности сердцевинных лучей, величине их клеток и особенностях размещения пор на стенках клеток лучей, хотя эти показатели, несомненно, имеют таксономическое значение. У индуцированных же тетраплоидов тополя анатомия древесины совершенно не изучена.

Целью нашей работы предусматривалось изучить анатомическое строение древесины у диплоидных и экспериментально полученных тетраплоидных растений тополя и выявить основные различия между ними по анатомическим показателям.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследований служили 7-летние диплоидные и экспериментально полученные [10] тетраплоидные растения *Populus laurifolia*, *Populus tremula* и *P. balsamifera* × *P. suaveolens*. Растения выращены в одинаковых условиях — на дерново-подзолистой супесчаной почве без дополнительного орошения и без применения удобрений.

Известно, что в онтогенезе растений величина гистологических элементов древесины изменяется [11—15], поэтому для сравнительно-анатомических исследований нами использованы одинаковые участки стебля и годичного слоя, т. е. изучение анатомии проводилось на строго однородном материале. Образцы древесины брали в средней части внешнего годичного слоя, на южной стороне ствола, на высоте 1,3 м от поверхности почвы. Подготовка препаратов и измерение гистологических элементов выполнены по методике А. А. Яценко-Хмелевского [11].

Препараты просматривали под микроскопом МБР-3 при разном увеличении. Длина члеников сосудов измерялась от конца одного клювика до конца другого. Для изучения длины и диаметра волокон либриформа, а также слойности и высоты сердцевинных лучей было проведено 100 измерений, а для изучения других показателей — по 50—70 измерений. Полученные данные обработаны методом вариационной статистики [16].

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучению подвергнуты различные показатели, характеризующие сосуды, лучи и волокна либриформа.

Сосудистые элементы. Древесина у тополя рассеянно-сосудистая. На поперечном срезе древесины просветы сосудов не создают какого-либо определенного рисунка. Наблюдается лишь скопление более крупных сосудов в раннем (весеннем) приросте годичного слоя. Величина просветов сосудов плавно уменьшается по мере перехода от ранней части годичного слоя к поздней, где она достигает своего минимума. Однородные просветы овальные, радиально вытянутые (рис. 1). По численно-

высоком полиморфизме. Особи, имеющие ложковидные и близкие к ним переходные чешуи, чаще встречаются в популяциях лиственницы Каяндера. Вместе с тем независимо от таксономической принадлежности во всех популяциях преобладают шишки с прямыми чешуями.

При изучении формы верхнего края семенных чешуй видоспецифичности также не установлено. В популяциях обоих видов чаще встречаются особи с выемчатыми чешуями и реже — с прямосрезанными и зубренными. Аналогичным образом распределяются деревья и в зоне контакта.

Опушенность семенных чешуй рассматривается у лиственниц как важный диагностический признак. В насаждениях, сформированных лиственницей Гмелина и Каяндера, во всех географических пунктах признаков опушения чешуй у зрелых шишек не обнаружено. Следовательно, этот признак нетипичен для исследуемых видов.

### ВЫВОДЫ

1. Сравнительное изучение полиморфизма генеративных органов у лиственниц Гмелина и Каяндера свидетельствует о значительном сходстве ряда количественных и качественных признаков.

2. Амплитуда изменчивости, выражаемая значениями коэффициентов вариации, характеризуется в основном низким и средним уровнями как в исходных популяциях видов, так и в зоне совместного произрастания.

3. При диагностике этих лиственниц в природной обстановке наиболее надежными признаками являются степень отклонения чешуй от оси, ширина и форма зрелых шишек. Гибридные особи по этим признакам занимают промежуточное положение.

4. Наличие географической зависимости в изменчивости основных диагностических признаков дает основание разделить мнение Е. Г. Боброва относительно лиственниц Гмелина и Каяндера и считать их географически и морфологически хорошо обособленными видами.

5. В зоне совместного произрастания они вступают в гибридизацию и образуют полосу переходных форм, ширина которой на юге достигает 500—600 км.

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

Поступила в редакцию  
18/VII 1979

### ЛИТЕРАТУРА

1. Комаров В. Л. Класс Conitales. — В кн.: Флора СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1934, с. 130—195.
2. Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.
3. Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Л., Наука, 1972. 95 с.
4. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., Наука, 1978. 188 с.
5. Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М., Наука, 1977. 211 с.
6. Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., Изд-во МОИП, 1947. 137 с.
7. Мамаев С. А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений. — В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974, с. 3—12.
8. Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М., Наука, 1975. 309 с.
9. Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц. — В кн.: Лесное дело. М.—Л., Новая деревня, 1924, с. 12—44.

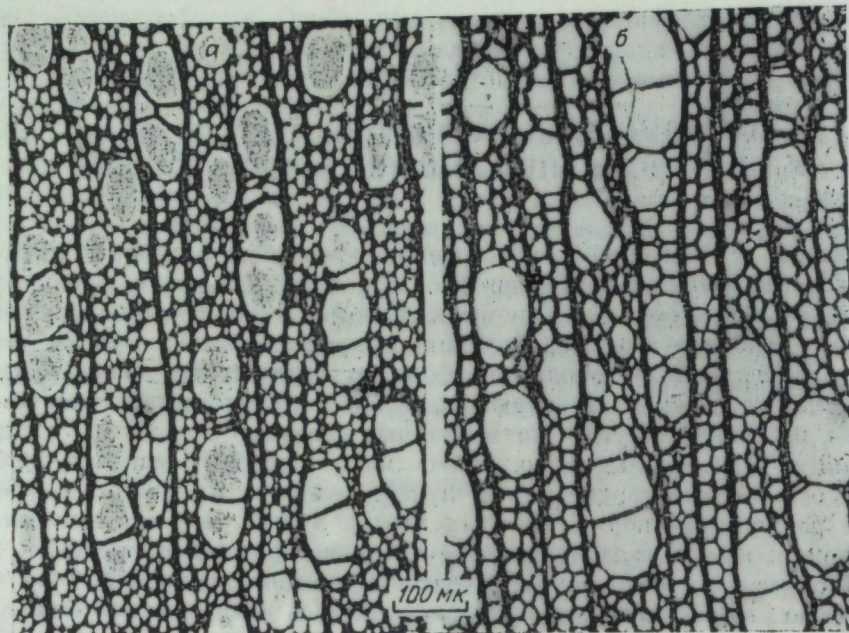


Рис. 1. Поперечный срез древесины тополя лавролистного. На рис. 1—3 диплоид (а), индуцированный тетраплоид (б).

сти они составляют 20—25% общего числа просветов. Остальные же просветы сомкнуты в цепочки по 2—3, реже 4—5 и группы по 3—6. У индуцированных тетраплоидов радиальный диаметр сосудов на 20—24,8%, а тангентальный на 31,4—32,3% больше, чем у диплоидов. Численность же сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поперечного сечения древесины у тетраплоидов составляет около 70% от показателей диплоидных растений.

Сосуды состоят из плотно сомкнутых друг с другом тонкостенных члеников, снабженных клювиками. Перфорационные пластинки простые, наклонные, с одним круглым отверстием. Средняя длина члеников сосуда у тетраплоидных растений тополя лавролистного составляет 616,5 мк, у осины — 636,5 мк, у аллополиплоида т. бальзамический × т. душистый — 600,3 мк. У диплоидных растений эти показатели значительно меньше — 451,7, 475,0 и 450,0 мк (табл. 1).

Межсосудистые поры имеют хорошо развитое окаймление. Расположены они чаще всего сближенно, почти сомкнуто и редко — свободно. У сомкнутых пор окаймление имеет угловатую форму, а у свободно расположенных — округлую. У сопоставляемых растений форма окаймления пор не имеет заметных различий, однако диаметр окаймления у полиплоидных растений немного больше, чем у диплоидных. Внутренние отверстия межсосудистых пор слегка вытянуты, но не достигают границы окаймления.

Сердцевинные лучи. Лучи гомогенные, узкие, однорядные. При встрече с сосудами они слегка изгибаются. Клетки луча длинные, лежащие, с прямыми стенками. У всех обследованных растений клетки лучей, прилегающие к волокнам либриформа, заметно длиннее клеток, прилегающих к сосудам.

У экспериментальных растений клетки лучей значительно крупнее, чем у контрольных: по длине на 31—37,8% и по высоте на 31,2—35,3%. Число же лучей, встречающихся на 1 мм поперечного среза древесины, больше у диплоидных растений (табл. 2).

Поры на стенках клеток лучей, прилегающих к сосудам, простые (без окаймления), округлой формы. У диплоидов они расположены по высоте клетки луча в 2—3 ряда (чаще в 2 ряда), а у тетраплоидов —

Таблица 1

Характеристика сосудистых элементов древесины у 7-летних диплоидных и тетраплоидных растений тополя

| Сосуды                                  | Площадь | Тополь лавролистный |      | Осина        |         | Т. бальзамический × т. душистый |      |
|---|---------|---------------------|------|--------------|---------|---------------------------------|------|
|   |         | M ± m               | t    | M ± m        | t       | M ± m                           | t    |
| Тангентальный диаметр, мк               | 2x      | 53,9 ± 1,1          | 8,8  | 54,0 ± 1,0   | 11,1    | 54,2 ± 1,0                      | 10,9 |
|   | 4x      | 71,3 ± 1,3          |      | 71,3 ± 1,2   |         | 71,2 ± 1,2                      |      |
| Радиальный диаметр, мк                  | 2x      | 76,2 ± 1,8          | 7,0  | 84,1 ± 1,5   | 7,6     | 87,0 ± 1,5                      | 7,7  |
|   | 4x      | 95,1 ± 2,0          |      | 101,4 ± 1,7  |         | 104,4 ± 1,7                     |      |
| Длина членика, мк                       | 2x      | 451,7 ± 9,3         | 12,5 | 475,0 ± 9,6  | 11,6    | 450,0 ± 9,1                     | 11,1 |
|   | 4x      | 616,5 ± 9,4         |      | 636,5 ± 10,1 |         | 600,3 ± 10,0                    |      |
| Длина клювика, мк                       | 2x      | 41,4 ± 2,1          | 3,6  | 41,5 ± 2,1   | 3,9     | 42,1 ± 2,2                      | 3,6  |
|   | 4x      | 54,2 ± 2,9          |      | 54,5 ± 2,6   |         | 54,8 ± 2,7                      |      |
| Диаметр межсосудистых пор, мк           | 2x      | 7,2 ± 0,1           | 10,6 | 7,8 ± 0,1    | 6,3     | 7,5 ± 0,1                       | 7,7  |
|   | 4x      | 8,7 ± 0,1           |      | 8,7 ± 0,1    |         | 8,6 ± 0,1                       |      |
| Количество сосудов на 1 мм <sup>2</sup> | 2x      | 84,5 ± 2,6          | 7,6  | Не опр.      | Не опр. | 84,7 ± 2,6                      | 7,6  |
|   | 4x      | 59,6 ± 2,0          |      | 59,4 ± 2,1   |         |                                 |      |

в 2—5 рядов (чаще в 3 ряда), что хорошо заметно на радиальном срезе древесины (рис. 2).

Интересным и малоизученным показателем является слоистость лучей, определяемая числом слоев клеток, расположенных вертикально друг над другом. У диплоидов древесные лучи более многослойны, чем у тетраплоидов (рис. 3). Так, если у диплоидных растений тополя лавролистного древесные лучи состоят в среднем из 11,2, у осины — из 13,4 и гибрида т. бальзамический × т. душистый — из 12,1 слоев, то у растений тетраплоидного типа эти показатели существенно меньше: 7,3; 7,9 и 7,4. Высота древесных лучей у экспериментальных тетраплоидов тоже меньше, чем у контрольных растений.

Таблица 2

Характеристика сердцевинных лучей у 7-летних диплоидных и тетраплоидных растений тополя

| Сердцевинные лучи                | Площадь | Тополь лавролистный |      | Осина       |      | Т. бальзамический × т. душистый |      |
|----------------------------------|---------|---------------------|------|-------------|------|---------------------------------|------|
|                                  |         | M ± m               | t    | M ± m       | t    | M ± m                           | t    |
| Ширина, мк                       | 2x      | 6,5 ± 0,1           | 14,8 | 7,0 ± 0,1   | 12,5 | 6,7 ± 0,1                       | 9,8  |
|                                  | 4x      | 8,6 ± 0,1           |      | 9,8 ± 0,2   |      | 8,9 ± 0,2                       |      |
| Слоистость, число слоев клеток   | 2x      | 11,2 ± 0,4          | 7,8  | 13,4 ± 0,6  | 8,2  | 12,1 ± 0,6                      | 7,0  |
|                                  | 4x      | 7,3 ± 0,3           |      | 7,9 ± 0,3   |      | 7,4 ± 0,3                       |      |
| Высота луча, мк                  | 2x      | 196,4 ± 6,4         | 3,1  | 228,0 ± 8,5 | 4,6  | 226,3 ± 8,4                     | 3,6  |
|                                  | 4x      | 169,0 ± 6,2         |      | 176,1 ± 7,3 |      | 186,0 ± 7,3                     |      |
| Число лучей на 1 мм              | 2x      | 12,5 ± 0,2          | 10,6 | 12,3 ± 0,2  | 10,2 | 13,2 ± 0,3                      | 13,2 |
|                                  | 4x      | 9,5 ± 0,2           |      | 9,4 ± 0,2   |      | 9,0 ± 0,1                       |      |
| Высота клетки, мк                | 2x      | 17,4 ± 0,2          | 12,5 | 17,0 ± 0,3  | 10,6 | 18,7 ± 0,3                      | 11,3 |
|                                  | 4x      | 23,0 ± 0,4          |      | 22,3 ± 0,4  |      | 25,3 ± 0,5                      |      |
| Длина клетки, мк                 | 2x      | 66,7 ± 3,2          | 4,9  | 71,4 ± 3,6  | 4,1  | 69,5 ± 3,6                      | 4,0  |
|                                  | 4x      | 91,9 ± 4,0          |      | 93,5 ± 4,1  |      | 91,1 ± 4,0                      |      |
| Число рядов пор на стенке клетки | 2x      | 2,2 ± 0,06          | 8,5  | 2,2 ± 0,05  | 8,5  | 2,5 ± 0,07                      | 8,2  |
|                                  | 4x      | 3,2 ± 0,1           |      | 3,0 ± 0,08  |      | 3,5 ± 0,1                       |      |
| Диаметр поры, мк                 | 2x      | 6,4 ± 0,1           | 9,1  | 6,4 ± 0,1   | 5,6  | 6,5 ± 0,1                       | 6,3  |
|                                  | 4x      | 7,4 ± 0,1           |      | 7,2 ± 0,1   |      | 7,4 ± 0,1                       |      |

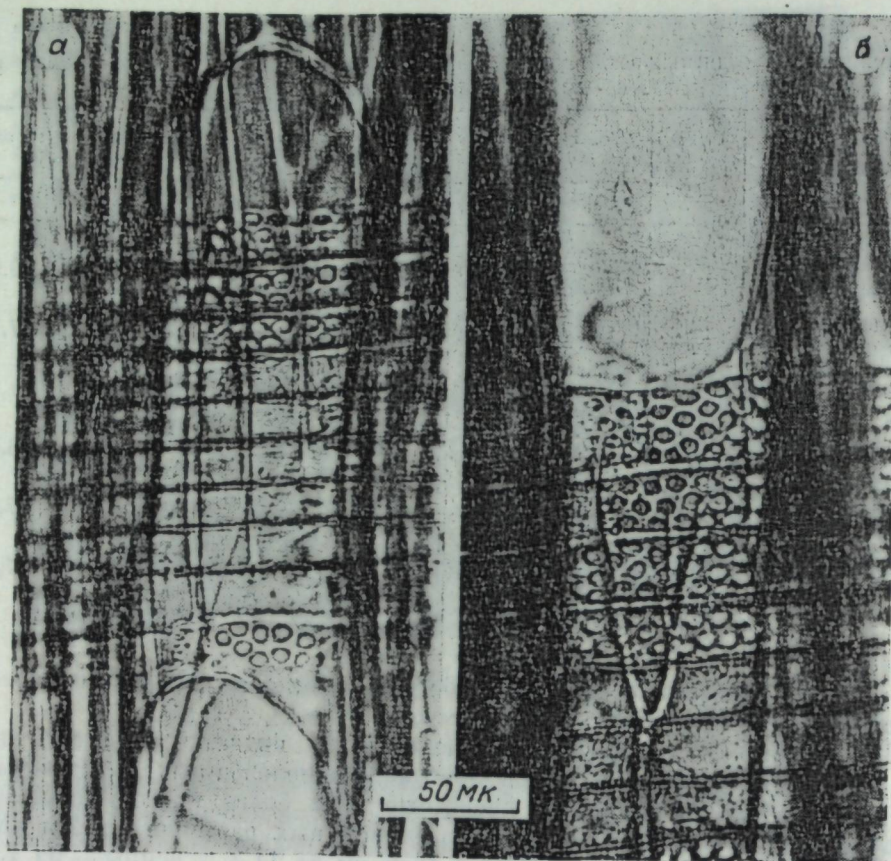


Рис. 2. Радиальный срез древесины тополя лавролистного. Видны поры на стенках клеток лучей, прилегающих к сосудам.

Многочисленные измерения показали, что высота клеток лучей, число рядов пор на стенках клеток лучей, прилегающих к сосудам, и слоистость лучей в комплексе могут служить наиболее наглядными и легко определяемыми показателями для идентификации растений с удвоенным набором хромосом. Это особенно важно при работе с видами серебристых тополей, у которых предварительный отбор полиплоидов по устьичному аппарату сильно затруднен ввиду густой опушенности нижней стороны листовой пластинки, а также при работе со взрослыми деревьями других видов тополя, у которых крона высоко поднята над уровнем почвы.

**Волокна либриформа.** Волокна составляют основную массу древесины тополя, поэтому технические свойства древесины в известной мере зависят от длины волокон и толщины их оболочки. Волокна либриформа представляют собой сильно вытянутые клетки с заостренными или штыкообразными концами. Стенки их более толстые, чем у сосудистых элементов. Это объясняется тем, что волокна выполняют в основном механическую функцию, обеспечивая стеблю растения надежную прочность.

Средняя длина волокон либриформа у экспериментальных тетраплоидов составляет 1015,3 мк (тополь лавролистный), 1152,0 мк (т. бальзамический × т. душистый) и 1194,8 мк (осина), а у диплоидов соответственно 720,3; 873,5 и 905,2 мк. Диаметр волокон и толщина оболочки у полиплоидов тоже превышают аналогичные показатели диплоидных особей (табл. 3).

Таким образом, уже в 7-летнем возрасте у тетраплоидных растений длина волокон превышает 1 мм. Это свидетельствует о том, что экспери-

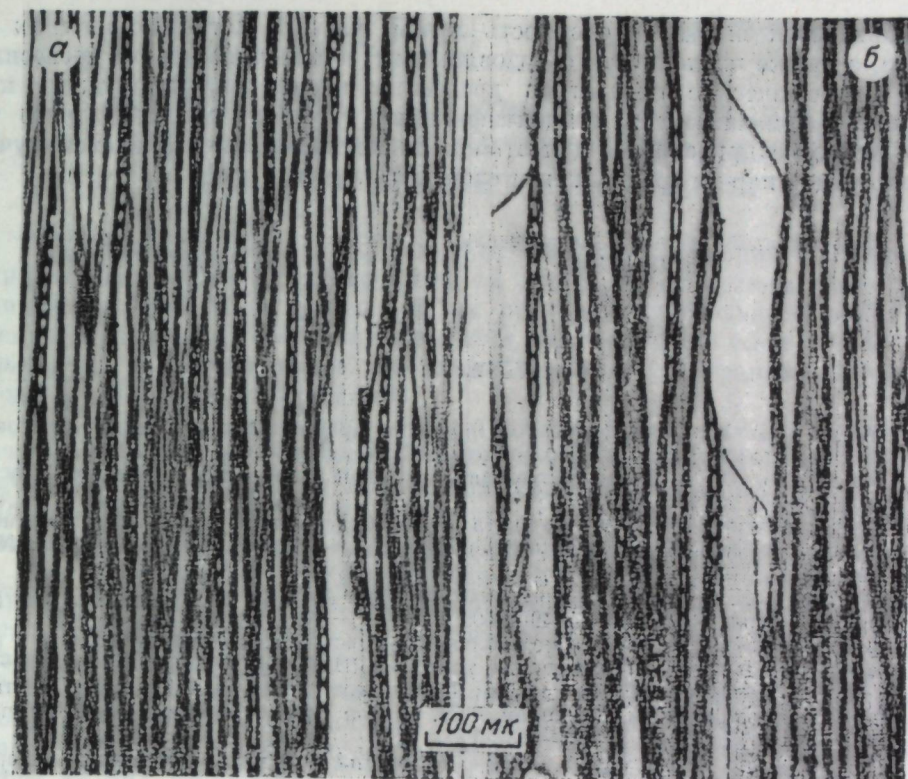


Рис. 3. Слоистость лучей на тангентальном срезе древесины тополя лавролистного.

Таблица 3  
Величина волокон либриформа у 7-летних диплоидных и тетраплоидных растений тополя

| Волокна либриформа, мк | Плодн-ность | Тополь лавролистный |      | Осина         |      | Т. бальзамический × т. душистый |      |
|------------------------|-------------|---------------------|------|---------------|------|---------------------------------|------|
|                        |             | $M \pm m$           | $t$  | $M \pm m$     | $t$  | $M \pm m$                       | $t$  |
| Длина                  | 2x          | 720,3 ± 10,4        | 17,8 | 905,2 ± 11,6  | 16,6 | 873,5 ± 10,2                    | 17,1 |
|                        | 4x          | 1015,3 ± 12,9       |      | 1194,8 ± 13,0 |      | 1152,0 ± 12,7                   |      |
| Диаметр                | 2x          | 23,4 ± 0,4          | 11,4 | 21,1 ± 0,4    | 12,1 | 21,0 ± 0,3                      | 14,2 |
|                        | 4x          | 30,7 ± 0,5          |      | 28,0 ± 0,4    |      | 28,1 ± 0,4                      |      |
| Толщина стенки         | 2x          | 2,3 ± 0,06          | 7,1  | 2,0 ± 0,05    | 7,7  | 2,0 ± 0,06                      | 7,1  |
|                        | 4x          | 2,9 ± 0,06          |      | 2,6 ± 0,06    |      | 2,6 ± 0,06                      |      |

ментально полученные полиплоиды могут служить ценным исходным материалом для создания не только быстрорастущих, но и длиноволокнистых форм, пригодных для целлюлозно-бумажной промышленности.

Древесная паренхима в древесине тополя встречается редко. Она обнаружена на границе позднего прироста в виде коротких одпорядных полосок, состоящих из нескольких клеток (терминальная паренхима).

#### ВЫВОДЫ

Экспериментально полученные тетраплоиды тополя характеризуются более крупными клетками тканей древесины, чем диплоидные особи. Наряду с увеличением габитуса клеток у полиплоидных растений



уменьшаются высота и слоистость лучей, частота встречаемости их на 1 мм, а также численность сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поперечного среза древесины.

Анатомические показатели древесины вполне могут служить косвенными признаками при идентификации растений тетраплоидного типа. Наиболее пригодными для этой цели являются высота клеток лучей, число рядов пор на их стенках и слоистость лучей.

Центральный сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
16/VII-1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М., Изд-во АН СССР, 1959.
2. Богданов П. Л. Размеры древесных волокон у гибридных тополей. — Лесной журнал, 1965, № 1.
3. Иванников С. П., Ростовцев С. А. Содержание целлюлозы и размеры древесного волокна у разных сортов тополей. — Лесное хозяйство, 1965, № 5, с. 37—39.
4. Зархина Е. С. Размеры древесных волокон тополей в Амурской области. — Лесной журнал, 1969, № 6, с. 149—150.
5. Зубарева Л. М. Содержание целлюлозы и размеры древесного волокна у разных сортов тополей. — Сб. научных трудов ВНИИЛХ, 1972, вып. 11, с. 113—117.
6. Косоуров Ю. Ф., Игнатенко В. К. Длина древесного волокна у местных видов тополей и ивы в Башкирии. — Сб. трудов по лесному хозяйству Башкирской ЛОС, 1973, вып. 9, с. 139—143.
7. Коларов Д. Структура и някои свойства на тополната дървесина. — Горско стопанство, 1975, 31, кн. 6, с. 33—36.
8. Иванников С. П. Селекция осины в лесостепи на быстроту роста, устойчивость против гнили и качество древесины. — В кн.: Опыт и достижения по селекции лесных пород. М., Изд. МСХ СССР, 1959, с. 63—124.
9. Бакулин В. Т. Триплоидный клон осины в лесах Новосибирской области. — Генетика, 1966, II, с. 58—67.
10. Бакулин В. Т. Получение полиплоидных форм у некоторых видов тополя с помощью колхидина. — Изв. СО АН СССР, 1977, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 68—75.
11. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
12. Hejnowicz A., Hejnowicz Z. Badania anatomiczne nad drewnem topoli. — Arboretum kornickie, 1956, II, p. 195—218.
13. Гаврилова И. А. К вопросу оценки гибридов тополей на качество древесины (тезисы). — Сопещ. по лесной генетике селекции и семеноводству. Петрозаводск, Ин-т леса Карельского филиала АН СССР, 1967.
14. Якимов И. В. Влияние возраста на анатомическое строение и технические свойства древесины осины. — Науч. тр. Воронеж. лесотехн. ин-та, 1968, № 30, с. 127—131.
15. Смилга Я. Я. Изменчивость анатомических элементов древесины осины. — В кн.: Генетические исследования древесных в Латвийской ССР. Рига, Зинатне, 1975, с. 68—79.
16. Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1961.

V. T. Bakulin

#### ON THE WOOD ANATOMY OF EXPERIMENTAL POLYPLOIDS OF POPLAR

Anatomical features of the wood of diploid and experimental tetraploid trees of *Populus laurifolia*, *P. tremula* and *P. balsamifera* × *P. suaveolens* are described. Some anatomical signs for identification of polyploids trees are given.

Ю. В. НАУМЕНКО

#### ФИТОПЛАНКТОН р. ОБИ НИЖЕ г. НОВОСИБИРСКА В СВЯЗИ С КОМПЕНСАЦИОННЫМИ МЕРОПРИЯТИЯМИ ПРИ ДНОУГЛУБИТЕЛЬНЫХ РАБОТАХ

В связи с решением XXV съезда КПСС о необходимости увеличения тоннажа грузов, перевозимых на судах по сибирским рекам, возникла потребность в проведении на них дноуглубительных работ, особенно в нижних бьефах водохранилищ. Это в полной мере относится к Оби ниже г. Новосибирска, где после создания водохранилища уровень воды значительно понизился [1].

Настоящее исследование является частью комплексных работ, проводимых лабораторией низших растений ЦСБС СО АН СССР в сотрудничестве с Новосибирским институтом инженеров водного транспорта и Новосибирским отделением института СибирьНИИПроект. Цель их — выявить закономерности изменения водных биоценозов р. Оби в связи с компенсационными мероприятиями при дноуглубительных работах. Ниже излагаются данные, характеризующие один из компонентов обследованных биоценозов — фитопланктон. Работа по альгологии в этом плане проводится впервые.

В соответствии с решением об охране водоемов предусматриваются компенсационные мероприятия, не позволяющие нарушать экосистему реки. В данном случае это создание двух заливов по левобережью Оби: один из них расположен в 50 км ниже г. Новосибирска на Дрегуновском перекате, другой в 15 км ниже города на Нижнекудряшевском перекате. В июне 1978 г. землечерпалками были насыпаны песчаные дамбы-отвалы из грунта, извлеченного на середине реки, и образовавшие заливы площадью до 1 га. Глубины в течение периода наблюдений колебались на Дрегуновском заливе от 2 м в июне до 0,3 м в сентябре, на Нижнекудряшевском — от 1,5 до 0,7 соответственно. Предполагалось, что на Дрегуновском заливе вода будет непроточной, на Нижнекудряшевском проточность сохранится до некоторой степени. Кроме того, для сопоставления результатов были выбраны контрольные участки на р. Оби выше экспериментальных заливов и имеющих максимальные глубины до 2,2 м.

Сбор образцов фитопланктона проводили на постоянных гидробиологических станциях с поверхностного слоя воды с мая по сентябрь 1978 г. 2 раза в месяц на контрольных участках и в экспериментальных заливах. Обработку материала вели по общепринятой методике альгологических исследований [2]. Одновременно с отбором проб делали измерения температуры воды, прозрачности (по белому диску), скорости течения.

#### ФИТОПЛАНКТОН ДРЕГУНОВСКОГО УЧАСТКА

В середине мая фитопланктон Оби на контрольной станции (температура воды 8,5°C) не превышал 80 тыс. кл/л, к концу месяца при повышении температуры воды до 11,7°C численность водорослей возросла до 400 тыс. кл/л. В пробах преобладали диатомовые *Stephanodiscus hantzschii* и *Cyclotella meneghiniana*.

В июне, в период весеннего паводка, концентрация водорослей в планктоне уменьшилась до 295 тыс. кл/л. При этом с повышением температуры до 15—16°C количество *Cyclotella* и *Stephanodiscus* сократилось в три раза. В небольшом числе появилась летняя форма диатомей *Melosira granulata*. Численность хлорококковых водорослей составляла 36 тыс. кл/л, наиболее часто из них встречались *Scenedesmus quadricauda* и *Tetrastrum glabrum*.

## ФИТОПЛАНКТОН НИЖНЕКУДРЯШЕВСКОГО УЧАСТКА

В конце мая в фитопланктоне Оби на контрольной станции при температуре воды 10° насчитывалось 446 тыс. кл/л. Доминировали диатомовые водоросли *Cyclotella meneghiniana* и *Stephanodiscus hantzschii*.

В июне количество водорослей в планктоне сохранялось примерно на том же уровне, что и в мае с некоторым снижением его вслед за подъемом уровня воды. В конце месяца при температуре воды 17° наибольшую численность из диатомовых давала *Asterionella formosa* — 169 тыс. кл/л. Единичными нитями появилась *Anabaena scheremetievi*.

Резкий подъем уровня воды в конце июня обусловил снижение концентрации водорослей к началу июля до 170 тыс. кл/л, хотя температура воды была 20°. Во второй и третьей декадах июля при низком уровне воды и ее прогревании до 24° фитопланктон стал богаче и разнообразнее. Наиболее обильной была *Melosira granulata* — 160 тыс. кл/л.

В начале августа при скорости течения 0,46 м/с и температуре воды 22° зафиксирована максимальная численность фитопланктона — 1200 тыс. кл/л. Наиболее многочисленными были синезеленые водоросли *Anabaena flos-aquae*, *A. scheremetievi* общим количеством до 770 тыс. кл/л.

К концу августа после очередного подъема уровня воды и при снижении ее температуры до 16° фитопланктон стал исключительно бедным — 50 тыс. кл/л. В сентябре при постоянном довольно низком уровне воды и температуре 13° численность фитопланктонов повысилась до 247 тыс. кл/л при ведущей роли диатомовых водорослей.

Биомасса фитопланктона в течение вегетационного периода колебалась в пределах 0,05—1,4 мг/л с наибольшим значением в первых числах августа, в период максимального развития фитопланктона.

В экспериментальном заливе, созданном с сохранением некоторой проточности, в середине июня численность фитопланктона была ниже, чем на контрольной станции. Фитопланктон слагали главным образом диатомовые и хлорококковые водоросли при отсутствии массовых форм.

В начале июля, после паводочного подъема уровня воды, как и на контрольной станции, произошло снижение численности фитопланктона до 60 тыс. кл/л. В середине июля при низком уровне воды в Оби фитопланктон был довольно разнообразен с наибольшим значением количества водорослей — 1060 тыс. кл/л (рис. 2). Максимум водорослей в заливе был примерно таким же, как и на контрольной станции. Наиболее многочисленными — до 800 тыс. кл/л — были синезеленые формы *Anabaena scheremetievi*, *A. flos-aquae*. Из хлорококковых водорослей чаще других попадались литоральные формы — *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *P. tetras*. Отмечены *Ceratium hirundinella* и *Euglena sp.* Количество *Asterionella formosa* составляло 56 тыс. кл/л.

В первой декаде августа в планктоне содержалось около

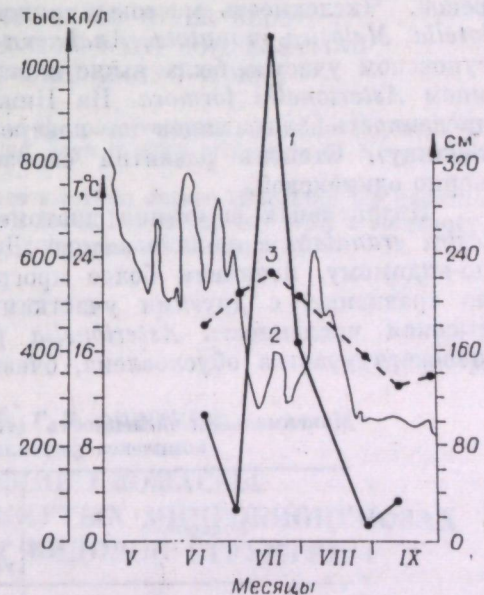


Рис. 2. Соотношение численности фитопланктона с колебаниями уровня и температурой воды в заливе Нижнекудряшевского участка.

Обозначения те же, что на рис. 1.

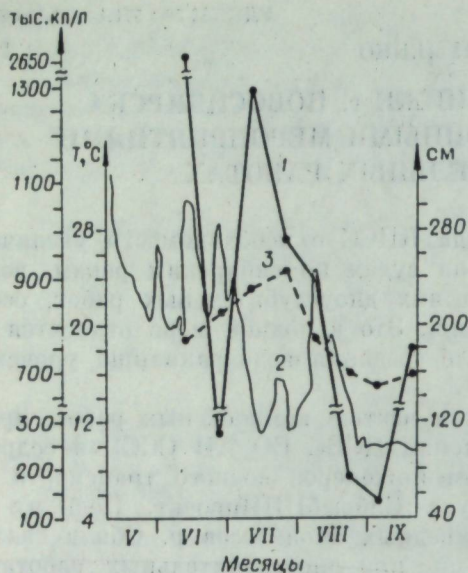


Рис. 1. Соотношение численности фитопланктона с колебаниями уровня и температурой воды в заливе Дрегуновского участка.

1 — численность фитопланктона, 2 — уровень воды, 3 — температура воды.

тона, численность которого составила 286 тыс. кл/л при доминировании диатомовых. В сентябре при температуре воды 14° степень развития водорослей значительно снизилась.

В общем на контроле интенсивность вегетации фитопланктона была довольно слабой, количество водорослей в период максимального развития не превышало 680 тыс. кл/л. Биомасса в течение вегетационного сезона изменялась в пределах 0,06—0,73 мг/л при максимуме в июле.

В середине июня во вновь созданном заливе при температуре воды 19° численность фитопланктона достигала 2650 тыс. кл/л (рис. 1). Фитопланктон слагали диатомовые и хлорококковые водоросли. К концу месяца при подъеме уровня воды концентрация водорослей равнялась 287 тыс. кл/л. Преобладали диатомовые виды *Cyclotella meneghiniana* и *Asterionella formosa*.

В июле (при температуре воды 25°, прозрачности до дна) наблюдалось возрастание численности фитопланктона до 1280 тыс. кл/л, причем около 900 тыс. кл/л составляли синезеленые *Anabaena flos-aquae*, *A. scheremetievi*, количество которых здесь было в два раза больше, чем на контроле. В августе насчитывалось около 1000 тыс. кл/л водорослей. Доминировали бентосные синезеленые виды *Oscillatoria limosa*, *O. amoena*, *O. amphibia*, обильно развивавшиеся на дне. Диатомеи представлены в основном также бентосными формами *Navicula*, *Gomphonema*, *Synedra*. К концу месяца число водорослей сократилось до 200 тыс. кл/л.

В начале сентября степень развития водорослей была та же, что и в конце августа. К середине месяца численность водорослей возросла до 750 тыс. кл/л за счет вегетации планктонных диатомей *Cyclotella* и *Stephanodiscus*.

Для контрольной станции и залива Дрегуновского участка вычислили среднюю за сезон величину численности и биомассы фитопланктона. На контроле она составляла 350 тыс. кл/л (биомасса — 0,320 мг/л), в заливе — 895 тыс. кл/л (биомасса — 0,695 мг/л) соответственно. Из этих показателей видно, что численность и биомасса фитопланктона в экспериментальном заливе была в два раза выше, чем на контроле.

В середине июля с понижением уровня воды, снижением скорости течения до 0,68 м/с, прогреванием воды до 23°, увеличением прозрачности до 128 см содержание водорослей повысилось до 680 тыс. кл/л. Численность ранневесенних диатомовых водорослей уменьшилась, началась вегетация синезеленых *Anabaena scheremetievi*, *A. flos-aquae*, насчитывающих до 470 тыс. кл/л.

К концу июля при незначительном подъеме уровня воды произошло снижение численности синезеленых форм при возросшей роли диатомовых, особенно *Asterionella formosa*, которая считается летним видом [3].

В первой декаде августа, во втором пике паводка, скорость течения увеличилась до 0,79 м/с, прозрачность воды не превышала 60 см, температура снизилась до 17—18°. Все это отрицательно повлияло на развитие фитопланктона.

400 тыс. кл/л водорослей. Это были диатомовые, синезеленые и хлорококковые водоросли. После подъема уровня воды наблюдалось уменьшение численности до 46 тыс. кл/л, низкое количество водорослей сохранялось и в сентябре. В составе планктона были в основном диатомовые водоросли, взмученные со дна, и очень небольшое количество (1—5 тыс. кл/л) синезеленых, хлорококковых, эвгленовых водорослей.

Для контрольной станции и залива Нижнекудряшевского участка средняя за сезон величина численности и биомассы составила: контроль — 364 тыс. кл/л (биомасса — 0,374 мг/л), в заливе — 320 тыс. кл/л (биомасса — 0,153 мг/л).

#### ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ

В целом на развитие водорослей планктона влияет ряд факторов: колебание уровня воды, скорость течения, прозрачность и температура воды, глубина на станции, степень загрязнения воды и грунта. Изменения уровня воды в связи с паводками и пусками ГЭС вызывает значительные колебания численности фитопланктона как на контроле, так и в экспериментальных заливах.

При создании залива на Дрегуновском участке основной видовой состав фитопланктона остался без изменений, но в июле, в период максимального развития водорослей, разнообразие хлорококковых и диатомовых в заливе было больше, чем на контроле. Максимальная численность фитопланктона в заливе в два раза выше, чем на контрольной станции.

На Нижнекудряшевском участке основной видовой состав фитопланктона и величина его численности на контроле и в заливе были почти одинаковыми, что объясняется наличием проточности в последнем.

Сравнение фитопланктона Дрегуновского и Нижнекудряшевского участков р. Оби позволило выявить черты сходства и различия между ними. Видовой состав водорослей на этих участках почти не отличался, однако в июле, в период наиболее интенсивной вегетации водорослей, видовое разнообразие их было выше в обоих заливах по сравнению с рекой. Численность массовых видов водорослей — *Stephanodiscus* + *Cyclotella*, *Melosira granulata*, *Anabaena scheremetievi*, *A. flos-aquae* на Дрегуновском участке была выше в заливе, чем на контроле, за исключением *Asterionella formosa*. На Нижнекудряшевском участке, напротив, численность этих видов на контроле была больше, чем в заливе (см. таблицу). Степень развития синезеленых водорослей здесь была примерно одинаковой.

Интенсивная вегетация диатомей *Cyclotella* + *Stephanodiscus* и *Melosira granulata* в июне в заливе Дрегуновского участка определялась, по-видимому, наличием более прогретой (до 19°) воды на мелководье по сравнению с другими участками и большей прозрачностью. Более высокая численность *Asterionella formosa* на контроле Нижнекудряшевского участка обусловлена, очевидно, потребностью данного вида в

Максимальная численность (тыс. кл/л) водорослей основного комплекса фитопланктона в 1978 г.

| Водоросли                                 | Дрегуновский участок |       | Нижнекудряшевский участок |       |
|---|----------------------|-------|---------------------------|-------|
|   | контроль             | залив | контроль                  | залив |
| <i>Cyclotella</i> + <i>Stephanodiscus</i> | 235                  | 1000  | 330                       | 20    |
| <i>Melosira granulata</i>                 | 64                   | 150   | 56                        | 6     |
| <i>Asterionella formosa</i>               | 113                  | 56    | 169                       | 80    |
| <i>Anabaena scheremetievi</i>             | 132                  | 258   | 350                       | 284   |
| <i>A. flos-aquae</i>                      | 117                  | 287   | 237                       | 301   |

наличии слабопроточной воды. Так, в июне при максимальной численности скорость течения была ничтожно малой — 0,095 м/с, в это же время на контроле Дрегуновского участка скорость течения выражалась величиной 0,741 м/с, при которой количество *Asterionella formosa* было в 8 раз меньше.

Синезеленые водоросли, для которых благоприятны стоячие или слабопроточные воды, вегетировали примерно одинаково на всех станциях, за исключением контроля Дрегуновского участка, где в летний период наблюдались скорости течения — 0,68—0,87 м/с, тормозящие развитие синезеленых водорослей.

В общей картине сезонной динамики развития водорослей характерны два пика — весенний и летний. Первый выражается доминированием диатомей, что, по-видимому, стимулируется наличием железа в воде, приносимого в период половодья с окружающими болотистых территорий. Летний пик дают теплолюбивые синезеленые формы — *Anabaena flos-aquae*, *A. scheremetievi* и диатомовые водоросли — *Melosira granulata*, *Asterionella formosa*. Осенью наблюдается незначительная вспышка криофильных диатомей.

Центральный сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
25/V 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бейром С. Г., Вострякова И. В., Широков В. М. Изменение природных условий в средней Оби после создания Новосибирской ГЭС. Новосибирск, Наука, 1973. 143 с.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., Наука, 1975, с. 73—87.
- Round F. E. The biology of the algae. London, 1966. 269 p.

Y. V. Naumenko

#### THE PHYTOPLANKTON OF OB RIVER BELOW NOVOSIBIRSK IN CONNECTION WITH COMPENSATING MEASURES WHEN DREDGING WORKS

This article deals with the results of the observations for the development of the phytoplankton into two artificially created bays in Ob's river side of Novosibirsk in 1978.

It is defined that in the bay that has a certain degree of leaking the quantitative development of phytoplankton is at river's level, but in the bay with a stagnancy the quantity of phytoplankton has doubled in comparison with the control.

УДК 577.472 : 576.80

Б. Г. КОВРОВ, Г. И. ФИШТЕЙН

#### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ В СИНТЕТИЧЕСКИХ ЗАМКНУТЫХ МИКРОБИОЦЕНОЗАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ

Изучение пирамид биомасс позволяет получить важную информацию о составе и функционировании экосистем, находящихся в стадии равновесия. Однако построение пирамид биомасс для естественных экосистем связано с трудностями сбора материала и оценки биомасс отдельных трофических уровней. Биомассу деструкторов исследователи обычно не при-

водят в пирамидах биомасс [1], так как биомасса деструкторов, особенно микроорганизмов, очень плохо поддается оценке [2]. Нами [3, 4] получены синтетические микроэкосистемы (МЭС) в запаянных стеклянных пробирках, содержащие одноклеточные организмы в качестве продуцентов и редуцентов и требующие для своего существования лишь световую энергию. В настоящей работе исследовалась роль отдельных видов гетеротрофных микроорганизмов в распределении биомассы в МЭС между ее отдельными компонентами с помощью анализа пирамид биомасс биоценозов, построенных по данным, полученным в результате изучения биоценозов МЭС, находящихся в стационарном состоянии.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Получение МЭС описано нами ранее [3]. МЭС представляли собой смеси автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов в водной среде, запаянные в стеклянные пробирки объемом  $\approx 50$  мл. Жидкая фаза в МЭС составляла 10—12 мл. МЭС содержались в люминестате при круглосуточном освещении с интенсивностью 2000 лк и при температуре 28—30°C. 9 МЭС, находившиеся в стационарном состоянии, судя по постоянству концентрации биомассы и хлорофилла в течение  $\approx 2,5$  лет, вскрыли и определили видовой состав биоценозов, концентрации организмов и биомассы.

Концентрацию гетеротрофных организмов устанавливали с помощью посевов на твердые среды: пептонный агар, водородный агар, агаризованную среду Громова, сусло грибное и ряд других сред. Концентрацию водорослей и грибов устанавливали по подсчету клеток в камере Горяева и по выросшим колониям на агаризованной среде Громова. Концентрацию мертвых клеток водорослей устанавливали методом агаровых слайдов. Биомассу организмов оценивали путем перемножения среднего объема клетки на численность всего вида в ценозе, удельный вес организмов принимали за единицу. Биомассу выражали в мг/мл. Объем клеток водорослей и кокков вычисляли как объем сферы, объем палочкообразных клеток — как объем цилиндра.

Массу детрита в МЭС оценивали с помощью стандартных кривых зависимости рассеяния света детритом на длине волны 745 нм (Д745) от концентрации детрита в мг/мл. Д745 детрита определяли как разницу между Д745 МЭС и Д745 биоценоза. Д745 биоценоза определяли по стандартным кривым зависимости Д745 суспензии организмов от концентрации клеток. Доля Д745 бактерий в Д745 биоценоза значительно меньше доли Д745 водорослей, поэтому долей Д745 бактерий пренебрегали. Детрит для построения стандартной кривой зависимости Д745 детрита от его концентрации в суспензии получали разложением бактериальным ценозом биомассы водорослей в течение полугодия. Биохимические признаки микроорганизмов определяли с помощью методов, используемых при идентификации микроорганизмов [5, 6].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пирамиды биомасс биоценозов МЭС. Роль сапрофитных микроорганизмов в функционировании МЭС. В табл. 1 приведены составы биоценозов исследованных МЭС. Роль *Pseudomonas* sp., *P. denitrificans*, *M. rubrum* и *Myrothecium* sp. в функционировании МЭС оценивали с помощью анализа пирамид биомасс, построенных для МЭС, отличающихся друг от друга одним видом микроорганизмов. Так, МЭС1 в гетеротрофном звене содержит *Pseudomonas* sp., МЭС2 — *Pseudomonas* sp. и *M. rubrum*, МЭС3 — *Pseudomonas* sp., *M. rubrum* и *Myrothecium* sp., МЭС4 — *M. rubrum*, *Myrothecium* sp. *P. denitrificans*.

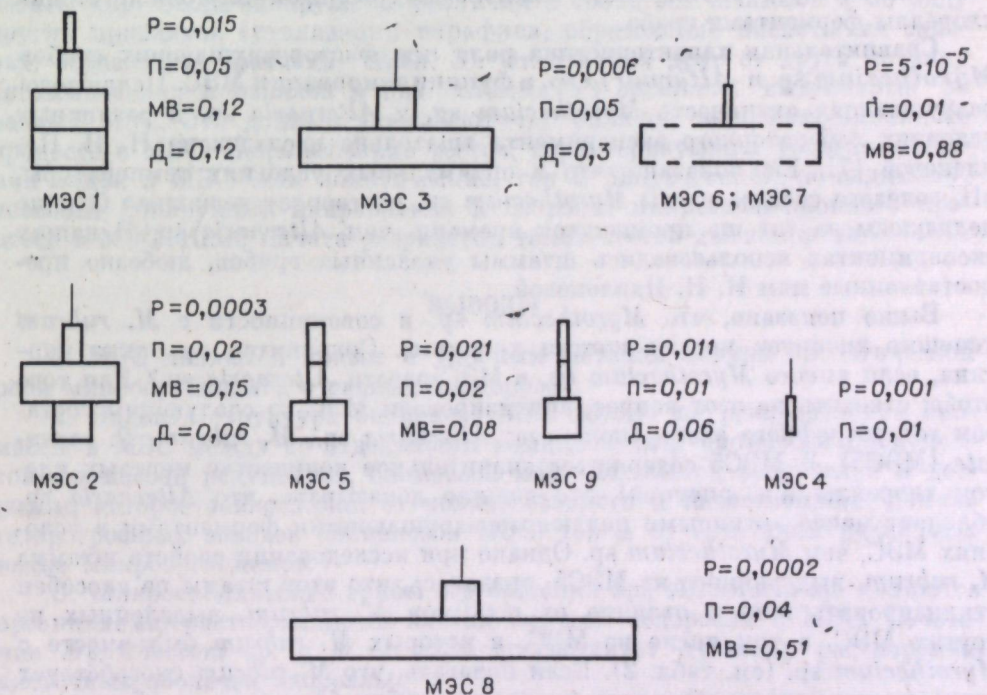
В МЭС1 биомасса гетеротрофа составляет 30% биомассы биоценоза. В этой МЭС наблюдается отложение мертвых клеток водорослей и детри-

Составы гетеротрофных \* звеньев биоценозов МЭС

| МЭС | Состав гетеротрофного звена   | МЭС | Состав гетеротрофного звена   |
|-----|---|-----|---|
| 1   | <i>Pseudomonas</i> sp.  | 6   | <i>Mycobacterium citreum</i> , <i>Myrothecium</i> sp., <i>Micrococcus roseus</i>          |
| 2   | <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Mycobacterium rubrum</i>                         | 7   | <i>Pseudomonas dacunhae</i> , <i>Myrothecium</i> sp.                                      |
| 3   | <i>Pseudomonas</i> sp., <i>M. rubrum</i> , <i>Myrothecium</i> sp.           | 8   | <i>P. dacunhae</i> , <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Myrothecium</i> sp.                       |
| 4   | <i>M. rubrum</i> , <i>Myrothecium</i> sp., <i>Pseudomonas denitrificans</i> | 9   | <i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>Pseudomonas capsulata</i> , <i>Micrococcus rubens</i> |
| 5   | <i>M. rubrum</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Pseudomonas capsulata</i>      |     |   |

\* Автотрофом во всех МЭС была *Chlorella* 21901.

та (см. рисунок). При добавлении в МЭС *M. rubrum* (МЭС2) снижается доля гетеротрофов в биомассе биоценоза до 1,5% (табл. 1) и, как видно из рисунка пирамиды биомасс, наблюдается и снижение содержания детрита. Следовательно, *M. rubrum* способствует более полному окислению детрита. В МЭС2 происходит повышение концентрации мертвых клеток хлореллы. Это, по-видимому, объясняется тем, что углерод, освобождаясь из детрита, накапливается в виде мертвых клеток хлореллы, скорость лизиса которых, вероятно, осталась такой же, как и в МЭС1. При добавлении *Myrothecium* sp. (МЭС3) доля гетеротрофов в биомассе биоценоза становится равной 0,8%, клетки мертвой хлореллы исчезают из МЭС и повышается концентрация детрита. Происходит это, видимо, благодаря быстрому лизису клеток отмирающей хлореллы под действием ферментов гриба. Похоже на то, что скорость лизиса клеток мертвой хлореллы в МЭС была



Пирамиды биомасс (в мг/мл).

Д — детрит; МВ — мертвые клетки водорослей; П — продуцент; Р — редуцент.

выше скорости потребления детрита бактериями, вследствие чего за период сукцессии могло произойти накопление последнего.

Для оценки роли *P. denitrificans* в функционировании МЭС анализировали пирамиду биомассы, построенную для МЭС4, аналогичной МЭС3, где вместо *Pseudomonas* sp. содержалась *P. denitrificans*. Из рисунка видно, что МЭС4 не имеет детрита и мертвых клеток хлореллы, следовательно, *P. denitrificans* окисляет детрит более активно, чем *Pseudomonas* sp. В условиях чистой культуры *P. denitrificans* на органических питательных средах растет более активно, чем *Pseudomonas* sp., т. е. на примере этих двух бактерий видна корреляция между активностью организма в монокультуре и в условиях биоценоза. Можно полагать, что *P. denitrificans* способствовала активизации жизненных процессов биоценоза, однако данные по биомассе не позволяют дать определенный ответ. Более четкую оценку роли *P. denitrificans* в интенсификации жизни биоценоза можно получить при анализе пирамид энергии.

Влияние *M. rubrum* на лизис клеток водоросли грибом *Myrothecium* sp. Все приведенные выше МЭС, в состав которых входил *Myrothecium* sp., содержали и *M. rubrum*. Можно предположить, что на активность лизиса клеток водоросли грибом влиял *M. rubrum*. Для того чтобы проверить это предположение, были построены пирамиды биомассы для биоценозов МЭС3, содержащих *Myrothecium* sp., но вместо *M. rubrum* в них были внесены другие гетеротрофные микроорганизмы. Это МЭС6, 7, 8. Как видно из рисунка, в названных МЭС отсутствует детрит, но масса мертвых клеток водоросли относительно велика. Следовательно, использованные сапрофиты *M. citreum*, *Micrococcus roseus*, *P. dacunhae* и *Pseudomonas* являются активными потребителями детрита, а *Myrothecium* sp. в этих МЭС менее активно растворяет клетки хлореллы, чем в приведенных выше МЭС. Это говорит о том, что *M. rubrum* способствует лизису клеток хлореллы. Из табл. 2 видно, что в отличие от всех бактерий, использованных в МЭС6, 7 и 8, *M. rubrum* обладает липолитической активностью и видимо, растворяя липиды клеточных стенок хлореллы, *M. rubrum* способствует растворению целлюлозных волокон клеточной стенки хлореллы ферментами гриба.

Сравнительная характеристика роли целлюлозоразрушающих грибов *Myrothecium* sp. и *Alternaria* sp. в функционировании МЭС. Целлюлозоразрушающая активность *Myrothecium* sp. и *Alternaria* sp. в различных условиях лабораторного эксперимента тщательно исследована Н. Н. Наплековой [7]. Ею показано, что в оптимальных условиях температуры, рН, солевого состава среды *Myrothecium* sp. растворяет несколько больше целлюлозы за тот же промежуток времени, чем *Alternaria* sp. В наших экспериментах использовались штаммы указанных грибов, любезно предоставленные нам Н. Н. Наплековой.

Выше показано, что *Myrothecium* sp. в совокупности с *M. rubrum* успешно лизирует мертвые клетки хлореллы. Сохранится ли такая картина, если вместо *Myrothecium* sp. в МЭС ввести *Alternaria* sp.? Для того чтобы ответить на этот вопрос, анализировали МЭС со следующим составом гетеротрофного звена биоценоза: *Alternaria* sp., *M. rubrum*, *P. capsulata* (МЭС5). В МЭС5 содержится значительное количество мертвых клеток хлореллы (см. рисунок), это должно доказывать, что *Alternaria* sp. обладает менее активными целлюлозоразрушающими ферментами в условиях МЭС, чем *Myrothecium* sp. Однако при исследовании свойств штамма *M. rubrum*, выделенного из МЭС5, оказалось, что этот штамм не способен утилизировать жир в отличие от штаммов *M. rubrum*, выделенных из других МЭС, в том числе из МЭС, в которых *M. rubrum* был вместе с *Myrothecium* sp. (см. табл. 2). Если полагать, что *M. rubrum* способствует растворению клеточной стенки хлореллы грибом благодаря своей липолитической активности, то, по всей видимости, в МЭС5 *M. rubrum* не способствует растворению клеточной стенки хлореллы.

Таблица 2

Некоторые признаки микроорганизмов, выделенных из МЭС

| МЭС | Штамм                   | Гидролиз |          |          |           |          | Образование |                 |                  | Использование |          |         |         |                     |
|-----|-------------------------|----------|----------|----------|-----------|----------|-------------|-----------------|------------------|---------------|----------|---------|---------|---------------------|
|     |                         | жира     | парафина | крахмала | целлюлозы | желатина | индол       | NH <sub>3</sub> | H <sub>2</sub> S | глицерин      | мальтоза | маннита | цитрата | азота органического |
| 3   | <i>M. rubrum</i>        | +        | -        | -        | -         | +        | -           | -               | -                | -             | -        | -       | +       | -                   |
| 2   | <i>M. rubrum</i>        | +        | +        | -        | -         | +        | -           | +               | +                | -             | -        | -       | +       | -                   |
| 4   | <i>M. rubrum</i>        | +        | -        | -        | -         | +        | -           | -               | +                | -             | -        | -       | +       | -                   |
| 5   | <i>M. rubrum</i>        | -        | -        | -        | -         | -        | -           | -               | -                | -             | -        | -       | +       | -                   |
| —   | <i>M. rubrum</i>        | +        | +        | -        | -         | +        | -           | +               | +                | -             | -        | -       | +       | -                   |
| 4   | <i>P. denitrificans</i> | -        | -        | -        | -         | -        | -           | -               | +                | -             | -        | -       | -       | +                   |
| 9   | <i>P. capsulata</i>     | -        | -        | -        | -         | -        | -           | -               | -                | +             | -        | -       | +       | +                   |
| 9   | <i>P. fluorescens</i>   | +        | -        | -        | -         | +        | -           | -               | -                | -             | -        | -       | +       | +                   |
| 7   | <i>P. dacunhae</i>      | -        | -        | -        | -         | -        | -           | -               | -                | -             | -        | -       | +       | +                   |
| 8   | <i>P. dacunhae</i>      | -        | -        | -        | -         | +        | -           | -               | -                | +             | -        | -       | -       | -                   |
| 6   | <i>M. roseus</i>        | -        | -        | +        | -         | -        | -           | -               | -                | -             | +        | +       | -       | +                   |
| 2   | <i>Pseudomonas</i> sp.  | -        | -        | -        | -         | -        | -           | -               | +                | -             | -        | -       | +       | +                   |
| 8   | <i>Pseudomonas</i> sp.  | -        | -        | -        | -         | +        | -           | -               | +                | -             | -        | -       | -       | +                   |

Примечание. Штамм обладает признаком (+); штамм не обладает признаком (-).

Сравнивая пирамиды биомассы, построенные для МЭС5 и для МЭС6, 7, 8, содержащие *Myrothecium* sp. и не содержащие *M. rubrum*, можно обнаружить, что во всех этих МЭС есть мертвые клетки водоросли, причем в МЭС, содержащих *Myrothecium* sp., их больше, чем в МЭС, содержащих *Alternaria* sp. Таким образом, *Myrothecium* sp. в условиях МЭС обладает такой же или более низкой целлюлозоразрушающей активностью, чем *Alternaria* sp.

При исследовании штаммов *M. rubrum*, выделенных из разных МЭС, обнаружилось, что они могут отличаться друг от друга по способности разлагать жир. Были обнаружены различия в свойствах штаммов и по ряду других признаков (утилизация парафина, образование кислоты на сахарах, образование аммиака) (табл. 2). Отличаются друг от друга по ряду биохимических признаков и два штамма *P. dacunhae*, выделенные из разных МЭС. Эти данные указывают на наличие микроэволюционного процесса в МЭС. Использование тестов, характеризующих условия обитания видов в МЭС (как абиотические, так и биотические), по-видимому, позволит обнаружить направление и скорость микроэволюционного процесса в МЭС. Нами начата разработка таких тестов для конкретных МЭС.

## ВЫВОДЫ

1. МЭС являются новым и удобным методом оценки экологической роли микроорганизмов в разных биоценозах.
2. Видовая структура биоценоза МЭС влияет на распределение биомассы в МЭС между ее отдельными компонентами: биомассой продуцентов, биомассой редуцентов, биомассой мертвых клеток водорослей и детритом, которое зависит как от количественного и качественного состава гетеротрофных звеньев биоценозов МЭС, так и от сочетания различных видов микроорганизмов.
3. Микроскопические грибы *Myrothecium* sp., *Alternaria* sp. являются организмами, растворяющими клетки мертвой водоросли в МЭС. Сочетание *Myrothecium* sp. с *M. rubrum* способствует лучшему растворению клеточных оболочек хлореллы.
4. Сапрофитные микроорганизмы *M. rubrum*, *Pseudomonas* sp., *P. denitrificans* и другие окисляют детрит в МЭС, однако наиболее активно окисляет детрит *P. denitrificans*.

5. Изменение некоторых биохимических признаков гетеротрофных микроорганизмов в МЭС свидетельствует о наличии процессов микроэволюции в МЭС.

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

Поступила в редакцию  
14/III 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Odum H. T. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida.— Ecol. Monogr., 1957, 27, p. 55—112.
2. Имшенецкий А. А. Об изучении новых микроорганизмов.— Успехи микробиологии, 1978, 13, с. 3—7.
3. Ковров Б. Г., Мамавко Г. Н., Фиштейн Г. Н. Экспериментальные модели экспериментальных экосистем из одноклеточных организмов.— В кн.: Материалы IX Всесоюз. рабочего совещания по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев, Наукова думка, 1976, с. 61—63.
4. Kovrov B. G., Fishtein G. N. Experimental closed microecosystems containing unicellular organisms.— In: Continuous cultivation of microorganisms. 7-th International Symposium. Prague, 1978, 44 p.
5. Kazuhiko J., Kazuo Komagata. Taxonomic studies on coryneform bacteria. Morphological, cultural, biochemical and physiological characteristics.— J. Gen. Appl. Microbiol., 1972, 18, p. 399—416.
6. Hartman P. A. Miniaturized microbiological methods. N. Y.— London, Academic Press, 1968, p. 10—22.
7. Наплёкова Н. Н. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1974.

B. G. Kovrov, G. N. Fishtein

#### A DISTRIBUTION OF BIOMASS IN SYNTHETIC CLOSED MICROBIAL BIOGENOSIS DEPENDING ON A SPECIES STRUCTURE

An ecological role of some species of some species of heterotrophic organisms in microbial biocenosis was investigated by the means of analysis of pyramids of biomass of biocenosis obtained by investigations of biocenosis of microecosystems (MES) being in steady state. It was found, that a species structure of a MES influences on the distribution of biomass between its components.

УДК 595.773.1

Н. А. ВНОЛОВИЧ

#### КРАТКИЙ ОБЗОР ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА TRIGLYPHUS LOEW, 1840 (DIPTERA, SYRPHIDAE)

До настоящего времени считалось, что род *Triglyphus* Loew представлен широко распространенным в Палеарктике видом *T. primus* Lw. [1—4].

Располагая экземплярами мух этого рода, собранными в европейской части СССР, Западной Сибири, на Алтае, в Уссурийском крае и на крайнем юге Дальнего Востока, мы убедились в том, что род содержит в себе два вида, второй, доселе неизвестный, распространен на крайнем юге

Дальнего Востока. Ниже приводится определительная таблица для этих видов и описание нового.

Голотип нового вида хранится в Зоологическом музее Зоологического института Академии наук СССР (Ленинград), паратипы в Биологическом институте СО АН СССР (Новосибирск).

#### ДИАГНОЗ РОДА

Мелкие черные блестящие мухи с тонкими ногами и слегка затемненными крыльями. Голова крупная, полушаровидная. Лицо ровное, без срединного бугорка и выступа у края рта. Лоб большой, блестящий, в длинных густых торчащих волосках, его ширина на уровне основания усиков примерно в 2—3 раза уже ширины головы. Усики маленькие, 3-й членик короткий, округлый или почковидный, ареста голая, сидит на спинной стороне усика у основания. Глаза самца на лбу соприкасаются, всегда покрыты короткими густыми бурыми волосками. Длина линии соприкосновения глаз примерно вдвое короче высоты лба. Плечевые бугорки покрыты волосками. Среднеспинка без полос. Крылья слегка затемненные, *ta* расположена перед серединой *D, R*, открытая, вершинный отрезок *m* вливается в *r*<sub>4+5</sub> под острым углом. Брюшко черное, характеризуется сильным развитием II и III тергитов, IV тергит очень маленький, II тергит почти целиком матовый, III — матовый лишь на середине передней части. Терминалии самцов характеризуются развитием на вершинных лопастях гипандрия направленных вперед зубцов, различных по количеству и расположению даже у экземпляров одного вида.

Мухи встречаются обычно на соцветиях спирей, мелких зонтичных, рябины, калины, боярышника, лютиках, калужнице и т. д. Предпочитают увлажненные биотопы — пойменные и заливные луга, затемненные опушки лиственных и смешанных лесов, заросшие густым травостоем и кустарником пади и распадки.

Личинки — афидофаги обитают на различных растениях, в частности у *Triglyphus primus* Lw. на полыни.

Типовой вид рода *Triglyphus primus* Loew, 1840.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА

- 1(2). Среднеспинка и щиток черные, блестящие в длинных торчащих желтоватых, беловатых, черных или светлых и черных одновременно волосках. Матовые участки II—III тергитов брюшка покрыты короткими черными, реже с примесью светлых, блестящими — белыми волосками. Сурстии длинные, тонкие, количество и расположение шипов на вершинном параметре верхней доли гипандрия сильно варьируют (рис. 1).

Глаза покрыты длинными, хорошо заметными бурыми или темно-бурыми волосками. Линия соприкосновения глаз примерно в 2 раза короче высоты лба. Лоб в длинных торчащих черных волосках, его ширина на уровне основания усиков меньше ширины головы примерно в 2,5—3 раза. Лицо покрыто длинными белыми или желтовато-белыми волосками. Бочки груди в длинных белых, иногда с примесью черных волосках. Ноги черные, колени и основания передних и средних голеней коричневатые или желтоватые, 1-й членик средних лапок тускло-желтый, 2-й членик от тускло-желтого до почти черного. Крылья слегка дымчатые. Длина тела 5—7 мм.

Самка очень похожа на самца. Лоб черный блестящий в белых волосках, в средней части у края глаз с маленькими пятнышками беловато-серого палета, его ширина составляет примерно 1/3 шири-

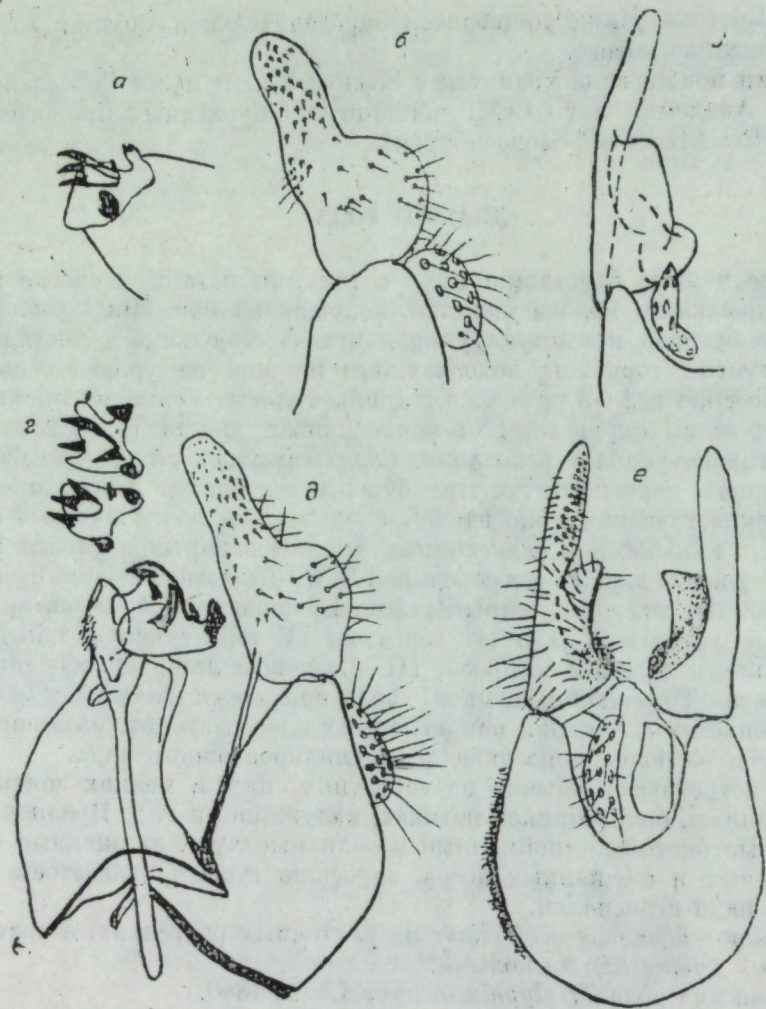


Рис. 1. *Triglyphus primus* Lw., самец:

а — верхний параметр верхней доли гипандрия, б, в — сурстель сбоку и сверху (г. Москва), в — верхние параметры верхней доли гипандрия (сверху), д — терминалии, е — сурстели и гоноцерии снизу (г. Новосибирск).

ны головы. 3-й членик усиков несколько длиннее, чем у самца. Опушение среднеспинки более короткое, белое. Закрыловые пластинки белые. 1-й членик передних лапок оранжево-желтый. Длина тела 4—9 мм. — От Ленинграда до Карпат, Кавказ, Приуралье, вся средняя и южная Сибирь до Южного Приморья и о. Сахалина. Большая часть Западной Европы. Т. *primus* Loew, 1840.

Рассмотрено 15 самцов и 49 самок этого вида, собранных в Московской, Новосибирской областях, Южном Приморье, на островах Сахалине и Монероне. Сравнение проведено с экземпляром из Голландии, любезно присланным д-ром Т. Нильсеном (Tore Randulf Nielsen, Norway), за что выражаю ему свою благодарность.

- 2(1) Среднеспинка и щиток покрыты короткими полуприлегающими золотисто-желтыми волосками. — Глаза в коротких темно-бурых волосках. 1-й членик передних лапок самца оранжево-желтый. Брюшко сверху целиком покрыто короткими полуприлегающими золотисто-желтыми волосками. Сурстели более короткие и широкое (см. рис. 2). Длина тела 6,5—7,5 мм. — Южное Приморье, о. Кунашир . . . . . Т. *aureus* Violovitsh, sp. n.

*Triglyphus aureus* Violovitsh sp. n.

Самец. Лоб черный блестящий в густых не очень длинных черных волосках, его ширина на уровне основания усиков составляет примерно 1/3 ширины головы. Усики черные, 3-й членик бурый с желтым основанием (иногда всей нижней половиной). Лицо черное блестящее в белых волосках. Длина линии соприкосновения глаз относится к высоте лба как 2,2—2,7 : 4,0. Глаза покрыты очень короткими темно-бурыми волосками. Среднеспинка, щиток и брюшко черные с ярким бронзовым отливом, покрыты короткими яркими золотисто-желтыми волосками, длинные торчащие белые волоски расположены на боковых поверхностях I и частично II тергитов брюшка, светлые золотисто-желтые — на заднем крае щитка. Бочки груди в нежных редких длинных белых волосках. Крылья слегка затемненные на всем протяжении. Закрыловые пластинки желтовато-серые, с более темным краем и очень длинными золотисто-серыми ресничками на грудной пластинке. Жужжальца с крупной яркой светло-желтой головкой и бурым стебельком. Блестяще-черные ноги покрыты редкими светло-желтыми почти белыми волосками, колени коричневатые, 1-й членик передних лапок, 1-й и 2-й членики средних лапок желтые, 1-й членик задних лапок несколько утолщен, внутренняя поверхность всей лапки оранжево-желтая, покрыта густыми золотисто-желтыми волосками. Терминалии см. на рис. 2. Длина тела 6,5—7,5 мм.

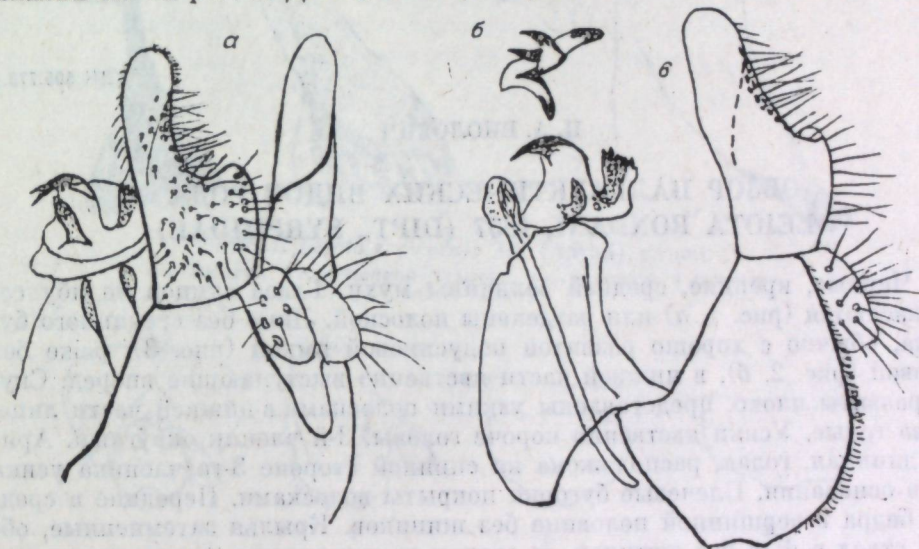


Рис. 2. *Triglyphus aureus* Violovitsh sp. n., самец:

а — терминалии, б — верхний параметр верхней доли гипандрия, в — терминалии (сбоку) (о. Кунашир).

Самка. Лоб блестяще-черный, ширина лба составляет примерно 1/3 ширины головы, темя — 1/4. Нижняя половина лба покрыта густыми короткими торчащими светло-желтыми волосками, верхняя его часть, глазковый треугольник и темя в редких длинных черных волосках. Глазковый треугольник равносторонний, боковые стороны которого короче основания. Закрыловые пластинки целиком яркие светло-желтые, почти белые. Бочки груди в светло-желтых волосках. Окраска и опушение среднеспинки, брюшка и ног примерно такие же, как у самца. Длина тела 5,5 мм.

Материал. Голотип самец, Южное Приморье, залив Посыета, 8/VII 1978 (Баркалов). Паратипы 2♂, в том числе за № 934 и 1♀, там же 8—14/VII 1978 (Баркалов), 1♂ № 886, о. Кунашир (Курильские острова), разнотравный дуг на берегу оз. Лагушное, 14/VIII 1954 (Виолович).

Биологический институт СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию 19/VII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Sack P. Syrphidae.— In: E. Lindner. Die Fliegen der paläarktischen Region. Stuttgart, 1932, p. 1—451.
2. Виолович Н. А. Материалы по фауне мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) Сахалина и Курильских островов.— Тр. ВЭО, Л., 1960, т. 47, с. 217—272.
3. Штакельберг А. А. Сем. Syrphidae.— В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Л., Наука, 1970, т. 5, ч. 2, с. 11—96.
4. Виолович Н. А. Материалы по фауне сирфид (Diptera, Syrphidae) Сибири.— В кн.: Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. (Тр. Биолог. ин-та СО АН СССР, т. 18). Новосибирск, Наука, 1976, с. 326—346.

N. A. Violovich

SURVEY PALAEARCTIC ON SPECIES  
OF GENUS *TRIGLYPHUS* LOEW, 1840  
(DIPTERA, SYRPHIDAE)

A revision on the Palearctic species of the genus *Triglyphus* Lw. siberian fauna with a description a new species *T. aureus* sp. n. from Kunaschir (Kurilien island).

УДК 595.773.1

Н. А. ВИОЛОВИЧ

ОБЗОР ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ РОДА  
*LEJOTA* RONDANI, 1857 (DIPT., SYRPHIDAE)

Черные, крепкие, средней величины мухи. Глаза самцов на лбу соприкасаются (рис. 1, а) или разделены полоской. Лицо без срединного бугорка, обычно с хорошо развитой подусиковой ямкой (рис. 3), реже без таковой (рис. 2, б), в нижней части явственно выступающие вперед. Скулы развиты плохо, представлены узкими полосками в нижней части лица. Глаза голые. Усики явственно короче головы, 3-й членик округлый. Ариста длинная, голая, расположена на спинной стороне 3-го членика усика у его основания. Плечевые бугорки покрыты волосками. Передние и средние бедра в вершинной половине без шипиков. Крылья затемненные, общий ствол  $r_1 + rs$  без щетинок,  $rs$  сверху со щетинками, расположенными в ряд на некотором расстоянии друг от друга,  $ta$  расположена явственно перед серединой  $D$ ,  $r_{4+5}$  прямая. Терминалии самца с крупными сурстилиями и своеобразным эдеагусом (см. рис. 1).

Мухи предпочитают увлажненные затемненные заросли кустарников, высокотравья, где встречаются на цветах спиреи, таволги, рябины, калины, бузины, а также на цветах лугового разнотравья.

Образ жизни личинок не известен.

В Неарктике известно 5 видов этого рода, считая описываемые, в том числе 3 вида в Палеарктической области.

Типовой вид рода *Psilota ruficornis* Zetterstedt, 1843.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА

Самцы

- 1(2) Глаза между собой не соприкасаются, разделены полоской, ширина которой составляет примерно 1/8 ширины головы. Закрыловые пластинки белые. На середине заднего края IV стернита брюшка

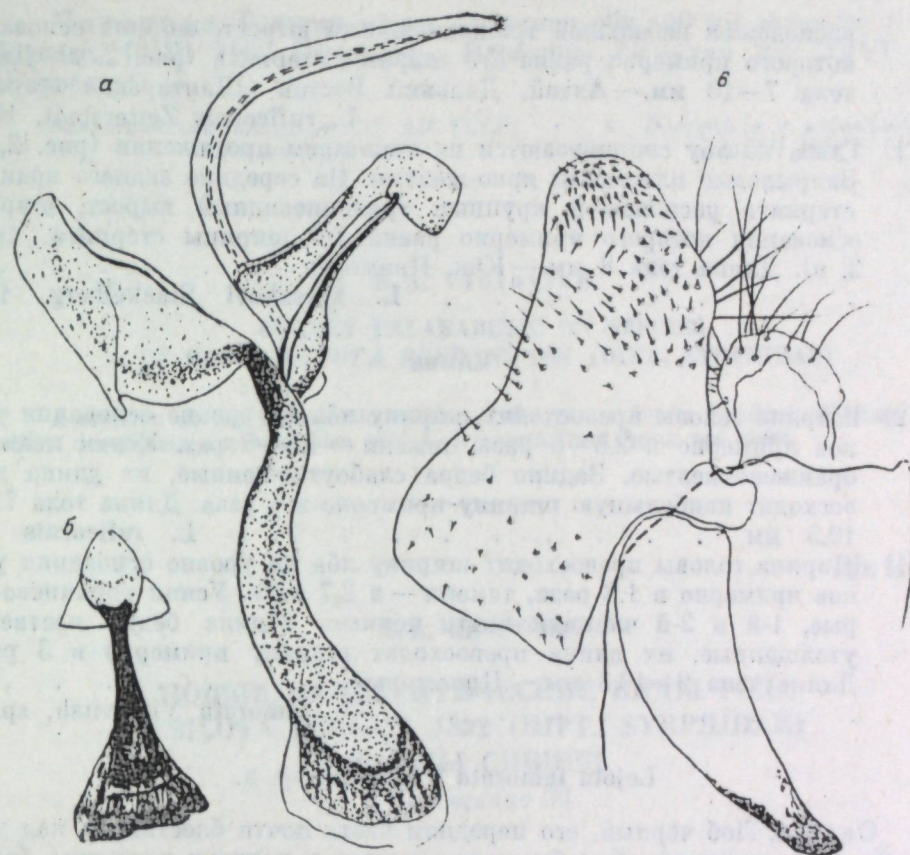


Рис. 1. *Lejota ruficornis* Ztt. (Алтай), самец:  
а — эдеагус, б — семенной пузырек, в — сурстили и гоноцери.

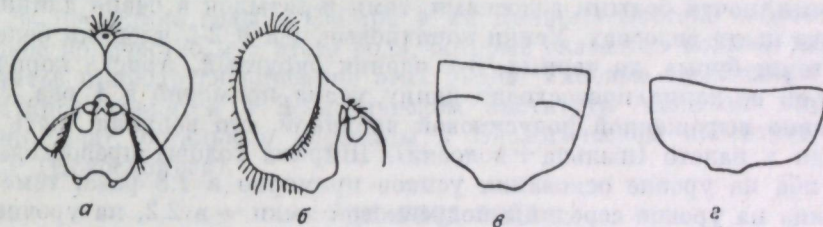


Рис. 2. *Lejota koršakovi* Stack. (Юж. Приморье), самец:  
а — голова спереди, б — голова сбоку, в — IV стернит брюшка, г — *L. ruficornis* Ztt., IV стернит брюшка.

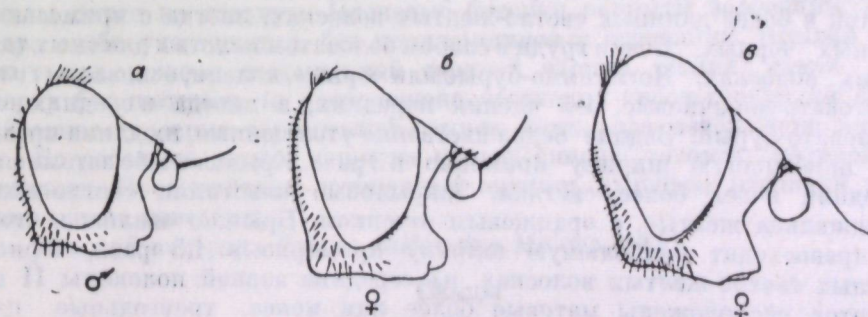


Рис. 3. Голова сбоку:  
а, б — *Lejota ruficornis* Ztt., в — *L. femorata* Violovitsh, sp. n.



расположен небольшой трапецевидный вырост, ширина основания которого примерно равна 1/5 ширины стернита (рис. 2, *г*). Длина тела 7—10 мм.— Алтай, Дальний Восток (Шантарские острова)

*L. ruficornis* Zetterstedt, 1843.

- 2(1) Глаза на лбу соприкасаются на некотором протяжении (рис. 2, *а*). Закрыловые пластинки ярко-желтые. На середине заднего края IV стернита расположен крупный трапецевидный вырост, ширина основания которого примерно равна 1/3 ширины стернита (рис. 2, *в*). Длина тела 8 мм.— Юж. Приморье

*L. korsakovi* Stackelberg, 1952

#### Самки

- 1(2) Ширина головы превосходит ширину лба на уровне основания усиков примерно в 2,5—3 раза, темени — 4,5—5 раз. Усики целиком оранжево-желтые. Задние бедра слабоутолщенные, их длина превосходит наибольшую ширину примерно в 4 раза. Длина тела 7,5—10,5 мм . . . . . *L. ruficornis* Ztt.

- 2(1) Ширина головы превосходит ширину лба на уровне основания усиков примерно в 1,8 раза, темени — в 2,7 раза. Усики коричнево-бурые, 1-й и 2-й членики почти черные. Задние бедра явственно утолщенные, их длина превосходит ширину примерно в 3 раза. Длина тела 9—10,5 мм.— Приамурье

*L. femorata* Violovitsh, sp. n.

#### *Lejota femorata* Violovitsh sp. n.

Самка. Лоб черный, его передняя часть почти блестящая, над усиками голая, далее в слабом беловатом налете и нежных торчащих белых волосках, коротких в передней части и более длинных в задней. Глазковый треугольник маленький, равносторонний, покрыт длинными светло-желтыми, почти белыми волосками, темя и затылок в очень длинных такого же цвета волосках. Усики коричневые, 1-й и 2-й членики более темные, темно-бурые, до черных, 3-й членик округлый. Ариста коричневая, длинная, ее длина превосходит длину усика примерно в 1 раз. Лицо с явственно выраженной подусиковой впадиной, его верхняя часть голая, нижняя в налете (пыльца + волоски). Ширина головы превосходит ширину лба на уровне основания усиков примерно в 1,8 раза, темени — в 2,7, лица на уровне середины подусиковой ямки — в 2,2, на уровне нижнего края глаз в 2 раза. Щеки покрыты длинными белыми волосками. Глаза голые. Среднеспинка грубопунктированная, покрыта густыми торчащими светло-желтыми и черными волосками, среди которых особенно на задней ее половине могут встречаться отдельные длинные черные. Щиток в более длинных светло-желтых волосках, иногда с примесью единичных черных. Бочки груди в слабом беловатом налете и длинных тонких белых волосках. Ноги темно-бурые или черные, колени, основания голеней желтовато-коричневые, 1-й членик передних, а иногда и средних ног коричневатобурых. Задние бедра явственно утолщенные, их длина превосходит наибольшую ширину примерно в 3 раза. Крылья слабо затемненные, середина ячеек более светлая. Закрыловые пластинки светло-желтые. Жужкальца желтые, с оранжевым оттенком. Брюшко овальное, его длина превосходит наибольшую ширину примерно в 1,5 раза, черное, в нежных светло-желтых волосках, на середине задней половины II и III тергитов расположены матовые более или менее треугольные пятна, соединяющиеся с передними краями тергитов срединной матовой полосой, передний край II тергита с узкой матовой полосой, середина I тергита матовая. Длина тела 9—11,5 мм.

Самец не известен.

Материал. Голотип-самка, Амурская обл., 40 км западнее г. Свободного, 16/VI 1959 (Борисова). Паратипы 2♀ — там же, 25/VI 1959 (Борисова).

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
16/VII 1979

N. A. Violovich

#### SURVEY PALAEARCTIC ON SPECIES OF GENUS *LEJOTA* RONDANI, 1857 (DIPT., SYRPHIDAE)

A revision on the Palearctic species of the genus *Lejota* Rondani, siberian fauna with a description a new species (♀) *L. femorata* from Amur are given.

УДК 595.773.1

Н. А. ВИЛОВИЧ

#### НОВЫЕ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИЕ ВИДЫ РОДА *PSILOTA* MEIGEN, 1822 (DIPT., SYRPHIDAE) ФАУНЫ СИБИРИ.

Сообщение 36

До настоящего времени в Северном полушарии было известно 8 видов рода *Psilota* Mg., из них 5 в Палеарктической области (4 европейских и 1 северо-африканский).

За последние годы в Сибири и на Дальнем Востоке собрано значительное количество мух этого рода, которые оказались новыми для науки. В статье приводится описание этих видов. Типовые экземпляры и часть паратипов хранятся в Зоологическом институте Академии наук СССР (Ленинград), остальные паратипы в Биологическом институте СО АН СССР (Новосибирск).

#### ДИАГНОЗ РОДА

Небольшие черные коренастые мухи. Глаза покрыты густыми волосками, у самца соприкасаются на значительном протяжении. Усики короткие, 3-й членик овальный, ариста голая, расположена у основания усиков. Скулы почти не развиты. Плечевые бугорки покрыты волосками. Задние бедра слабо утолщенные, без поля шишечек у основания. Крылья слегка дымчатые, реже с затемненной средней частью, общий ствол  $r_1 + rs$  сверху без щетинок,  $ta$  расположена явственно перед серединой  $D$ . Своеобразное строение терминалий самцов этого рода изображено на рис. 1.

Встречаются редко, чаще на цветах спиреи, таволги, лютиков, одуванчиков. Предпочитают затемненные опушки, вырубки, распадки и т. п. Личинки не известны.

Типовой вид рода *Psilota anthracina* Meigen, 1822.

#### Самцы

- 1(2) Глаза в длинных густых белых волосках. Выступ лица у края рта относительно широкий, закругленный и без углубления над его основанием (рис. 2, *б*). Среднеспинка и щиток в длинных густых торчащих светло-желтых (без примеси черных) волосках. Крылья

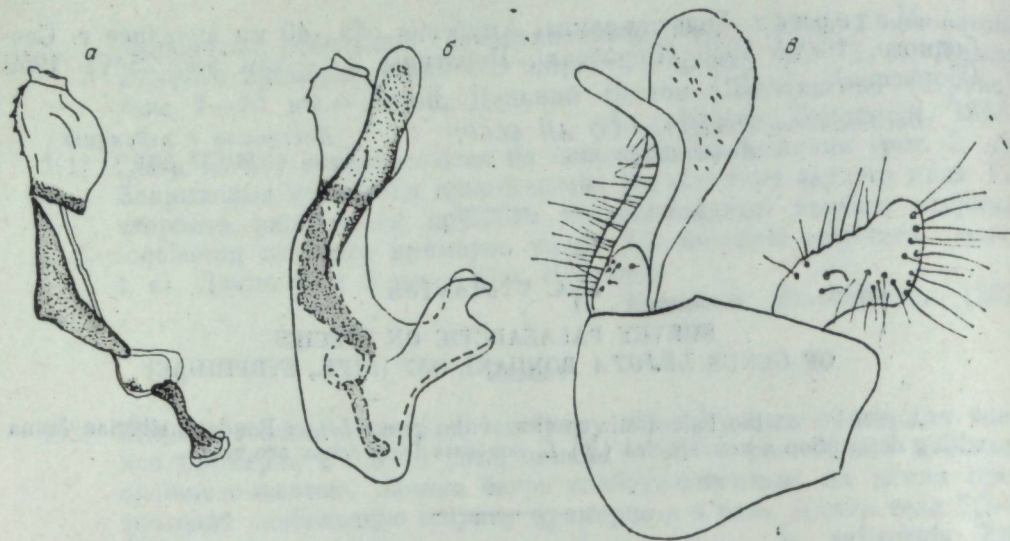


Рис. 1. *Psilota sibirica* Violovitsh, sp. n. (Приамурье):  
а — аedeagus, б — гипандрий, в — сурстиль и гоноцерк.

- прозрачные с буроватым участком (пятном) в передне-вершинной части. 6 мм. — Южное Приморье . . . . . *P. dersu* Violovitsh, sp. n.
- 2(1) Глаза в длинных густых желтоватых волосках. Выступ лица у края рта относительно узкий, остроугольный с углублением (ямкой) над основанием. Среднеспинка в длинных густых торчащих волосках от светло- до буровато-желтых спереди и черных на боках и задней части. Крылья без буроватого участка в передне-верхней части. 7—8 мм. — Западная Сибирь, Саяны, Прибайкалье, Приамурье, о-в Сахалин . . . . . *P. sibirica* Violovitsh, sp. n.

Самки

- 1(2) Усики черные. Боковые края рта в плотном беловатом палете. Среднеспинка и брюшко в светло-желтом с золотистым оттенком опушении (на брюшке попеременно с черным). Крылья прозрачные с буроватым участком в предвершинной части, предвершинный отрезок *m* несколько короче вершинного. 1—3-й членики передних и средних лапок оранжево-желтые. 7 мм . . . . . *P. dersu* Viol.

- 2(1) Усики черные, 3-й членик у основания снизу оранжево-желтый. Боковые края рта черные, головы — блестящие. Среднеспинка и щиток в белых, местами с желтоватым оттенком волосках (на брюшке попеременно с черными). Крылья в передне-вершинной части без затемненного участка, предвершинный отрезок *m* длиннее вершинного. 6—8,5 мм . . . . . *P. sibirica* Viol.

*Psilota sibirica* Violovitsh, sp. n.

Самец. Лоб черный в сероватом палете, беловатых микротрихиях и свет-

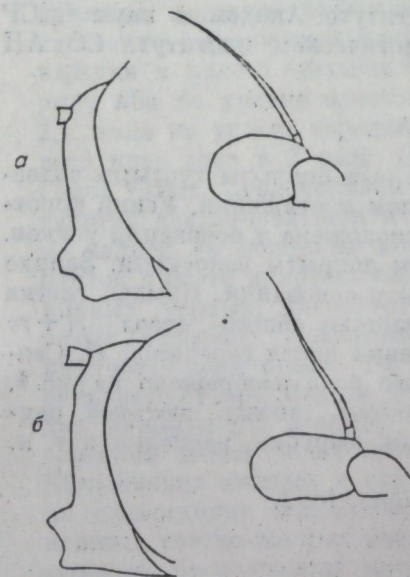


Рис. 2. Лицо в профиль и усик у самцов:  
а — *Psilota sibirica* Violovitsh, sp. n. (Приамурье), б — *P. dersu* Violovitsh, sp. n. (Южное Приморье).

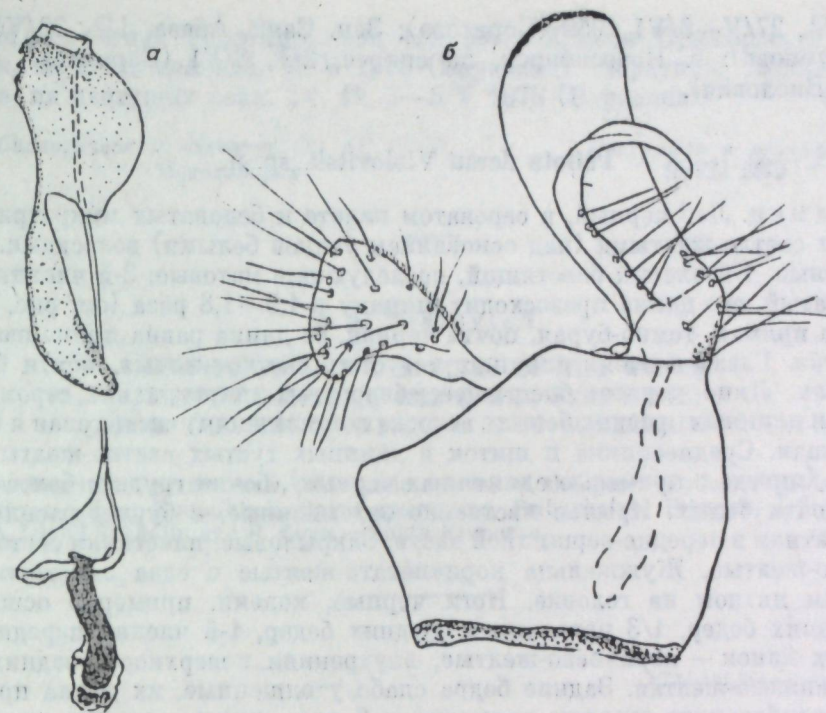


Рис. 3. *Psilota sibirica* Violovitsh, sp. n. (Приамурье, № 816):  
а — аedeagus, б — сурстиль и гоноцерк.

ло-желтых, а над основанием усиков белых волосках. Высота лба примерно равна длине линии соприкосновения глаз. Усики черные, 3-й членик округлый с несколько скошенным верхне-наружным углом (рис. 3). Ариста коричневато-бурая, прямая, равномерно утолщенная, несколько длиннее усика (3:2,5). Лицо черное, в сероватом налете, беловатых микротрихиях и длинных редких белых волосках, покрывающих его верхнюю часть, до выступа у края рта. Нижняя часть лица без волосков и более блестящая. Глаза в очень длинных густых светло-желтых волосках на передней половине и черных на задней. Щиток в черных и светло-желтых волосках. Бочки груди в длинных более ярких золотисто-желтых волосках. Крылья прозрачные. Закрыловые пластинки тусклые, светло-лимонно-желтые. Жужжальца темно-бурые, почти черные. Ноги черные, колени всех пар ног и основная 1/3 передних и средних голени коричневато-желтые. Задние бедра явственно утолщенные, их длина превосходит ширину примерно в 4 раза, черные шипики простираются от вершины почти до середины бедра, задние голени несколько утолщенные и изогнутые. Брюшко черное в длинных золотисто-желтых волосках. Терминалии см. на рис. 3 Длина тела 6,5—7,5 мм.

Самка. Очень похожа на самца, отличается главным образом белым опушением лба, глаз и среднеспинки. К белому опушению лба перед глазковым треугольником примешиваются черные волоски. Основание 3-го членика усиков в нижней части красновато-коричневое. Ширина лба на уровне основания усиков составляет примерно 1/2 ширины головы, темени — 1/3 ее ширины. Длина тела 5,5—8,5 мм.

Материал. Голотип самец (№ 320). Амурская обл., пос. Климоуцы, 40 км западнее г. Свободного, на цветах ивы, 18/V 1959 (Зиновьев). Паратипы: Иркутская обл., г. Тайшет, 2♀, 8/VI 1939 (Баровский), 8/VI 1965 (Григорьев); о. Сахалин, г. Южно-Сахалинск, 1♀, 21/VI 1953 (Виолович); Амурская обл., пос. Климоуцы, 40 км западнее г. Свободного, на цветах ивы, черемухи, спирей, 1♂ (№ 916), 17/V, 2♀, 29/V 1959 (Зиновьев), там

же, 7♀, 27/V—6/VI 1959 (Борисова); Зап. Саян, Абаза, 1♀, 28/VI 1975 (Харитонова); г. Новосибирск, на спирее, 2♀, 8/VI (Баркалов), 10/VI 1977 (Волович).

*Psilota dersu* Violovitsh, sp. n.

Самец. Лоб черный, в сероватом налете и беловатых микротрихиях, покрыт светло-желтыми (над основанием усиков белыми) волосками. Усики черные, 1-й членик блестящий, последующие матовые, 3-й членик продолговатый, его длина превосходит ширину в 1,5—1,8 раза (см. рис. 2, б). Ариста прямая, темно-бурая, почти черная, ее длина равна примерно длине усика. Глаза в очень длинных и густых светло-желтых, сером опылении и длинных редких белых волосках, его нижняя часть голая и более блестящая. Среднеспинка и щиток в длинных густых светло-желтых волосках (иногда с примесью единичных черных), бочки груди в более светлых, почти белых. Крылья явственно затемненные, с бурым расплывчатым пятном в передне-вершинной части. Закрыловые пластинки светло-золотисто-желтые. Жужжальца коричневато-желтые с едва заметным буроватым пятном на головке. Ноги черные, колени, примерно основная 1/4 задних бедер, 1/3 передних и средних бедер, 1-й членик передних и средних лапок — коричнево-желтые, внутренняя поверхность задних лапок оранжево-желтая. Задние бедра слабо утолщенные, их длина превосходит наибольшую ширину примерно в 6 раз, черные шипики расположены в их вершинной 1/3. Брюшко черное, блестящее, покрыто длинными светло-золотисто-желтыми (на вершине брюшка почти белыми) волосками, длина брюшка относится к наибольшей ширине как 7—8 : 5. Длина тела 6 мм. Терминалии см. на рис. 4.

Самка. Очень похожа на самца. Усики черные матовые, 3-й членик овальный, почти в 2 раза крупнее, чем у самца. Ширина головы превосходит ширину лба в 2,4 раза, темени в 4 раза. Окраска ног почти такая же, как у самца, только 3 основных членика всех лапок оранжево-желтые. Опушение лба, лица, темени, среднеспинки, щитка и брюшка более короткое. Длина тела 7 мм.

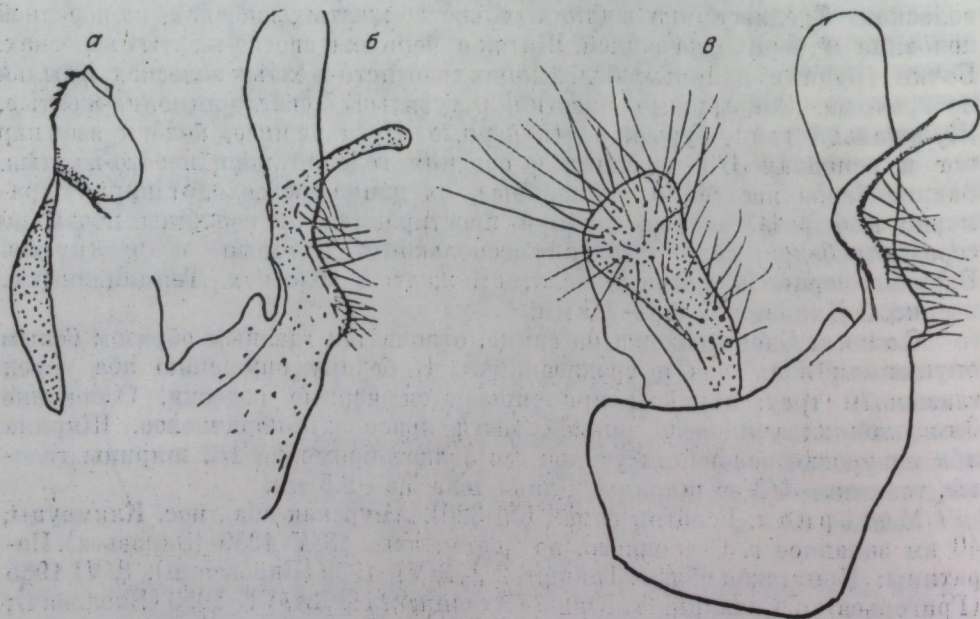


Рис. 4. *Psilota dersu* Violovitsh, sp. n. (Южное Приморье):

а — аedeagus; б — сурстиль с внутренней стороны; в — сурстиль с наружной стороны.

Материал. Голотип самец (№ 864). Южное Приморье, г. Уссурийск, на цветущей иве, 18/V 1978 (Баркалов). Паратипы, Южное Приморье, на цветущих ивах, 2♂, 1♀, 3—5/V 1978 (Баркалов).

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
16/VII 1979

N. A. Violovich

NEW PALAEARCTIC SPECIES OF THE GENUS  
*PSILOTA* MEIGEN, 1822 (DIPT., SYRPHIDAE)  
FROM THE SIBERIAN FAUNA. 36-TH CONTRIBUTION.

A description of two new palaeartic species of the genus *Psilota* Mg. is given: *P. sibirica* — from Novosibirsk, Sajan mountains, Pribaykalye, Priamurye, South Primorye, Island Sakhalin and *P. dersu* — South Primorye.

УДК 591.9(4—013).59576/77

Н. П. КРИВОШЕННА

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКИХ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ НАСЕКОМЫХ-КСИЛОБИОНТОВ

В результате многолетних исследований насекомых, развивающихся в древесине на Дальнем Востоке, получены материалы, позволяющие уточнить западные границы распространения ряда редких видов, в том числе из родов и семейств, впервые зарегистрированных авторами в фауне СССР.

Эти данные, с одной стороны, дополняют сведения о распространении на территории СССР некоторых видов, ранее известных только на Японских и Курильских островах, с другой, дают основания констатировать их распространение не только в Южноприморской, но и в Среднеамурской провинции зоны муссонных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока (деление на зоны, области и провинции дано по Ф. Н. Милькову [1]).

Сравнительные материалы собраны во время экспедиций в Южноприморскую провинцию — заповедники «Кедровая падь», Уссурийский (1964, 1967—1969 гг.) и Больше-Хехцирский (1975, 1976 гг.), а также в Среднеамурскую провинцию — в Хингайский заповедник (1975, 1976 гг.). Обобщенные данные по фауне насекомых-ксилобионтов Южного Приморья опубликованы ранее [2]. Насекомые были определены по пмаго, выведенным из личинок.

ОТРЯД COLEOPTERA — ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ

*Rhysodes comes* Lew. (Rhysodidae). Японский вид, отмеченный также в Южном Приморье по материалам из Уссурийского заповедника. Переход в Больше-Хехцирском заповеднике. В Хинганском заповеднике его личинки были собраны из разлагающейся древесины дуба и березы в середине июня 1975 г.

*Hylochares harmandi* Fleut. (Eucnemidae). Обычен в Японии и на о-ве Кунашир. В Южном Приморье отмечен в окрестностях Владивостока

[3]. В хвойно-широколиственных лесах распространен значительно шире. В Хинганском заповеднике имаго были собраны из древесины лиственных деревьев 26 июня 1975 г.

*Isohrhpla foveata* Nisam. (Eucnemidae). Этот вид, обычный на Японских островах, нередко также на о-ве Кунашир. В Южном Приморье обнаружен в заповедниках «Кедровая падь» [4] и Уссурийском. Оказался нередким и на территории Хинганского заповедника, где был встречен в древесине ивы 22 июня 1975 г.

*Istrtala rufobrunnea* Lew. (Salpingidae). Японский вид, обнаружен нами в Южном Приморье. Распространен сравнительно широко, обычен в Больше-Хехцирском заповеднике. В Хинганском заповеднике найден 20 июня 1975 г. в бурых гнилях древесины хвойных пород.

*Dendroides ussuriensis* L. Medv. (Pyrochroidae). Описан сравнительно недавно И. И. Медведевым [5], публикация которого является первой регистрацией рода *Dendroides* Latr. в фауне СССР. На территории СССР единственная находка была сделана на юге Хабаровского края (восточный склон Сихотэ-Алини). Вид зарегистрирован также в Северо-Восточном Китае и на Корейском п-ве. В наших материалах отмечен в районе железнодорожной станции Кундур-Хабаровская у границы Хинганского заповедника. Его личинки были обнаружены в сильно сгнившей древесине опавших из кроны ветвей лиственных пород.

*Synchroa melanotoides* Lew. (Synchroidae). Этот интересный японский вид впервые обнаружен 2 июля 1975 г. в Больше-Хехцирском заповеднике, где представлен особым подвидом. Его личинки развиваются под корой маакни.

*Ecnodes orientalis* Nik. (Melandryidae). Вид известен по единичным находкам из Уссурийского заповедника, оказался широко распространенным в хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока. В Больше-Хехцирском заповеднике его личинки развиваются в древесине ильма; в Хинганском заповеднике обнаружены 29 мая 1975 г. в древесине осины.

*Melandrya karafutona* Kôno (Melandryidae). Материалы из Южного Приморья, первоначально отнесенные к виду *M. rausuana* Nakano [6], после уточнения определения японским специалистом Кано оказались принадлежащими японскому виду *M. karafutona* Kôno. Этот вид обнаружен не только в Хинганском заповеднике, где его личинки развивались в усохших стволах березы и ольхи, но и в Забайкалье, в районе г. Бабушкина (личинки развивались в усохших осинах).

*Phloeotrya rugicollis* Matv. (Melandryidae). Вид, распространенный в Японии, впервые отмечен для фауны СССР П. В. Никитским [6] по нашим материалам из заповедника «Кедровая падь». Нами обнаружен также 16 июня 1975 г. в Хинганском заповеднике, где, как и в Южном Приморье, развивается в усохших ветвях дуба.

*Nematoplus zemenovi* Nik. (Nematopliidae). Большой материал собран в 1967—1979 гг. в Уссурийском заповеднике, где личинки вида обычны в бурых гнилях древесины хвойных и лиственных пород. Новые материалы позволяют констатировать распространение вида на север — до окрестностей г. Хабаровска, на запад — до Хинганского заповедника.

*Colobodea matsumurai* Kôno (Circulionidae). Вид развивается исключительно под корой усохших ильмов. Обычен в Японии и на о-ве Кунашир. В мае 1964 г. его личинки обнаружены под корой ильма долинного в Уссурийском заповеднике.

#### ОТРИД ДИРТЕРА — ДВУКРЫЛЫЕ

*Pergratopea holoptica* Kriv. et Mam. (Cramptonomyiidae). Описан по материалам из Уссурийского заповедника [7]. Близкий род *Haruka* Okada известен из Японии, а относенный к тому же семейству *Cramptonomyia* Alex. — из Северной Америки. Полученные нами новые данные позволяют

говорить о широком распространении рассматриваемого вида в лесах Дальнего Востока на север до г. Хабаровска и на запад до окрестностей г. Кундур (Хинганский заповедник). Личинки приурочены к специфическим дальневосточным породам — маакни и амурскому бархату.

*Protaxymyia melanoptera* Mam. et Kriv. (Axymyiidae). Вид описан по материалам из Уссурийского заповедника [8], по новым материалам зарегистрирован также в окрестностях г. Хабаровска. Личинки предпочитают светлые гнили древесины различных лиственных пород.

*Protaxymyia melanoptera* Mam. et Kriv. (Axymyiidae). Вид описан по материалам из Уссурийского заповедника [9], а также зарегистрирован в окрестностях г. Хабаровска и в Хинганском заповеднике. Характерен для влажных широколиственных лесов Дальнего Востока; судя по находкам личинок, довольно обычен.

*Mesaxymyia stackelbergi* Mam. (Axymyiidae). Вид обычно развивается совместно с предыдущим. Описан по материалам из Уссурийского заповедника [10], обнаружен в окрестностях г. Хабаровска и в Хинганском заповеднике.

*Xylomyia molwana* Mats. (Xylomyiidae). Японский вид, обычный на о-вах Хоккайдо и Хонсю [11], отмечен также в фауне Курильских островов (о-в Кунашир). По материалам из Южного Приморья был описан под названием *X. ussuriensis* Pl. [12]. Наши материалы свидетельствуют, что вид обычен в лесах на территории обеих рассматриваемых провинций. На севере отмечен до окрестностей г. Комсомольска-на-Амуре, на западе — до г. Кундур. Везде, в том числе на о-ве Кунашир, приурочен только к специфическим подородам — маакни и бархату, под корой которых развиваются личинки.

*Solva harmandi* Séigny (Xylomyiidae). Обычный в Японии вид, зарегистрированный нами также на о-ве Кунашир и в Южном Приморье, широко распространен в обеих провинциях — отмечен до среднего течения р. Хунгари на севере и Хинганского заповедника на западе. Личинки развиваются под корой специфических лиственных пород: на Кунаширо — бархата сахалинского, диморфанта, арални, на континенте — бархата амурского и маакни.

*Maacklana lamtiformis* Kriv. (Stratiomyidae). Единственная находка вида в Приморском крае была сделана в Уссурийском заповеднике [13]. Позднее вид неоднократно регистрировался в Хабаровском крае и Амурской области, где личинки развивались под корой маакни и амурского бархата.

*Wallacea nigrotibialis* Pl. (Stratiomyidae). Вид широко распространен в Южном Приморье, Хабаровском крае и Амурской области, приурочен исключительно к бархату и маакни. Несколько близких видов известно из Японии. Вид является единственным северным представителем рода, широко представленного в Юго-Восточной Азии.

*Odinia foltata* Kriv. (Odiinidae). Вид обычен в Южноприморской провинции, описан по материалам из «Кедровой пади». Неоднократно регистрировался в Уссурийском заповеднике. На севере вид отмечен до окрестностей г. Хабаровска. Встречается на Курильских островах (о-в Кунашир). Вид является специализированным паразитом личинок двукрылых из родов *Hesperinus* Walk. и *Pachyneura* Zett., развивающихся в толще разлагающейся древесины таких лиственных пород, как орех маньчжурский, бархат, ильм, маакни.

*Texara compressa* Walk. (Megamerinidae). Вид, описанный из Юго-Восточной Азии, обычен в Южном Приморье на территории Уссурийского заповедника. По новым материалам вид встречается на севере до окрестностей г. Хабаровска, на западе — до г. Кундур. В Южном Приморье личинки обычны под корой амурского бархата, маакни, ильма, арални. В Хабаровском крае и Амурской области зарегистрированы под корой маакни.

Ю. М. РАСТЕГАЕВ

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОВОДОВ ЛОШАДЕЙ  
НА ТЕРРИТОРИИ БУРЯТСКОЙ АССР

Бурятская АССР является зоной, снабжающей продуктами питания строителей БАМа. Большое значение в обеспечении населения продовольствием наряду с другими видами животноводства имеет продуктивное коневодство. Табунным лошадям не страшны дальние перегоны при смене пастбищ, удаление при пастыбе на большие расстояния от водосточников, они приспособлены к тебеневке, поэтому могут наиболее продуктивно использовать такие неудобные природные пастбища в течение всего года.

В Бурятии закупается значительное количество мясных лошадей. Так, на мясокомбинат в Улан-Удэ их поступает для убоя ежегодно до 20 тыс. В одиннадцатой пятилетке мясное коневодство получит дальнейшее развитие. Народнохозяйственным планом предусмотрена организация в районе строящегося участка БАМа на территории Баунтовского аймака трех коневодческих совхозов с поголовьем 20 тыс. мясных лошадей. Несмотря на значительные закупки мясных лошадей, качество их остается низким — средний сдаточный вес 276 кг, а лошади высшей и средней упитанности составляют лишь 25,2%. Как показали исследования, низкое качество мясных лошадей в основном зависит от массового поражения их личинками носоглоточного и желудочных оводов. Распространение и видовой состав оводов лошадей в Забайкалье никто ранее не изучал и сообщений по данному вопросу в литературе нами не найдено.

Нами исследовано распространение полостного и желудочных оводов лошадей на территории Бурятской АССР, являющейся типичным регионом для Забайкалья, определен их видовой состав и изучены некоторые вопросы биологии. Необходимо разработать научно обоснованную систему мер борьбы с этими вредными членистоногими паразитами и поднять рентабельность коневодства. С этой целью в период 1976—1977 гг. на мясокомбинате в Улан-Удэ после убоя лошадей проведен осмотр пищеварительного тракта (ротовая полость, пищевод, двенадцатиперстная и прямая кишки), полостей головы от 396 лошадей, поступивших для убоя из хозяйств Улан-Удэнского, Заиграевского, Мухаринбирского, Прибайкальского, Кабанского, Селенгинского, Кяхтинского, Бичурского, Баунтовского, Хоринского, Еравнинского и других аймаков Бурятии. Ниже приведены данные о зараженности лошадей полостными желудочными оводами в 1976—1977 гг.:

| Показатель            | Гастрофилез | Ринэстроз | Показатель             |           |               |
|-----------------------|-------------|-----------|------------------------|-----------|---------------|
|                       |             |           | Гастрофилез            | Ринэстроз | Число личинок |
| Лошадей               |             |           |                        |           |               |
| исследовано . . . . . | 396         | 396       | среднее . . . . .      | 284       | 126           |
| поражено . . . . .    | 392         | 393       | минимальное . . . . .  | 55        | 34            |
| % поражения . . . . . | 98,9        | 99,2      | максимальное . . . . . | 1198      | 721           |

Таким образом, зараженность лошадей ринэстрозом и гастрофилезом оказалась очень высокой. Интенсивность инвазии также большая: носоглоточного овода от 34 (Заиграевский аймак) до 721 (Улан-Удэнский аймак) и желудочного от 55 (Еравнинский) до 1198 личинок (Селенгинский аймак). Личинки желудочных оводов удавалось обнаруживать в пищеварительном тракте в течение всего года.

С целью определения видовой состава желудочных оводов собрано 21 128 личинок II и III стадий. Видовой состав личинок оводов определяли под микроскопом МБС-1, пользуясь определителем К. Я. Грунина

Таким образом, большинство описанных выше видов насекомых представляют собой продвинувшиеся далеко на север элементы фаунистических комплексов Юго-Восточной Азии. Поэтому их обнаружение в Больше-Хехцирском и Хинганском заповедниках, а также в некоторых других районах представляет большой зоогеографический интерес, свидетельствуя о значительном протяжении их ареалов в северо-западном направлении по сравнению с ранее имевшимися данными.

Автор искренне признателен проф. Б. М. Мамаеву, подготовившему для данной публикации раздел по зоогеографии жесткокрылых и дополнившему материалы по зоогеографии двукрылых.

Институт эволюционной морфологии  
и экологии животных им. А. Н. Северцова  
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию  
2/1 1979

## ЛИТЕРАТУРА

1. Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. 2-е изд. М., Мысль, 1977.
2. Мамаев Б. М. Зоогеография ксилофильных сообществ Южного Приморья. — В кн.: Насекомые — разрушители древесины в лесных биоценозах Южного Приморья. М., Наука, 1974, с. 5—30.
3. Медведев Л. Н. Новые и малоизвестные виды Lycidae и Melasidae (Coleoptera) Дальнего Востока. — В кн.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке, Владивосток, 1970, с. 163—168.
4. Мамаев Б. М. Экологические связи насекомых-ксилобионтов, развивающихся на японской ольхе. — Экология, 1971, № 2, с. 50—53.
5. Медведев Л. Н. Огнецветки (Coleoptera, Pyrochroidae) фауны СССР. — В кн.: Энтомофауна Дальнего Востока. Владивосток, 1977, с. 47—51.
6. Никитский Н. Б. Новые и малоизвестные виды жуков-тенелюбков (Coleoptera, Melandryidae) Южного Приморья, развивающихся в древесине. — Энтомол. обзор., 1972, т. 51, вып. 2, 338—345.
7. Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М. Новое для фауны СССР семейство двукрылых Scamptomyiidae (Diptera, Nematocera), его морфология, экология и филогенетические связи. — Энтомол. обзор., 1970, 49, 4, с. 886—898.
8. Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М. Новые данные о реликтовых двукрылых семейства Pachyneuridae (Diptera). — Науч. докл. высш. школы, биол. науки, 1972, № 11, с. 13—18.
9. Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. Новые данные по систематике и биологии длинноусых двукрылых сем. Axomyiidae (Diptera). — Энтомол. обзор., 1966, 45, 1, с. 168—180.
10. Мамаев Б. М. Новые длинноусые двукрылые фауны СССР (Diptera, Axomyiidae, Mucetobiidae, Sciaridae, Cecidomyiidae). — Энтомол. обзор., 1968, 47, 3, с. 605—616.
11. Nagatomi A., Tanaka A. The Solvidae of Japan (Diptera). — Mushi, 1971, 45, 6, p. 101—146.
12. Pleske Th. Révision des espèces Paléarctiques des familles Erinnidae et Coenomyiidae. — Encycl. Ent., 1925, 2, 4, p. 161—184.
13. Кривошеина Н. П. Новые данные о львинках подсемейства Pachygasterinae (Diptera, Stratiomyidae) Советского Союза. — Энтомол. обзор., 1973, 52, 1, p. 178—194.

N. P. Krivosheina

NEW DATA A CONCERNING DISTRIBUTION  
OF THE RARE FAR EAST XYLOBIONT INSECTS

The article deals with 11 Coleoptera species and 10 Diptera species belonging to faunistic complexes of South East Asia. These species were originally found only in the South Primorye. The discovery of these species in Khabarovsk Territory and the Amur Region gives evidence for considerable extension of their areals to the North — West. Bibl. 13.

(1953). Ниже представлен видовой состав желудочных оводов лошадей по материалам 1976—1977 гг.:

| Вид личинок                         | Количество | %    | Вид личинок                     | Количество | %    |
|-------------------------------------|------------|------|---------------------------------|------------|------|
| <i>G. intestinalis</i> . . . . .    | 7821       | 37,0 | <i>G. nasalis</i> . . . . .     | 2575       | 12,2 |
| <i>G. haemorrhoidalis</i> . . . . . | 4691       | 22,2 | <i>G. nigricornis</i> . . . . . | 1571       | 7,4  |
| <i>G. pecorum</i> . . . . .         | 3121       | 14,8 | <i>G. inermis</i> . . . . .     | 1349       | 6,4  |

Установлено, что на территории Бурятии у лошадей паразитируют 6 видов желудочных оводов, причем доминирующими являются *G. intestinalis*, *G. haemorrhoidalis*, *G. nasalis*, *G. pecorum*, остальные встречаются в меньшем количестве.

Личинок полостного овода находили в полостях головы лошадей в течение 11 мес, с июля по май. Носоглоточный овод представлен одним видом *Rhithoestrus purpureus* (просмотрено 2452 личинки).

Правильность определения вида личинок полостного и желудочных оводов лошадей подтверждена К. Я. Груниным, за что автор ему искренне благодарен.

В пищеварительном тракте личинки оводов распределялись следующим образом (табл. 1): в желудке — 56,6%, двенадцатиперстной кишке — 27,2, прямой — 11,5 и в ротовой полости — 3,7% общего числа личинок. Личинки второй стадии находятся в ротовой полости, желудке и двенадцатиперстной кишке, третьей — в названных отделах и прямой кишке.

На слизистой оболочке желудка личинки локализовались так: кардальная часть — 82,6, дно желудка — 15,2 и пилорическая часть — 2,2% общего количества личинок в желудке.

Изучение некоторых вопросов биологии оводов лошадей проводили в весенне-летний период 1977 г. в колхозе «Дружба» Улан-Удэнского аймака. Для определения времени отхождения зрелых личинок во внешнюю среду с 10 апреля по 30 сентября 1977 г. велись наблюдения за 78 лошадьми. Ежедневно проводились тщательные исследования каловых масс этих животных, определяли время отхождения личинок на окукливание и их видовую принадлежность. Личинки полостного овода собирали от 5 лошадей с клинической картиной ринэстроза. Вышедшие личинки собирали в специальные торбы, которые подвешивали лошадям на морду и снимали для кормления и поения животных.

Первое выпадение личинок желудочных оводов на окукливание зарегистрировано 15 апреля (11 личинок *G. intestinalis* и 5 личинок *G. haemorrhoidalis*), а последнее — 5 августа (4 личинки *G. intestinalis*). Первое выпадение личинок полостного овода отмечено 27 апреля, а последнее — 7 июля. Массовое выпадение личинок оводов наблюдалось в мае — июне. Продолжительность стадии куколки зависит от температуры почвы, наименьшая (20—29 дней) отмечена при температуре почвы 22,3—26,2°C, а

Таблица 1

Локализация личинок желудочно-кишечных оводов по отделам пищеварительного тракта

| Вид личинок                         | Всего личинок | В том числе по отделам пищеварительного тракта |      |                          |      |              |      |                 |      |
|-------------------------------------|---------------|--|------|--------------------------|------|--------------|------|-----------------|------|
|                                     |               | желудок  |      | двенадцатиперстная кишка |      | прямая кишка |      | ротовая полость |      |
|                                     |               | колич.   | %    | колич.                   | %    | колич.       | %    | колич.          | %    |
| <i>G. intestinalis</i> . . . . .    | 7 821         | 6389   | 91,7 | 1432                     | 18,3 | —            | —    | —               | —    |
| <i>G. haemorrhoidalis</i> . . . . . | 4 691         | 3287   | 70,1 | 328                      | 6,9  | 1076         | 23,0 | —               | —    |
| <i>G. pecorum</i> . . . . .         | 3 121         | 2141   | 68,7 | —                        | —    | —            | —    | 980             | 31,3 |
| <i>G. nasalis</i> . . . . .         | 2 575         | 148  | 5,3  | 2427                     | 94,7 | —            | —    | —               | —    |
| <i>G. nigricornis</i> . . . . .     | 1 571         | —  | —    | 1571                     | 100  | —            | —    | —               | —    |
| <i>G. inermis</i> . . . . .         | 1 349         | —  | —    | —                        | —    | 1349         | 100  | —               | —    |
| Итого . . . . .                     | 21 128        | 11 965   | 56,6 | 5578                     | 27,2 | 2425         | 11,5 | 980             | 3,7  |

Таблица 2

Данные об окукливании личинок и вылете мух желудочных оводов

| Вид личинок                         | Всего личинок | Окуклилось личинок |      | Выплодилось мух |      |
|-------------------------------------|---------------|--------------------|------|-----------------|------|
|                                     |               | колич.             | %    | колич.          | %    |
| <i>G. intestinalis</i> . . . . .    | 85            | 72                 | 84,7 | 61              | 84,7 |
| <i>G. haemorrhoidalis</i> . . . . . | 61            | 57                 | 93,4 | 52              | 91,2 |
| <i>G. pecorum</i> . . . . .         | 47            | 39                 | 88,6 | 33              | 84,6 |
| <i>G. nasalis</i> . . . . .         | 40            | 36                 | 90,0 | 30              | 83,4 |
| <i>G. nigricornis</i> . . . . .     | 21            | 20                 | 95,2 | 18              | 90,0 |
| <i>G. inermis</i> . . . . .         | 15            | 15                 | 100  | 13              | 86,7 |
| Итого . . . . .                     | 269           | 239                | 88,8 | 207             | 86,6 |

наибольшая (39—61 день) — при температуре от 13,6 до 20,6°C (табл. 2). Установлено экспериментально, что окуклилось 88,8% собранных личинок желудочных оводов. В зависимости от вида это количество колебалось от 88,6% (*G. pecorum*) до 100% (*G. inermis*). Из 269 окуклившихся личинок вышло 207 мух, или 86,6%, причем наибольший процент вылода оказался у *G. haemorrhoidalis* (91,2%), а наименьший — у *G. nasalis* (83,4%). Личинок полостного овода окуклилось 81,5% из собранного количества, а вышло мух из окуклившихся личинок 84,1%.

Первый лёт имаго желудочных оводов в летний период 1977 г. в условиях Улан-Удэнского аймака Бурятии зарегистрирован 20 июня (отловлено 3 мухи *G. intestinalis* и 2 *G. haemorrhoidalis*), а последний — 20 сентября (отловлено 4 мухи *G. haemorrhoidalis* и 3 мухи *G. nasalis*). Первый лёт мух полостного овода зарегистрирован 28 июня, а последний — 3 сентября. При температуре воздуха от 11 до 13°C мухи оводов не летают около лошадей, а при повышении ее до 15°C начинают проявлять активность. Оптимальная температура для этой активности от 17 до 25°C. Лёт оводов начинается в солнечную погоду при температуре воздуха 17—18°C с 9 ч 30 мин утра, максимальная активность наблюдается в 14—15 ч и продолжается лёт до 18—19 ч. В пасмурные дни с сильными ветрами и обильными осадками лёт и активность мух не отмечаются.

Поведение разных видов имаго желудочных оводов неодинаковое. Самка *G. intestinalis* быстро подлетает к лошадям, затем замедляет скорость, вьется около лошади и откладывает яйца на волосы всех участков тела, преимущественно на внутренней стороне передних конечностей. Самка *G. nasalis* летает стремительно и быстро, поднимается низко над землей, около животного появляется внезапно и откладывает яйца в основном на волосках межчелюстного пространства и частично на шее. Самка *G. haemorrhoidalis* подлетает молниеносно, неожиданно и откладывает яйца на тонких волосках губ, коротких и длинных волосках нижней и верхней челюсти, *G. nigricornis* и *G. inermis* откладывают яйца в области щек лошади, а *G. pecorum* — на концах листьев травы.

### ВЫВОДЫ

1. На территории Бурятии полостной и желудочные оводы имеют широкое распространение, поражая лошадей ринэстрозом на 99,2% и гастрофилезом — 98,9% при интенсивности инвазии от 34 до 721 и от 55 до 1198 личинок.

2. Видовой состав полостного овода представлен одним (*R. purpureus*), а желудочных оводов шестью видами (*G. intestinalis*, *G. haemorrhoidalis*, *G. pecorum*, *G. nasalis*, *G. nigricornis*, *G. inermis*).

3. В течение года полостной и желудочные оводы имеют одно поколение.

4. Лёт имаго желудочных оводов начинается со второй декады июня, заканчивается во второй декаде сентября, а полостного овода наблюдается с третьей декады июня и до первой декады сентября.

5. Личиночная стадия полостного овода паразитирует в полостях головы лошади в течение 11 мес (с июля по май), а желудочных — в пищеварительном тракте в течение всего года. У одной и той же лошади можно встретить личинок оводов старого и нового поколения.

6. Стадия куколки оводов продолжается 39—61 день в апреле — мае и 20—29 дней в июне — июле.

Всесоюзный научно-исследовательский  
институт ветеринарной энтомологии  
и арахнологии ВАСХНИЛ,  
Тюмень

Поступила в редакцию  
6/VII 1979

Ju. M. Rastegaev

#### ECOLOGICAL FEATURES OF THE HORSE GAD-FLIE IN THE OF MIDDLE BAM (BURYAT ASSR)

In Buryatia the gad-flies of horses are widespread. When the intensity of invasion is 34—721 and 55—1198 larvae the degree of affection by cavity is 99,2% and by gastric — 98,9%. In this experiment 1 species of Cavity gad-fly and 6 species of gastric gad-fly were used. These gad-flies have one generation a year. Cavity gad-fly begin to fly on the second ten — day period of June and stop on the second ten — day period of September. Gastric gad-flies begin to fly on the third ten — day period of June and stop on the first ten — day period of September. Depending on the temperature of the soil the stage of pupa lasts for 20—62 days.

УДК 576.858.77

С. А. БАХВАЛОВ, С. В. ДЕВЕТЬЯРОВА

#### ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА БАКУЛОВИРУСОВ ПРИ ГЕНЕРАЛИЗОВАННЫХ ПОЛИЭДРОЗАХ У НЕКОТОРЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ В ДИНАМИКЕ ИНФЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Морфологическое изучение онтогенеза вирусов ядерного полиэдроза при генерализованных инфекциях в клетках ряда тканей насекомого проводилось многими авторами [1—6]. Однако в основном они исследовали морфогенез вируса в тех тканях, клетки которых поражаются в первую очередь после его проникновения в организм. Обычно это были жировое тело, гиподерма, эпителий крупных трахей и гемоциты. Что же касается развития вируса в клетках других тканей, то наши знания здесь фрагментарны и практически не выходят за рамки световой микроскопии. Поэтому вопросы тканевой специфичности политропных бакуловирусов и их морфогенез в клетках некоторых тканей изучены очень мало при искусственном инфицировании насекомых, а данные по индуцированному полиэдрозу нам не известны вообще.

Мы полагаем, что полученные нами результаты, которые приведены в настоящей работе, в некоторой степени восполняют этот пробел.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на гусеницах шелкопряда-монашенки *Lymantria monacha* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. Заражение их вирусами ядерного полиэдроза осуществляли per os с кормом или посредством микродозатора. Для активации скрытых вирусов гусениц выдерживали при температуре +2°C в течение 24—48 ч. Образцы различных органов, отбираемых в динамике болезни, фиксировали 2,5%-ным глютаральдегидом в течение 3 ч с дофиксацией 1%-ным  $OSO_4$  в течение 1 ч на холоду. Для отбора проб гемоцитов гемолимфу, взятую из надреза у основания ножки гусеницы, разбавляли равным объемом фиксатора в заливочных капсулах и центрифугировали в течение 10—15 мин при 2000 г. Обезвоживание образцов производили ацетоном, а заливку смесью — эпонаралдит. Все дальнейшие операции по обезвоживанию и заливке гемоцитов осуществляли в капсулах, на дне которых они оседали в процессе центрифугирования. Срезы готовили на ультратоме Bs-490A и после контрастирования в течение 25 мин цитратом свинца их просматривали в электронном микроскопе ЭМВ-100Л.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После проникновения вируса в организм насекомого его интенсивное размножение с образованием полиэдров наблюдается в клетках жирового тела и трахей, а затем в гиподерме и гемоцитах. Наши наблюдения показывают, что в большей части гусениц внешние симптомы болезни появляются тогда, когда значительная часть клеток жирового тела, эпителий крупных трахей, части клеток гиподермы и гемолимфы поражены вирусом. Подобная закономерность характерна и для индуцированного полиэдроза. Количество клеток, в которых впервые отмечаются признаки развития вируса в названных тканях, зависит, по-видимому, от многих факторов, среди которых в первую очередь выделяются множественность заражения, а в случае активации скрытого вируса — сила и длительность воздействия индуцирующего агента, а также возраст насекомого.

Морфогенез вируса в ядрах клеток, поражающихся на этом начальном этапе инфекционного процесса, наиболее типичен, т. е. соответствует таковому в наблюдениях других авторов при искусственном инфицировании гусениц вирусами ядерного полиэдроза [1—6]. Поскольку морфогенез бакуловирусов в исследованиях этих авторов в целом изучен достаточно подробно, мы основное внимание в данной работе уделим особенностям течения морфогенеза вирусов, которые были выявлены в процессе наших исследований.

Появление внешних симптомов болезни (сильное возбуждение, а затем вялость, отсутствие аппетита, вздутие и изменение окраски покровов) связано с дальнейшей генерализацией инфекции и размножением вируса в клетках трахеального матрикса и трофоцитах внутри различных органов. По нашим наблюдениям, репликация вируса во внутренних органах насекомого происходит только в этих клетках, а поскольку они имеются там в большом количестве, может создаться впечатление поражения всех клеток (в том числе специализированных) в данном органе. Мы не отмечали репликации вируса в мышечных и нервных клетках, предшественниках половых клеток, клетках шелкоотделительных желез и мальпигиевых сосудов, хотя соседствующие с ними трофические и трахейные клетки были поражены вирусом.

Исследования показали, что имеется связь между морфогенезом вируса и стадией заболевания организма, в которой началась репликация патогена в данной клетке. По мере генерализации инфекции возрастает число клеток с нарушениями морфогенеза развивающегося в них вируса, т. е. вероятность появления aberrантных морфологических форм при репродукции вируса возрастает с развитием инфекционного процесса в ор-

ганализме. Мы имеем в виду отклонения от типичного разворачивания морфогенеза, выражающиеся либо в нарушении количественных соотношений между субполиэдрными компонентами на различных стадиях их синтеза, либо в смещении пространственной локализации формирующихся структур. В конечном итоге это часто приводит к образованию aberrантных полиэдров, главной особенностью которых является или очень незначительное содержание в них вирусных частиц, или полное их отсутствие.

Как правило, подобные отклонения встречаются в трофических и трахейных (особенно звездчатых) клетках, входящих в состав различных органов, поскольку они поражаются на поздней стадии инфекции. Их можно наблюдать также и в тех клетках гиподермы и гемолимфы, а иногда и жирового тела, в которых размножение вируса начинается позже по сравнению с другими клетками данной ткани. Следует подчеркнуть более интенсивное течение инфекционного процесса в жировом теле по сравнению с другими тканями. Хотя первые клетки с развивающимся вирусом отмечаются практически одновременно в нескольких тканях, поражение большинства клеток и завершение в них вирусного цикла раньше происходит в жировом теле. Возможно, этим и следует объяснить сравнительно редкие случаи образования аномальных структур в клетках жирового тела. Одним из морфологических проявлений аномалий в вирогенезе является образование виропласта, расположенного в ядре эксцентрично и занимающего только часть объема ядра. В результате этого кольцевая зона не выражена, а образование вирионов и полиэдров начинается по периферии виропласта со стороны свободной от него карноплазмы. Обычно в таких ядрах синтезируется много пустых (т. е. не включающих вирионы) полиэдров или же вирусных частиц в них очень мало.

В некоторых ядрах наряду с полиэдрами образуется большое количество полиморфных трубчатых и кольцевых мембранных структур (рис. 1). Подобные структуры, обнаруживающиеся в инфицированных ядрах, представляют собой, по мнению различных авторов, либо нити дезоксирибонуклеопротеида (ДНП) вируса [7], либо предшественники капсидов [8]. В норме, однако, эти структуры видны только на ранних

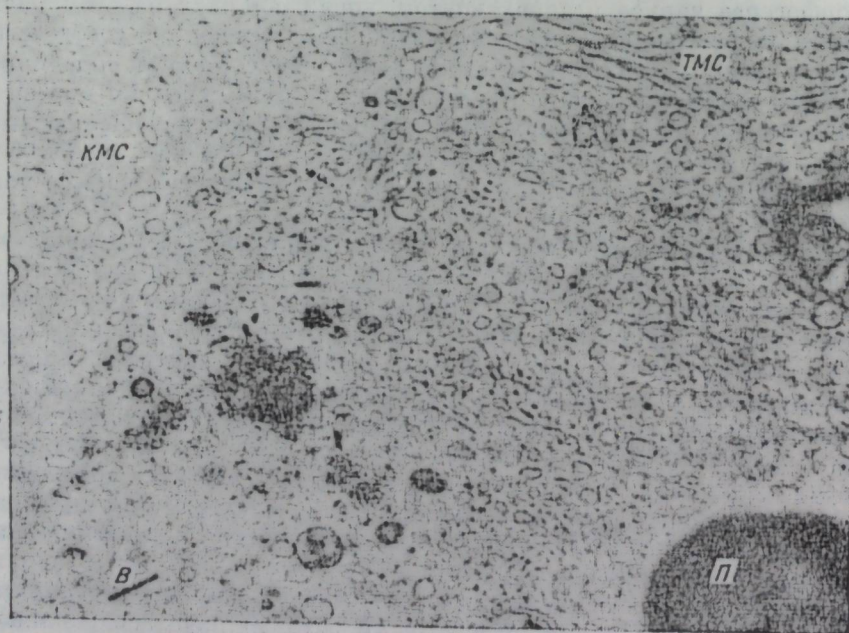


Рис. 1. Аномальное течение морфогенеза вируса в ядре эпителиальной клетки трахеи непарного шелкопряда.  $\times 14000$ .

На рис. 1—5 П — полиэдр; TMC — трубчатые мембранные структуры; KMC — кольцевые мембранные структуры; B — вирионы; BЧ — вирусные частицы; ВП — вирусные пучки; Ю — ядерная оболочка.

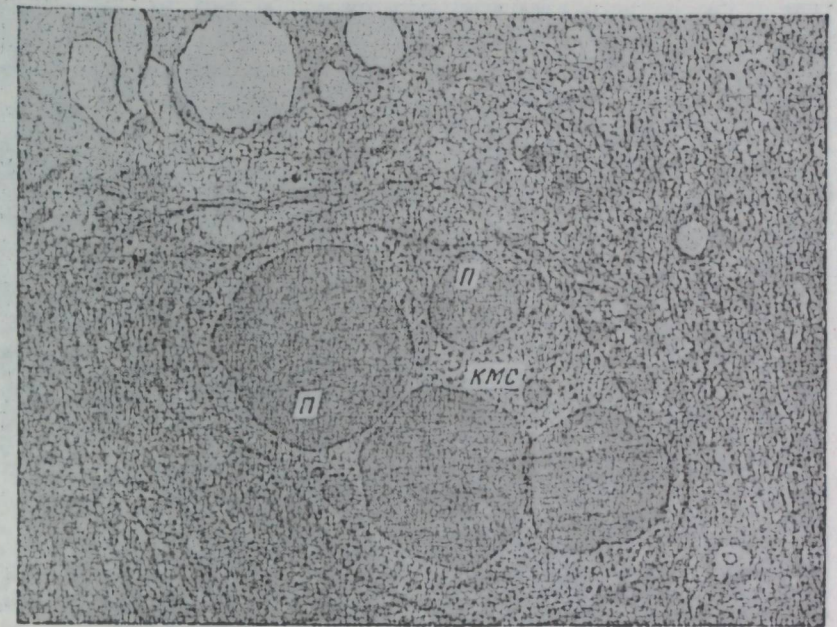


Рис. 2. Образование пустых полиэдров в трахейной клетке первого ганглия гусеницы монашенки.  $\times 45000$ .

этапах вирогенеза в ядре, и с появлением вирионов они исчезают. При атипичном течении морфогенеза они сохраняются до его окончания. Вирионов в подобных виропластах синтезируется мало, поэтому формируются aberrантные полиэдры с незначительным количеством вирионов или же свободные от них.

Полиморфизм полиэдров в ядрах с нормальным морфогенезом выражен очень слабо или практически отсутствует, а в ядрах с его нарушениями большей частью выражен сильно. В клетках, поражающихся на завершающей стадии болезни, встречаются ядра, в которых практически отсутствует синтез вирионов и все полиэдры в них образуются пустыми (рис. 2). Нередко форма полиэдров, не включающих вирионы, менее правильная по сравнению с обычными полиэдрами, а размеры их больше (рис. 3, 4). Так, например, в фолликулярных клетках половых органов и трофицитах первых ганглиев больных гусениц шелкопряда-монашенки мы наблюдали образование крупных пустых полиэдров размером 10 мкм (средний размер обычных полиэдров около 4 мкм) (рис. 5).

В таблице представлены данные, показывающие количество аномальных полиэдров в клетках различных тканей гусениц непарного шелкопряда в динамике заболевания.

В начале инкубационного периода, когда размножение вируса происходит в клетках жирового тела, гиподермы, эпителия крупных трахей и гемоцитах количество aberrантных форм полиэдров в них незначительно. В заключительной фазе болезни при репликации вируса в других впротропных клетках организма аномальные тельца включения образуются в гораздо большем количестве. В этот период в некоторых клетках синтез вируса происходит не только в ядре, но и в цитоплазме. Мы не наблюдали формирования виропласта в цитоплазме до того момента, как в нем происходит образование нуклеокапсидов. Поэтому возможно, что в цитоплазму виропласты выходят из пораженного ядра и уже здесь происходят дальнейшие процессы вирогенеза. Во всех отмеченных нами случаях размножения вируса в цитоплазме аналогичный процесс наблюдался и в ядре данной клетки, причем в последнем на более поздней стадии.





Рис. 3. Аберрантные полиэдры в ядре звездчатой клетки на завершающей стадии вирусной инфекции у монашенки.  $\times 48000$ .

Полученные данные свидетельствуют, что как при искусственном инфицировании, так и при активации скрытого вируса в начальный (инкубационный) период болезни морфогенез вируса в клетках происходит в основном без нарушений. По мере генерализации инфекции отмечается увеличение количества клеток, в ядрах которых наблюдаются отклонения от типичного морфогенеза, вследствие чего вирусный цикл завершается формированием аберрантных полиэдров. Полиэдры эти полиморфны, содержат мало вирионов или не включают их вовсе.



Рис. 4. Типичный морфогенез вируса в ядре клетки гиподермы непарного шелкопряда.  $\times 38000$ .

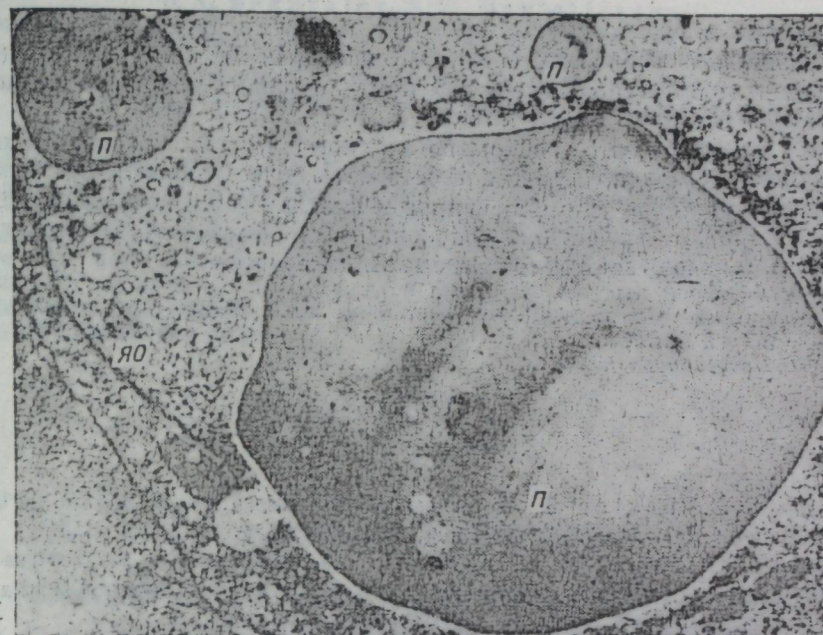


Рис. 5. Полиморфные пустые полиэдры в ядре клетки оболочки первого ганглия монашенки.  $\times 36000$ .

Исследования других авторов показывают, что в процессе пассирования энтомопатогенных вирусов в стабильных линиях насекомых и особенно в культуре клеток прогрессивно увеличивается число полиэдров с малым количеством вирионов или вообще свободных от вирусных частиц [9—11]. Описаны также «пустые» полиэдры, образующиеся при ядерном полиэдрозе у насекомых при первых пассажах (12).

Причины описанных в этом сообщении явлений пока почти не изучались экспериментально, хотя некоторые исследователи показали, что в процессе пассажей вируса ядерного полиэдроза *Trichoplusia ni* происходит отбор в пользу штамма, образующего в ядре малое количество полиэдров [13]. Это свидетельствует о гетерогенности вирусной популяции в насекомых-хозяевах и, возможно, что обнаруженные нами отклонения в течение морфогенеза объясняются этой же причиной, т. е. некоторые клетки в организме гусениц поражались штаммами вируса, морфогенез которых отличался от обычных. Нам, однако, представляется более вероятным, что структурные нарушения вирогенеза возникают как результат взаимоотношений вируса с клетками хозяина.

К выводу о том, что при нарушении нормальных взаимоотношений между вирусами и клетками насекомых образуются дефектные вирус-

Аберрантные и нормальные формы полиэдров вируса ядерного полиэдроза в клетках гусениц непарного шелкопряда в различные периоды болезни

| Период болезни | Ткани и клетки, пораженные инфекцией                      | Колич. просмотренных полиэдров | Из них аберрантных | % аберрантных |
|----------------|---|--------------------------------|--------------------|---------------|
| Инкубационный  | Жировое тело  | 67                             | —                  | —             |
|                | Гиподерма   | 103                            | 2                  | 1,8           |
|                | Эпителий трахей вне органов                               | 114                            | 3                  | 2,6           |
| Заклочительный | Эпителий трахей внутри органов, в т. ч. звездчатые клетки | 106                            | 16                 | 15,0          |
|                | Трофоциты внутри органов                                  | 91                             | 12                 | 13,1          |

ные частицы и псевдовirusы, приходят и другие авторы [14]. Имеются также данные о зависимости формы полиэдров от характера процессов, происходящих в клетках насекомых при нарушении вирусом их метаболизма [15].

Мы полагаем, что раскрытие закономерностей, лежащих в основе названных феноменов, будет способствовать более глубокому пониманию взаимоотношений в системе вирус — клетка — организм, а это в свою очередь поможет эффективнее использовать вирусные инсектициды в процессах контроля численности популяций вредителей.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
27/VI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Webb S. R., Levine E. A nuclear polyhedrosis virus of *Bellura gortynodes* (Lepidoptera: Nuctuidae).—*J. Invertebr. Pathol.*, 1975, 25, 1, p. 141—143.
2. Lewis L. C., Lynch R. E., Jackson J. J. Pathology of a Baculovirus of the alfalfa looper, *Autographa californica*, in the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*.—*Environ. Entomol.*, 1977, 6, 4, p. 535—538.
3. Asayama T., Inagaki I., Kawamoto F., Suto C. Электронно-микроскопическое наблюдение процесса созревания вирусов ядерного полидрома бабочек *Euproctis subflava* Bremer и *Dictyoplaca Japonica* Butler.—*Jap. J. Appl. Entomol. and Zool.*, 1974, 18, 4, p. 189—197.
4. Allen G. E., Knell J. D. A nuclear polyhedrosis virus of *anticarsia gemmatilis*. 1. Ultrastructure, replication and pathogenicity.—*Fla Entomol.*, 1977, 60, 3, p. 233, 240.
5. Смирнов О. В., Жеребцова Э. Н. Внутриклеточное развитие вируса ядерного полидрома чешуекрылых насекомых.— В кн.: Тр. ВНИИ защиты растений, 1974, вып. 42, с. 61—69.
6. Тарасевич Л. М. Вирусы насекомых. М., 1975, с. 59—87.
7. Krieg A., Huger A. M. New ultracytological findings in insect nuclear polyhedrosis.—*J. Invertebr. Pathol.*, 1969, 13, p. 272—279.
8. Hughes K. Fine structure and development of two polyhedrosis viruses.—*J. Invertebr. Pathol.*, 1972, 19, p. 198—207.
9. Summers M. D., Arnott H. J. Ultrastructural studies on inclusion formation and virus occlusion in nuclear polyhedrosis and granulosis virus-infected cells on *Trichoplusia ni* (Hubner).—*J. Ultrastructur. Res.*, 1969, 28, 5—6, p. 462—480.
10. Hirumi H., Hirumi K., McIntosh A. Morphogenesis of a nuclear polyhedrosis virus of the alfalfa looper, in a continuous cabbage cell line.—*Ann., N. Y. Acad. Sci.*, 1975, 266, p. 302—326.
11. Knudson D. L., Harrap K. A. Replication of a nuclear polyhedrosis virus in a continuous cell culture of *Spodoptera frugiperda*: microscopy study of the sequence of events of the virus infection.—*J. Virol.*, 1976, 17, 1, p. 254—268.
12. Hunter D. K., Hoffman D. F., Collier S. J. The histology and ultrastructure of a nuclear polyhedrosis virus of the webbing clothes moth, *Tincola bisselliella*.—*J. Invertebr. Pathol.*, 1973, 21, p. 91—100.
13. Potter K., Faulkner P., MacKinnon E. Strain selection during serial passage of *Trichoplusia ni* nuclear polyhedrosis virus.—*J. Virol.*, 1976, 18, 3, p. 1040—1050.
14. Potter K., Jaques R., Faulkner P. Modification of *Trichoplusia ni* nuclear polyhedrosis virus passaged in vivo.—*Intervirology*, 1978, 9, 2, p. 78—85.
15. Shigematsu H., Suzuki S. Relationship of crystallization to the nature of polyhedron protein, with reference to a nuclear-polyhedrosis virus of the silkworm *Bombyx mori* L.—*J. Invertebr. Pathol.*, 1971, 17, 3, p. 375—382.

S. A. Bakhvalov, S. W. Devjatjarova

#### MORPHOGENESIS SPECIAL FEATURES OF BACULOVIRUSES IN THE PROCESS OF GENERAL POLYHEDROSIS OF SOME LEPIDOPTERA IN DYNAMICS OF INFECTION

Morphogenesis of polytropic baculoviruses affecting the nun moth and gypsy moth has been studied. It has been revealed that with generalization of infections process the number of cells, in nuclei of which the divergence from typical morphogenesis can be, observed, increases. The divergence is expressed either in violation of quantitative ratio between subpolyhedral components at different stages of syntheses or in dislocation of forming structures. As a result, the aberrant polyhedra with small amount of virions or without, them are formed. The dimensions of these polyhedra vary greatly both in size and shape.

УДК 591.9(571.1)+591.526

Ю. С. РАВКИН, В. И. ШАДРИНА

#### ФАКТОРНАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ ПО ХАРАКТЕРУ ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Для животных и растений свойственна уникальность пространственного размещения видов при четко выраженной трансгрессии их распределения. Вместе с относительно часто встречающейся плавностью градиентов среды это нередко порождает континуальность растительных сообществ и животного населения. Тем не менее для компактности описания, выявления доминирующих трендов в сообществах и факторов среды, которые их определяют, необходима классификация сообществ по их сходству, а также видов по характеру распределения.

Изучению сопряженности видов посвящена обширная литература по геоботанике, и имеется хорошо отработанный математический аппарат. В зоогеографии и экологии животных такой анализ проводится, как правило, сугубо глазомерно. При достаточно большом материале у предметников возникает ряд трудностей, связанных с постепенностью смены в распределении от одной хорошо различимой группы животных к другой. Разнообразие животного мира и необходимость классификации видов именно в тех случаях, когда охват территории относительно велик, затрудняет использование сравнительно простых способов «альтернативного» деления. Их применению, кроме того, препятствует значительное количество редких видов, встречаемость которых обычно незначительна. Исключение их до расчетов вносит значительный элемент субъективности, оставляет у предметника чувство неудовлетворенности и вынуждает пользоваться грубыми, рабочими классификациями. При этом нередко в угоду иллюстративности и четкости классификации игнорируются переходные стадии; описание сложности распределения подменяется удобной, но слабо отражающей действительность схемой.

Привлечение к классификации математических методов анализа, таких, как автоматическая (факторная) классификация, снимает вышеописанные затруднения. Однако классификация по сходству распространения на одном и том же уровне значимости может приводить к выделению групп, общность которых определяется разными факторами среды. Это связано с тем, что среда обычно влияет на размещение животных нелинейно. Поэтому классический принцип тезы — антитезы не выдерживается (по крайней мере внешне) в маркере группы или объяснении. Поскольку мы используем классификацию как метод анализа или упоря-

дочения собственных представлений, подобная внешняя нечеткость не уменьшает познавательной ценности схем.

Такие классификации лучше отражают специфику конкретного материала, позволяют выявить организацию территориальной изменчивости сообществ, т. е. причины, по предметным отображениям ее определяющие. Эти классификации отображают постепенность изменений и иерархию значимости факторов среды или внутренних отношений в распределении животных. Условия среды в данном случае являются не признаком выделения групп видов, а их объяснением, хотя могут служить и для целей индикации. Это скорее маркеры групп, чем перечень причин данного характера распределения. Однако связь распределения животных с упоминаемыми природными режимами несомненна и в дальнейшем может быть оценена качественными методами многомерной статистики.

При анализе и описании распределения птиц Северо-Восточного Алтая использованы две простые классификации видов по предпочтению или одного из высотных поясов и широте распространения [1]. Объединить эти классификации воедино нецелесообразно в связи с описанными выше затруднениями. В данной работе эта задача решается с помощью метода факторной классификации. Используются алгоритм и программа, разработанные В. А. Трофимовым [2]. Эта программа позволяет проводить расчеты по материалам значительного объема и экономична в работе. Суть алгоритма заключается в следующем. По исходной матрице коэффициентов связи виды классифицируются так, чтобы доля дисперсии, учитываемой этой классификацией, была наибольшей. Для этого из коэффициентов сначала вычитается среднее по их матрице значение. В результате все коэффициенты меньше среднего становятся отрицательными. Затем ищется пара видов, объединение которых в один класс уменьшает начальную дисперсию на максимально возможную величину, т. е. получаем пробы с наибольшим сходством. После этого столбцы и строки коэффициентов, соответствующие найденной паре видов, поэлементно суммируются. На агрегированной так матрице процедура объединения повторяется. Такой поиск и агрегация продолжаются до тех пор, пока доля учитываемой дисперсии увеличивается, т. е. пока объединяются пробы с положительными коэффициентами. В результате получается некоторая классификация — объединение видов по их максимальному сходству в заданное число классов. При этом коэффициенты проб внутри классов в основном положительны, а между классами — отрицательны.

Для объяснения предметник, зная условия среды в местах проведения учетов и анализируя состав классов, находит для каждого из них фактор среды или их сочетание (маркер группы), общие для всех вошедших в класс проб. Такой фактор с предметной точки зрения должен определять выявленное сходство в распределении.

В качестве меры сходства распределений взят коэффициент ранговой корреляции Кендала [3]. В отличие от коэффициентов Жаккара, линейной корреляции и обратной величины евклидова расстояния, широко применяемых в биологической практике и использованных при пробных расчетах, эта мера при данном алгоритме обеспечивала оптимально обобщенное разбиение, что позволило за счет последовательного разделения крупных классов представить классификацию в иерархическом виде. Прочие упомянутые коэффициенты давали сразу на первом же шаге очень дробное разбиение, что усложняло описание. В общих чертах по смыслу деления оно совпадало с наиболее дробным разбиением по коэффициенту ранговой корреляции.

Использованный коэффициент Кендала соответствует сходству по широте распределения, зонам преференции и в качественном виде учитывает степень совпадения изменений в численности птиц. В общем это вполне соответствует нашему представлению о сходстве их распределения.

Для расчетов, результаты которых описываются в этом сообщении, использованы материалы по распределению 159 видов птиц в Северо-Восточном Алтае в первой половине лета 1961—1963 гг. Данные по численности и распределению птиц в районе работ опубликованы ранее [1]. Классификация проводилась последовательно сначала по всем видам, потом отдельно внутри классов, представленных значительным числом видов. Это позволило получить иерархическую классификационную схему с заданным числом классов. Количество их каждый раз определялось автоматически, согласно с неоднородностью анализируемых матриц связи.

При составлении схемы сделаны определенные допущения. Некоторое число видов распределено уникально и необъяснимо по предметным соображениям. Как правило, это одиночные, случайные встречи. Такие виды отнесены к более представительным классам, к которым они должны были бы принадлежать, исходя из литературных сведений или иных наших более обширных материалов. Часть таких видов случайно, с нашей точки зрения, попадает в чуждые им классы. В этом случае они переносились на схеме в тот класс, к которому данный вид экологически более близок. Например, широконоска, встреченная нами один раз в полете над предгорным болотом, отнесена при формализованной классификации к соответствующей группе птиц, свойственных предгорно-болотным местообитаниям. Все остальные утки встречены на водоемах и попали в группу водных и околоводных птиц, широконоска также отнесена в эту группу. Таких видов всего 16 (10%), на схеме классификации они помечены звездочкой.

Кроме того, мы не воспользовались некоторыми разбиениями (в основном на последнем шаге деления, когда группы «разваливаются» на очень мелкие классы). Эти отличия определяются частными причинами, нередко случайны, недостаточно четко интерпретируемы и дают слишком дробное деление.

Результаты классификации приводятся в приложении. На схеме соответственно с очередностью проявления отражены группы и подгруппы видов со сходным распределением. Группы характеризуются природными режимами, совпадающими по силе проявления с изменением численности и широты распространения данных видов. Эти наборы состоят из сочетаний относительно простых (в основном по названию) факторов среды. В список доминирующих, судя по результатам классификации, факторов в данной совокупности входят высоты местности (через поясность), залесенность, увлажнение, антропогенное влияние (застроенность), состав лесобразующих пород, наличие высокотравья и водоемов.

Схема включает пять основных групп: птиц, тяготеющих к предгорно-низкогорной части района работ; тех, что предпочитают собственно-горную часть, синантропов, водных и околоводных и птиц с неопределенным (по данным материалам) распределением. Последних всего два вида; они встречаются спорадично, но везде, кроме темнохвойно-таежных среднегорных лесов. Каждая из этих пяти групп имеет нулевую, далее неделимую подгруппу видов. Эти виды на схеме приводятся в скобках. Об их распределении по данной выборке нельзя или нецелесообразно что-либо добавить. Первые две группы, наиболее обширные, делятся далее, так как распределение входящих в них птиц может быть рассмотрено дополнительно. Выделяемые подгруппы могут иметь соответственно нулевые и последующие подразделения более мелких рангов на тех же условиях.

Так, первая группа делится на 8 подгрупп, причем две последние разделяются в свою очередь на 2 и 3 части, а некоторые из них еще на 2.

Маркеры выделения иногда повторяются согласно с иерархией проявления факторов среды, что, видимо, отражает значимость их в распределении птиц. Например, режим болот проявляется для одних видов на

втором шаге деления (бормотушка), для других — на третьем (серый журавль) или четвертом (урагус).

Предлагаемая классификация позволяет не только дать обобщенное представление о распределении видов, но и выделить природные режимы, в основном определяющие неоднородность размещения птиц. Проявляющееся при расчетах перекрывание маркеров групп отражает континуальность изменений населения и трансгрессию распределения птиц. Подобная познавательная-описательная классификация тем не менее позволяет выявить группы видов со сходным распределением в заданных рамках анализа, а также природные режимы, на которые эти виды реагируют специфическим размещением.

## Приложение

### КЛАССИФИКАЦИЯ ПТИЦ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО АЛТАЯ ПО ХАРАКТЕРУ ИХ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

(1-я половина лета 1961—1963 гг.)

I. Птицы, тяготеющие к предгорно-низкогорной части района работ (перепелятник, чеглок \*, сапсан \*, тетерев, вальдшнеп, филин \*, ястребиная сова \*, козодой \*, черный стриж \*, удод \*, седой дятел \*, белобровик \*, толстоклювая камышевка \*, грач).

1. Широко распространенные (большой подорлик, перепел, кукушка, варакушка, певчий, пятнистый и таежный сверчки, садовая славка, белошапочная овсянка, щегол, коноплянка).

1.1. Предпочитающие предгорья (луговой лунь, скворец, сорока, галка, серая ворона).

1.1.1. Лугово-болотные виды (бекас, луговой чекан, барсучок, урагус)

1.1.2. Виды, выходящие за пределы предгорий (пустельга, полевой жаворонок, степной конек).

1.2. Широко распространенные лугово-болотные виды (серый журавль, дубровник).

#### Предпочитающие:

2. Поля и луга предгорий (полевой и степной лунь, колючехвост).
3. Предгорья болот (погоныш, чибис, желтая трясогузка, большой сококопуд, бормотушка, весничка).
4. Предгорные леса (пересмешка, мухоловка-пеструшка, князек).
5. Поля, луга предгорий и все леса (большая горлица).
6. Поймы низкогорных рек (седоголовая овсянка).
7. Поселки, но встречающиеся за их пределами (деревенская ласточка, черноголовый чекан, полевой воробей).
8. Смешанные и лиственные леса (белопоясный стриж, дубонос).

#### Имеющие максимальную численность:

- 8.1. В предгорно-низкогорных лесах (коростель, вертишейка, рябинник, серая славка, обыкновенная овсянка, чечевица, иволга).
  - 8.2. В лесном поясе (глухая кукушка, большой пестрый дятел, лесной конек, жулан, толстоклювая пеночка, серая мухоловка, ополовник, большая синица, зяблик, юрок, сойка, черная ворона).
  - 8.2.1. В сосняках (деряба).
  - 8.2.2. В предгорных осинниках (соловей).
  - 8.3. В разреженных высокогорных лесах (садовая камышевка).
- II. Птицы, тяготеющие к собственно-горной части района работ (пеночка-трещетка \*).

1. Широко распространенные (каник, малый пестрый дятел, зеленый конек, соловей-красношейка, чернозобый дрозд, славка-завирушка, сибирская мухоловка, пищуха, кедровка).

1.1. В лесах, но предпочитающие черневу тайгу (осоед \*, рябчик, черный дятел, соловьи — синий и свистун, горихвостка-лысушка, певчий дрозд, теньковка, пухляк, московка, поползень, клест-еловик, снегирь).

1.2. В низкогорье (белоспинный дятел, овсянка-ремез, чиж).

1.3. В таежном среднегорье и отдельных урочищах низкогорья (синехвостка, желтоголовый королек, мухоловки — малая и мугимаки).

#### Предпочитающие:

2. Среднегорно-высокогорные и отдельные низкогорные местообитания (сыч мохноногий, глухарь, трехпалый дятел, зарничка, зеленая пеночка, шур, кукушка, ворон).

3. Таежное среднегорье (неясыть длиннохвостая, дрозды — пестрый и оливковый, садовая овсянка).

4. Гольцы и предгольцовые (тетеревинок, малый перепелятник, завирушки — черногорлая и сибирская, краснозобый дрозд, бурая пеночка, розовый скворец).

4.1. Предгольцовые (красноспинная горихвостка, индийская пеночка, сероголовая гаичка).

4.2. Высокогорье (белая куропатка \*, горный конек, гималайская завирушка, чечетка).

III. Синантропы (сизый голубь, городская ласточка, белая трясогузка, домовый воробей).

IV. Водные и околводные птицы (чернозобая гагара, кряква, чирок-свистунок, широконоска \*, красноголовый пырок, турпан, гоголь, большой крохаль, скопа, черный коршун, кулик-сорока, черныш, переловчик, зимородок, береговая ласточка, горная трясогузка, оляпка).

V. Птицы с неопределенным характером распределения — встречающиеся единично, но везде, кроме темнохвойнотаежных среднегорных лесов (желтоголовая трясогузка \*, каменка \*).

Биологический институт СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
10/III 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Равкин Ю. С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск, 1973, 376 с.
2. Трофимов В. А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи. — В кн.: Проблемы анализа дискретной информации, ч. II. Новосибирск, 1976, с. 24—36.
3. Кендалл М. Г. Ранговые корреляции. М., 1975. 256 с.

Yu. S. Ravkin, V. I. Shadrina

#### FACTOR CLASSIFICATION OF BIRD'S SPECIES ACCORDING TO THEIR SPATIAL DISTRIBUTION

The ecologically similar groups of bird's species were distinguished by methods of factor classification. The distribution of 159 bird's species in the North-Eastern Altai were used as the data. The resemblance of distribution was estimated with the help of coefficient of rank correlation of Kendall. The hierarchical classification scheme was the result of the study and it reflected natural regimes (group markers) which determine inhomogeneous of bird's distribution.

П. А. ИСАЕВА, В. К. ШУМНЫЙ, Л. А. ПЕРШИНА

## ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ КАЛЛУСОГЕНЕЗА У РАЗНЫХ ВИДОВ ЯЧМЕНЯ

В работах по изучению каллусогенеза у ряда растений обнаружены различия в образовании и дальнейшем росте каллуса у разных генотипов. Изучалось влияние генотипа на каллусогенез у нескольких видов пшениц и эгилона, разных сортов режки [1], ряда гибридных линий кукурузы [2], разных сортов ячменя [3, 4], мутантов ячменя [5] и гороха [6].

Интерес к получению и изучению каллусных культур прежде всего связан с необходимостью использования каллусной ткани при клональном размножении растений. Особенно важно получение и изучение каллусных культур злаков, так как для этих видов метод клонального размножения практически не разработан.

В работах по культивированию незрелых зародышей гибридов и исходных сортов ячменя на искусственной питательной среде во многих случаях наблюдалось не прорастание зародышей, а образование из них каллусной ткани [7]. Причем зародыши разных гибридных комбинаций обнаружили различную способность к каллусогенезу.

В связи с вышесказанным нас заинтересовала способность к образованию каллусной ткани у разных сортов и видов ячменя, используемых в лаборатории при отдаленной гибридизации. В данной работе приводятся результаты исследований по образованию и дальнейшему росту каллусов разных генотипов ячменя на двух питательных средах.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Каллусную ткань получали из зародышей зрелых семян пяти видов диких ячменных трав: *H. maritimum* ( $2n=14$ ), *H. geniculatum* ( $2n=28$ ), *H. jubatum* ( $2n=28$ ), *H. murinum* ( $2n=28$ ), *H. leporinum* ( $2n=14$ ) и двух видов ячменя зернового типа: *H. vulgare* ( $2n=14$ ), и *H. spontaneum* ( $2n=14$ ). У *H. vulgare* использовали два сорта: Эджайна и Випер.

Для получения зародышей семена стерилизовали 10 мин в 5%-ном растворе хлорамина, после чего промывали стерильной водой. Затем семена помещали на влажную фильтровальную бумагу в стерильных условиях. Через 1 сут зародыши вычленили, измельчали и помещали в пробирки с проавтоклавированной питательной средой. Питательную среду автоклавировали под давлением 0,7—0,8 атм в течение 20 мин.

Пробирки с высаженным материалом помещали в термостат при  $t=25-26^{\circ}\text{C}$  и влажностью около 80%.

В работе использовали среду Гамборга В-5 [8] с добавлением 2 мг/л 2,4-Д и модифицированную среду Крузе (без кинетина и ИУК с добавлением 2 мг/л 2,4-Д) [9]. Среда Крузе, которую обычно используют для прорастивания гибридных зародышей, отличалась от среды В-5 более низкой концентрацией минеральных солей и более богатым содержанием витаминов. Обе среды содержали 0,8%-ный агар.

Опыты по культивированию каллусов повторяли три раза. Через каждые 30 дней перенасивали целые каллусы на свежую питательную среду. Наблюдения за каллусогенезом проводили в течение 3 мес.

Для определения интенсивности роста каллуса его взвешивали на 20, 40 и 80-й день с начала эксплантации. Относительный сырой вес определялся отношением веса на 40-й и 80-й день с начала эксплантации к весу на 20-й день, который был принят за начальный.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение первых десяти дней после эксплантации зародышей на питательную среду отмечалось появление первичного каллуса у эксплантатов всех генотипов на обеих средах. Эффективность каллусообразования, т. е. процент эксплантатов, давших каллус, была почти одинаковой у всех генотипов на обеих средах и составляла от  $94,4 \pm 5,1$  до  $100 \pm 4,6\%$ .

К концу первого месяца инкубирования начинали проявляться различия по каллусогенезу между видами. Каллусная ткань разных генотипов на двух питательных средах росла неодинаково.

Каллус *H. maritimum* и *H. geniculatum* одинаково хорошо рос и на среде В-5 и на среде Крузе.

Каллус *H. jubatum*, *H. vulgare* и *H. spontaneum* хорошо рос на среде В-5. На этой среде каллусная ткань была плотной и светлой. На среде Крузе каллусная ткань этих видов темнела, прекращала расти и некротизировалась.

Каллус видов *H. murinum* и *H. leporinum* практически не рос ни на одной из сред. Каллус *H. leporinum* переставал расти уже через 20 дней после эксплантации и полностью прекращал рост и некротизировался на обеих средах к концу первого месяца. Каллус *H. murinum* полностью некротизировался к концу второго месяца.

У видов, каллус которых был способен расти на обеих средах (*H. maritimum*, *H. geniculatum*) или на одной среде (*H. jubatum*, *H. vulgare*, *H. spontaneum*), наблюдались различия по скорости пролиферации каллуса.

Из таблицы видно, что наиболее хорошо на обеих средах рос каллус *H. maritimum* и *H. geniculatum*. Относительный сырой вес каллуса этих двух видов был больше по сравнению с относительным весом каллуса других видов. Причем увеличение веса каллусной ткани *H. maritimum* было больше на среде В-5, а *H. geniculatum* — на среде Крузе.

Эксплантаты *H. jubatum* на среде В-5 образовывали светлый, однородный, но очень медленно растущий каллус, а на среде Крузе образованный каллус *H. jubatum* практически не рос. К 80-му дню культивирования каллус *H. jubatum* на среде Крузе полностью некротизировался.

Каллусная ткань видов зернового типа *H. vulgare* и *H. spontaneum* в среднем росла лучше, чем каллусная ткань *H. jubatum*, но значительно

Относительный сырой вес каллусной ткани шести генотипов ячменя через 40 и 80 дней с начала эксплантации

| Генотип                     | 40 дней       |               | 80 дней       |               |
|-----------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|                             | среда В-5     | среда Крузе   | среда В-5     | среда Крузе   |
| <i>H. vulgare</i> «Випер»   | $1,8 \pm 0,2$ | $1,8 \pm 0,1$ | $3,8 \pm 0,9$ | $3,1 \pm 0,4$ |
| <i>H. vulgare</i> «Эджайна» | $1,6 \pm 0,2$ | $1,4 \pm 0,2$ | $2,6 \pm 0,7$ | —             |
| <i>H. spontaneum</i>        | $1,6 \pm 0,3$ | $1,4 \pm 0,2$ | $1,9 \pm 0,4$ | —             |
| <i>H. maritimum</i>         | $3,2 \pm 0,2$ | $3,0 \pm 0,3$ | $8,3 \pm 1,1$ | $7,4 \pm 1,5$ |
| <i>H. geniculatum</i>       | $2,2 \pm 0,4$ | $2,8 \pm 0,4$ | $4,2 \pm 0,9$ | $9,1 \pm 1,4$ |
| <i>H. jubatum</i>           | $1,5 \pm 0,3$ | $1,2 \pm 0,1$ | $1,6 \pm 0,2$ | —             |

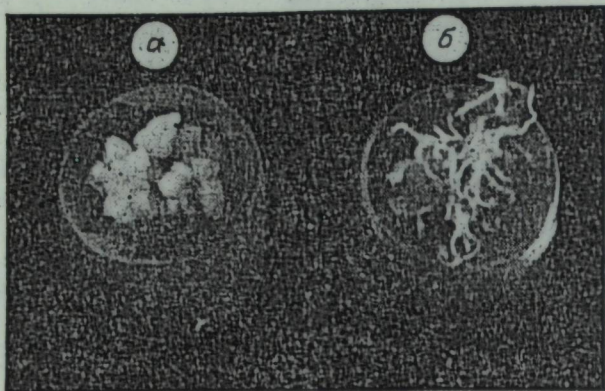


Рис. 1. Каллусная ткань *H. vulgare* через 1,5 мес после эксплантации:

а — без признаков органогенеза; б — со спонтанным ризо-генезом.

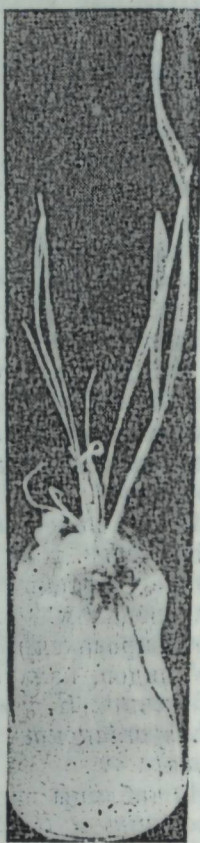


Рис. 2. Проростки *H. vulgare*, образованные в результате спонтанной регенерации в каллусной ткани.

хуже, чем *H. marinum* и *H. geniculatum*. У двух сортов культурного вида Винер и Эджайна и у дикого зернового вида процесс каллусогенеза протекал примерно одинаково.

Наряду с различиями по каллусогенезу между разными видами ячменя наблюдались четкие различия по способности к спонтанному образованию корешков и побегов.

Способность к спонтанной регенерации наблюдалась только у *H. vulgare* и *H. spontaneum*. Ни у одного вида диких ячменных трав спонтанного образования корешков и побегов не обнаружено. Спонтанное образование побегов и корешков отмечено у 9,0% каллусов сорта Винер и у 29% каллусов сорта Эджайна. У этих сортов спонтанный органогенез наблюдался на обеих средах в течение 1—1,5 мес с начала эксплантации. У *H. spontaneum* спонтанный органогенез наблюдался у 4,4% каллусов после 2 мес инкубирования. Из некоторых каллусов образовывались одни корешки, а у некоторых происходила регенерация целых растений (рис. 1 и 2).

Приведенные нами данные по особенностям каллусогенеза, наблюдаемые у разных генотипов ячменя на обеих средах, вероятно, можно связать с филогенетическими взаимоотношениями рассматриваемых видов.

Исследуемые виды ячменя по особенностям роста каллусной ткани мы условно разделили на четыре группы: 1) интенсивно растущий (на обеих средах) каллус без последующего спонтанного органогенеза (*H. marinum*, *H. geniculatum*); 2) медленно растущий (на одной среде) каллус без последующего спонтанного органогенеза (*H. jubatum*); 3) каллус, растущий хуже, чем первая группа, но лучше, чем вторая группа, со способностью к спонтанному органогенезу (*H. vulgare*, *H. spontaneum*); 4) практически не растущий каллус (*H. marinum*, *H. leporinum*). В разделении на эти группы отражается филогенетическое родство рассматриваемых видов.

*H. marinum* ( $2n = 14$ ) и *H. geniculatum* ( $2n = 28$ ) — близкородственные виды серии Marina Nevski секции однолетних ячменных трав по классификации А. Я. Трофимовской [10]. Предполагается общность их геномов [11].

*H. jubatum* ( $2n = 28$ ) относят к серии Critesion (Rafin) Trof. — секции многолетних ячменных трав [10].

*H. vulgare* ( $2n = 14$ ) и *H. spontaneum* ( $2n = 14$ ) принадлежат к Subgenus Hordeum (видам зернового типа) в отличие от остальных рассматриваемых видов, относящихся к ячменным травам [10].

*H. marinum* ( $2n = 28$ ) и *H. leporinum* ( $2n = 14$ ) — близкородственные виды серии Marina Nevski секции однолетних ячменных трав.

Важным фактором, обуславливающим каллусогенез *in vitro*, являются фитогормоны, содержащиеся в питательной среде. На средах с одними и теми же фитогормонами у эксплантатов разного генотипического происхождения может наблюдаться различная картина каллусогенеза, вызванная различиями в эндогенном балансе фитогормонов у эксплантатов [6]. Такие различия наблюдали у разных мутантов ячменя [5] и гороха [6].

В работе по изучению каллусообразования у 25 дителоцентрических линий «Чайниз спринг» установлено, что гены, определяющие особенности каллусогенеза, локализованы в разных хромосомах [12]. Видимо, общность геномов *H. marinum* и *H. geniculatum* может обуславливать схожую картину эндогенного содержания фитогормонов в эксплантатах этих растений.

Также общностью генов *H. marinum* и *H. leporinum* можно объяснить наблюдаемый у обоих видов процесс некротизации каллуса на двух питательных средах, а отличием геномов видов зернового типа от остальных рассматриваемых видов можно объяснить наличие только у них спонтанного органогенеза.

Таким образом, в данной работе была установлена видовая специфичность каллусогенеза и спонтанного органогенеза у ячменя на двух питательных средах.

Новосибирский государственный университет,  
Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
6/XI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ogura H. Considerations on the involvements of genetical differences with callus formation in wheat.—Wheat. Inform. Serv., 1977, N 44, p. 5—7.
- Pearson Christine B., Horner Harry T. Callus formation and differentiation in tissue cultures of normal and Texas cytoplasmic male-sterile corn.—Proc. Iowa Acad. Sci., 1976, 82, N 3—4, p. 163—165.
- Schevner E.-U., Shamina Z., Koblitz H. Studies on barley calluses cultured *in vitro*. I Establishment, maintenance and growth of two different tissue strains.—Plant Sci. Lett., 1977, 10, p. 313—318.
- Cattoir-Reynaerts A., Jacobs M. «In vitro» culture of barley.—Barley Genet. Newsletter, 1978, 8, p. 23—25.
- Картель Н. А., Манешина Т. В. Каллусообразование у разных по генотипу растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) — Цитология и генетика, 1977, т. XI, № 6, с. 486—490.
- Першина Л. А., Хвостова В. В. Феногенетика мутантов гороха с измененной структурой стебля.—В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция каротиноидов. Новосибирск, 1977, Наука, с. 167—181.
- Шумный В. К., Першина Л. А., Шапова А. П. Использование различных видов *Hordeum* L. в отдаленной гибридизации. Сообщ. I. Получение межродовых ячменно-ржаных гибридов.—Цитология и генетика, 1979, т. XIII, № 2, с. 110—116.
- Gamborg O. L., Eveleigh D. E. Culture methods and detection of glucanases in suspension cultures of wheat and barley.—Canad. J. Biochem., 1968, N 46, p. 417—421.
- Kruse A. An *in vivo/vitro* embryo culture technique.—Hereditas, 1974, N 77, p. 219—224.
- Трофимовская А. Я. Ячмень (эволюция, классификация, селекция). Л., Колос, 1972.

11. Кобылянский В. Д. Биологические особенности диких видов ячменя применительно к задачам селекции.— Биологич. ж. Армении, 1967, т. 20, № 10, с. 41—51.
12. Bacconcelli S., Buiatti M., Bennici A. u. a. Genetik control of in vitro and in vivo growth in hexaploid wheat. 1. Behaviour of ditelocentric lines.— Z. Pflanzenzücht., 1978, 80, N 2, p. 109—116.

N. A. Isaeva, V. K. Shumny, L. A. Pershina

THE EXAMINATION  
OF PECULIARITIES IN CALLUS FORMATION  
OF BARLEY DIFFERENT SPECIES

The peculiarities in the formation and growth of callus derived from embryo meristems of seven barley species were studied. Five species of wild barley grassies (*H. marinum* ( $2n=14$ ), *H. geniculatum* ( $2n=28$ ), *H. jubatum* ( $2n=28$ ), *H. murinum* ( $2n=28$ ), *H. leporinum* ( $2n=14$ )) and two species of grain barley (*H. vulgare* ( $2n=14$ ), *H. spontaneum* ( $2n=14$ )) were used.

Callus tissues were cultured on the medium Gamborg's B-5 and modified Kruse medium. The differensis in growth value, the ability to grow on two different mediums and regeneration potency were revealed. Results are discussed in the light of filogenetic relationship between this species.

УДК 633.16 : 581.10

М. И. ГОЛЫШЕВА, А. В. АКСЕНОВИЧ, Л. П. СОЛОНЕНКО

ЭКСПРЕССИВНОСТЬ ГЕНА  $lys_1$   
У ГИБРИДОВ МЕЖДУ ЛИНИЕЙ NIPROLY CI 3947  
И РАЗНЫМИ СОРТАМИ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ

Линия Niproly CI 3947 широко используется в селекции ячменя на повышенное содержание лизина в зерне [1—4]. Высокое содержание лизина в зерне линии Niproly детерминирует рецессивный ген (или группа тесно сцепленных генов)  $lys_1$  [4, 5]. Сообщалось, что скрещивание линии Niproly с разными сортами ячменя дает неоднозначные результаты — одни комбинации позволяют выделить перспективные рекомбинанты с высоким содержанием лизина в зерне, другие — нет [2, 4]. Это заставляет предполагать, что экспрессивность гена  $lys_1$  в разных генотипических средах различна. Однако литературные данные о специальной оценке экспрессивности гена  $lys_1$  в разных генотипических средах нам не известны. Между тем такая оценка позволяет на первых этапах многолетней селекционной программы выбрать из многих сортов, вовлекаемых в гибридизацию, те, у которых экспрессивность этого гена максимальна. Это позволит значительно сократить объем работы. В данной статье описаны результаты оценки экспрессивности гена  $lys_1$  у гибридов между линией Niproly и 4 районированными в Сибири сортами ячменя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали сорта: Винер, Омский 13709, Красноярский 1 и Неполегающий 1, полученные из СибНИИРСа. Линия Niproly CI 3947 получена от д-ра Л. Муника [5]. Гибриды между линией Niproly и указанными сортами получали способом, представленным на схеме. Выде-

Получение гибридов  $BC_2F_2$  и  $BC_4F_2$  между линией Niproly CI 3947 и сортами ячменя

| Этап | Процедура   | Наличие и доза гена у полученных форм (1—ген $lys_1$ , L—норма) |
|------|---|---|
| 1    | Скрещивание (Хайпроли × сорт) → $F_1$                       | $ll \times LL \rightarrow lL$                                   |
| 2    | Возвратное скрещивание ( $F_1 \times$ сорт) = $BC_1F_1$     | $lL \times LL \rightarrow lL, LL$                               |
| 3    | Возвратное скрещивание ( $BC_1F_1 \times$ сорт) = $BC_2F_1$ | $(lL, LL) \times LL \rightarrow 1lL, 3LL$                       |
| 4    | Самоопыление $BC_2F_1 \rightarrow BC_2F_2$                  | $ll, 2lL, LL; 4LL$  |
| 5    | Возвратное скрещивание ( $BC_2F_2 \times$ сорт) → $BC_3F_1$ | $ll \times LL \rightarrow lL$                                   |
| 6    | Возвратное скрещивание ( $BC_3F_1 \times$ сорт) → $BC_4F_1$ | $lL \times LL \rightarrow lL, LL$                               |
| 7    | Самоопыление $BC_4F_1 \rightarrow BC_4F_2$                  | $ll, 2lL, LL; 4LL$  |

Примечание. После биохимического анализа в  $F_2$  на этапах 4 и 7  $ll, lL$  исключаются из дальнейшей работы, а  $lL$  отбираются и используются в дальнейших скрещиваниях.

ление рекомбинантов  $lys_1/lys_1$  проводили по характерному для них признаку — повышенному количеству лизина в белках зерна. Для этой цели в зерне растений  $BC_2F_2$ ,  $BC_4F_2$  оценивали количество лизина широко применяемым сравнительным нингидриновым методом в модификации химико-технологической лаборатории ИЦиГ [6]. Известно, что результаты, полученные этим методом, находятся в высокой корреляционной связи с количеством лизина в водорастворимых и солерастворимых белках [7]. Поэтому мы считаем, что используемые в статье данные могут рассматриваться только как сравнительные. Абсолютные значения количества лизина в зерне выделенных форм будут приведены нами в следующих сообщениях на основе определения этого параметра на аминокислотном анализаторе и оценки питательной ценности зерна на животных. Для анализов использовали зерно полевой репродукции. Посев производили рядами длиной 1 м. Расстояние между зернами в ряду 3 см, между рядами 15 см. Содержание лизина определяли в зерне отдельных растений, для чего из урожая каждого растения отбирали по 20 зерен. Этого было достаточно для 3-кратных определений лизина в каждом образце, среднее от этих определений использовали в расчетах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По схеме легко вычислить ожидаемую частоту появления рецессивных гомозигот по гену  $lys_1$ . Она равна  $1/16$  в  $BC_2F_2$  и  $1/8$  в  $BC_4F_2$ . Поэтому предполагаемые гомозиготы по гену  $lys_1$  мы отбирали, выделяя в  $BC_2F_2$   $1/16$ , а в  $BC_4F_2$  —  $1/8$  часть растений с наиболее высоким количеством лизина в зерне. Результаты этого отбора представлены в табл. 1 и 2. Из табл. 2 видно, что предполагаемые рекомбинанты  $lys_1/lys_1$   $BC_2F_2$ ,  $BC_4F_2$ , полученные на основе разных сортов, существенно различаются по

Таблица 1  
Число предполагаемых рекомбинантов  $lys_1/lys_1$ , выделенных в  $BC_2F_2$  и  $BC_4F_2$

| Сорт           | Гибрид     |          |            |          |
|----------------|------------|----------|------------|----------|
|                | $BC_2F_2$  |          | $BC_4F_2$  |          |
|                | проанализ. | отобрано | проанализ. | отобрано |
| Винер          | 219        | 17       | 329        | 41       |
| Омский 13709   | 196        | 12       | 257        | 32       |
| Красноярский 1 | 214        | 13       | 210        | 26       |
| Неполегающий 1 | 191        | 12       | 362        | 45       |

Таблица 2

Содержание лизина в зерне исходных сортов ячменя и растений, отобранных среди гибридов  $BC_2F_2$ ,  $BC_4F_2$ 

| Сорт           | Количество лизина в зерне |         |                     |                     |
|----------------|---------------------------|---------|---------------------|---------------------|
|                | сортов                    |         | рекомбинантов       |                     |
|                | 1974 г.                   | 1976 г. | $BC_2F_2$ , 1974 г. | $BC_4F_2$ , 1976 г. |
| Винер          | 370±8                     | 370±25  | 570±6               | 570±7               |
| Омский 13709   | 450±12                    | 330±11  | 560±8               | 580±7               |
| Красноярский 1 | 430±12                    | 310±8   | 670±33              | 680±11              |
| Неполегающий 1 | 480±10                    | 450±17  | 690±23              | 680±14              |

Примечание. Оценку количества лизина (мг в 100 г зерна) у сортов проводили на выборках по 20 растений, а у рекомбинантов — на всех растениях, указанных в табл. 1.

количеству лизина. Основным результатом действия гена  $lys_1$  считается обогащение зерна 4 типами водорастворимых белков, богатых лизином [4, 5]. Так как обогащение зерна лизином наиболее важно для практических целей, мерой экспрессивности гена  $lys_1$  можно считать количество лизина в зерне.

$B BC_2F_2 \mathcal{E}_{Непол. 1} \approx \mathcal{E}_{Красн. 1} > \mathcal{E}_{Винера} \approx \mathcal{E}_{Омского 13709}$ .

$B BC_4F_2 \mathcal{E}_{Непол. 1} \approx \mathcal{E}_{Красн. 1} > \mathcal{E}_{Омского} \approx \mathcal{E}_{Винера}$ .

В этих рядах символы  $\mathcal{E}_K > \mathcal{E}_B$  означают, что экспрессивность  $\mathcal{E}_K$  существенно больше  $\mathcal{E}_B$  (уровень значимости равен 0,01), а знак  $\approx$  показывает, что различия в экспрессивности незначительны.

Соотношение, полученное в 1974 г. для  $BC_2F_2$ , сохраняется и в 1976 г. для  $BC_4F_2$ : содержание лизина в зерне рекомбинантов, полученных на основе сортов Неполегающий 1 и Красноярский 1 существенно выше, чем у рекомбинантов на основе сортов Винер и Омский 13709. Этот факт является важным аргументом при выборе более перспективного сорта для дальнейшей гибридизации на ранних этапах селекционного процесса и при отказе от работы с неперспективными сортами, что значительно сокращает объем работы. Не учитывая этого обстоятельства, мы вели селекцию в одинаковом объеме с сортами Неполегающий 1 и Омский 13709. В итоге отбора по содержанию белка и лизина, фенотипу и абсолютному весу зерна, озерненности и другим параметрам к 1978 г. мы выделили 65 перспективных высоколизинных линий на основе сорта Неполегающий 1, а на основе сорта Омский 13709 не получили пока ни одной. Следует отметить, что обнаружить ценные рекомбинанты во втором поколении гибридов между линией Hiproly и сортом, в генотипической среде которого экспрессивность гена  $lys_1$  низка, возможно. Но вероятность такой находки ниже, чем среди гибридов сорта с высокой экспрессивностью этого гена. Если учесть, что высокое качество зерна должно совмещаться с высокой урожайностью (что также является редким событием), то возможность отбора ценных форм среди гибридов с низкой экспрессивностью гена  $lys_1$  становится ничтожной.

#### ВЫВОД

Экспрессивность гена  $lys_1$  в  $BC_2F_2$  и  $BC_4F_2$  существенно различается у гибридов линии Hiproly CI 3947 с разными сортами. Содержание лизина в зерне рекомбинантов  $lys_1/lys_1$ , полученных на основе сортов Неполегающий 1 и Красноярский 1, существенно выше ( $p = 0,01$ ), чем на основе сортов Винер и Омский 13709.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/III 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гаркавий П. Ф., Наволоцкий В. Д. Использование высоколизинного сорта Хайпроли для улучшения качества белка зерна ярового ячменя.— Докл. ВАСХНИЛ, 1973, 11, с. 3—5.
2. Ермаков А. И. Методы биохимических исследований растений. Л., Колос, 1972.
3. Кюйтс Х. Теоретические основы селекции высококачественных сортов ячменя.— Сб. науч. тр. Эстон. НИИ земледелия и меллиорации. Селекция и семеноводство, 1977, 38, с. 88—94.
4. Неттевич Э. Д., Денисова Л. В., Лебедева Н. П., Лазарева Е. Н. Повышение кормовой ценности зерна ячменя. Создание сортов зерновых культур интенсивного типа. Каменная степь, 1977, с. 49—55.
5. Munck L. Improvement of nutritional value in cereals.— Hereditas, 1972, 72, p. 1—128.
6. Munck L., Wettstein D. V. Effects of genes, that change the amino acid composition of barley endosperm.— In: Genetic improvement of seed proteins. Proceedings of a workshop. Washington, 1974, p. 71—82.
7. Laberge D. e. a. Comparison of methods for lysine screening in barley.— Canadian journal of plant science, 1976, 56, 1, p. 25—30.

M. I. Goleshava, A. V. Axenovich, L. P. Solonanko

#### EXPRESSIVITY OF THE GENE $lys_1$ IN HYBRIDS BETWEEN LINE HIPROLY CI 3947 AND DIFFERENT SPRING BARLEY VARIETIES

The amount of lysine in kernels of spring barley varieties Viner, Omski 13709, Nepolegaushi 1, Krasnojarski 1 and their hybrids with line Hiproly have been measured. It has been shown that expressivity of the gene  $lys_1$  in  $BC_2F_2$  and  $BC_4F_2$  in kernels of the recombinants  $lys_1/lys_1$  created on the base of varieties Nepolegaushi 1 and Krasnojarski 1 is significantly higher ( $p=0,01$ ), than on the base of varieties Viner and Omski 13709.

УДК 591.147.516

М. Н. ЮРИСОВА, Д. В. КЛОЧКОВ, З. Н. ЮРЛОВА,  
Н. В. АКИМОВА

#### МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНОЙ И ПОЛОВОЙ СИСТЕМ В ОСЕННИЙ И ВЕСЕННИЙ ПЕРИОДЫ У НОРОК (*LUTREOLA VISON* SCHREB.)

Изучение гипоталамо-гипофизарно-эндокринных взаимоотношений необходимо в зоотехнической практике для управления процессами воспроизводства животных. В связи с сезонной периодичностью половой функции норки большой интерес представляет исследование циклической активности нейро-эндокринного звена, представленного пептидергической гоморн-положительной гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системой (ГГНС). Сезонные ритмы ГГНС млекопитающих изучены главным образом у зимоспящих животных [1—4 и др.]. О лабораторных и диких незимоспящих животных известны подобного рода лишь единичные работы [5—7], несколько исследований посвящены сезонной циклической активности отдельных звеньев ГГНС и у представителей семейства куньих [8—10]. Однако все эти работы не отличаются однородностью как самих результатов, так и трактовкой их в связи с недостаточным использованием объективных количественных методик [2, 11]. В настоящей работе проведен



морфофункциональный сезонный анализ тканевых элементов в главных звеньях ГГНС у моноэстричных пороков с использованием доступных нам количественных методик.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на самцах стандартных пороков в возрасте семи (ноябрь) и одиннадцати (март) месяцев. По литературным данным, ГГНС уже к 6-месячному возрасту пороков находится в состоянии функциональной зрелости [9].

После декапитации мозг с гипофизом от 11 пороков фиксировали в жидкости Буэна. Парафин-целлоидиновые серийные срезы толщиной в 5 мк окрашивали паральдегид-фуксинном (ПАФ) по Гомори — Габу с докраской азокармином. Функциональное состояние ГГНС оценивали с помощью ряда количественных и полуколичественных методик: содержание нейросекрета в перикарионах нейросекреторных клеток (НСК) и их отростках супраоптического (СОЯ), постоптического (ПОЯ) и паравентрикулярного (ПВЯ) ядер гипоталамуса, в волокнах и терминалах в области срединного возвышения (СВ) и задней доли гипофиза (ЗДГ) определяли визуально по 5-балльной системе; у каждого животного в СОЯ и ПОЯ производили подсчет условно выделенных пяти «типов» НСК, отражающих определенное функциональное состояние; с помощью винтового окуляр-микрометра измеряли диаметры и вычисляли объемы ядер и ядрышек клеток в СОЯ [2—4]. Кроме того, подсчитывали относительное количество и размеры ядер питуицитов в области СВ стереологическим методом с помощью квадратной тестовой решетки, которую монтировали в виде вставок в окуляр микроскопа [12].

Одновременно проводили морфологический контроль за процессом сперматогенеза этих же пороков. Семенники взвешивали, затем фиксировали в растворе Карнуа. На препаратах, окрашенных гематоксилином по Эрлиху, анализировали гистологическую картину поперечных срезов семенников.

Полученный цифровой материал обрабатывали статистически с использованием критерия Стьюдента.

## СОБСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ

При анализе пептидергических крупноклеточных ядер у осенних и весенних пороков наиболее яркие сезонные отличия обнаружены в СОЯ, поэтому более подробно мы останавливаемся на этой формации.

Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система пороков в осенний период, в ноябре. Осенью для всей ГГНС характерно умеренное содержание нейросекрета. В перикарионах нейросекреторных клеток СОЯ его количество оценивается в 2 балла. Преобладают клетки Iб типа с нейросекретом, диффузно расположенным в цитоплазме (рис. 1, 2, а). Клеток Iа типа, практически лишенных Гомори-положительных гранул (ГПГ), гораздо меньше. Клетки Iв типа редки, ГПГ в них занимают почти всю цитоплазму, часто концентрируясь в более плотные интенсивно окрашенные конгломераты. Темноокрашивающиеся клетки II типа, заполненные нейросекретом, и пикноморфные клетки III типа единичны (рис. 1). Клеточные ядра некрупные, округлые, содержат умеренное количество хроматина. Ядрышки мелкие, преимущественно локализованы в центре (см. таблицу). В отростках выявлено также умеренное содержание нейросекрета (1,5 балла), сосредоточенного в различных по размерам расширениях по ходу волокон диффузно или чаще в виде грубых интенсивно окрашенных скоплений.

ПОЯ у пороков представлено очень большой группой клеток, расположенных довольно компактно и простирающихся на значительное расстояние в каудальном направлении. В перикарионах и отростках НСК ней-

росекреторного вещества выявляется несколько больше, чем в СОЯ (2,5 и 3,2 балла соответственно).

ПВЯ представлено небольшим количеством клеток меньших размеров, чем в СОЯ, с преимущественной локализацией нейросекрета в перикарионах (2,1 и 1,2 балла в цитоплазме и отростках). Цитоморфологические признаки НСК в ПОЯ и ПВЯ сходны с таковыми в СОЯ, поэтому мы подробно на них не останавливаемся (см. рис. 1). Ядра немногочисленных глиальных клеток, сопровождающих нейросекреторные элементы всех трех гипоталамических центров, мелкие правильной округлой формы. Сосудистая сеть выражена умеренно, имеет незначительное кровенаполнение. Контакты глии и кровеносных сосудов с НСК встречаются довольно редко.

В волокнистом слое СВ гипоталамуса нейросекреторного вещества довольно много (3,8 балла, рис. 3, а). По ходу волокон наряду с расширениями средних размеров отмечаются довольно крупные (тела Геррига) с зернистыми равномерно расположенными ГПГ, интенсивно окрашенными ПАФ. Число ядер глиальных клеток умеренное (см. таблицу). Капилляры мантийного сплетения выражены довольно слабо. Клетки эпандимы плотно выстилают дно инфундибулярной бухты III желудочка. Контакты нейросекреторных окончаний с глией и сосудами встречаются крайне редко.

В ЗДГ при умеренном депонировании нейросекрета (3,2 балла) отмечается тенденция к зональному распределению его: центральная, преимущественно волокнистая часть обычно слабо заполнена нейросекретом, тогда как периферическая зона (зона нейросекреторных терминалей) содержит большую часть его. Ядра питуицитов немногочисленные, мелкие, правильной формы. Сосуды выражены довольно слабо (рис. 4, а).

Осенью вес семенников незначителен ( $1,5 \pm 0,4$  г). В узких просветах семенных канальцев наблюдаются лишь сперматоциты I порядка.

ГГНС пороков в весенний период, в марте. Весной заметна гиперемия исследуемых гипоталамических формаций и редукция нейросекрета в них. В СОЯ содержание нейросекрета в клетках и их отростках незначитель-

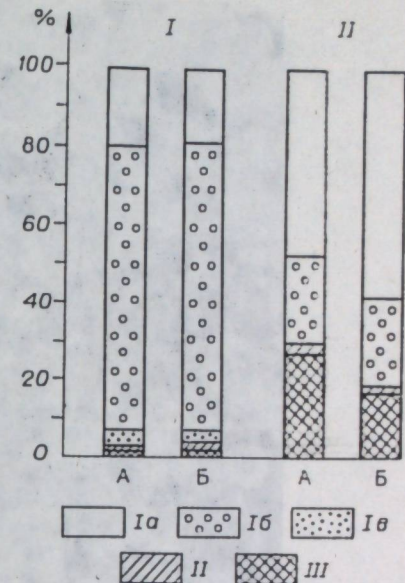


Рис. 1. Процентное соотношение условно выделенных типов нейросекреторных клеток супраоптического (А) и постоптического (В) ядер гипоталамуса пороков осенью (I) и весной (II).

Iа, Iб, Iв, II, III — типы клеток.

Сравнительные данные цитометрического и стереологического анализа нейросекреторных и глиальных клеток ГГНС пороков

| Месяц                  | Нейросекреторные клетки супраоптического ядра |              |                             | Питуициты срединного возвышения |                             |
|------------------------|---|--------------|-----------------------------|---------------------------------|-----------------------------|
|                        | объемы  |              | ядерно-ядрышковое отношение | число ядер в одном поле зрения  | площадь 100 ядер (усл. ед.) |
|                        | ядер  | ядрышек      |                             |                                 |                             |
| Ноябрь                 | 452,23 ± 15,52                                | 6,77 ± 0,11  | 66,70                       | 12,6 ± 1,5                      | 157,4 ± 4,7                 |
| Март                   | 656,96 ± 17,76                                | 12,62 ± 0,12 | 52,01                       | 18,2 ± 0,8                      | 288,2 ± 9,1                 |
| t (критерий Стьюдента) | 8,68  | 14,5         | —                           | 3,27                            | 12,3                        |

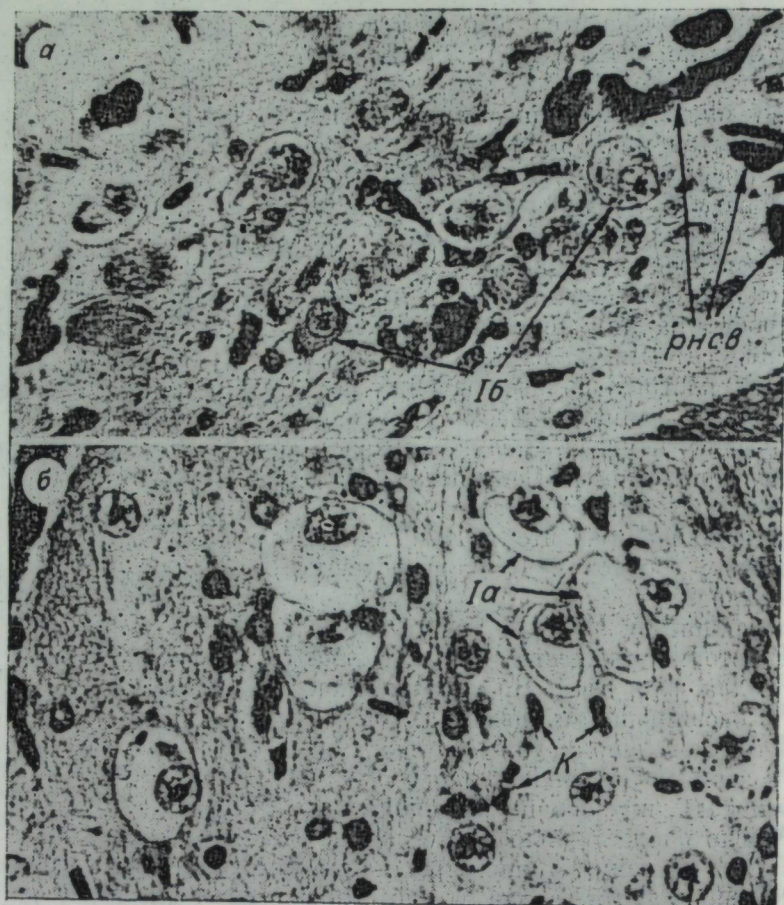


Рис. 2. Супраоптическое ядро гипоталамуса порок в ноябре (а), в марте (б).

рнсв — расширения нейросекреторных волокон, Ib — нейросекреторные клетки Ib типа; к — капилляры; Ia — нейросекреторные клетки Ia типа. Фиксация Буэн. На рис. 2—4 окраска паральдегид-фуксином по Гомори — Габу + азан по Гейденгайну. Ув.: ок.  $\times 6$ , 3; об.  $\times 40$ .

но (0,2 и 0,4 балла). Среди отличающихся большой гетероморфностью клеток доминируют клетки Ia типа (см. рис. 1, 2, б). Заметно уменьшается число клеток Ib типа. Чаще, чем осенью, обнаруживаются темноокрашивающиеся клетки II типа. Особенно резко нарастает число пикноморфных клеток. Довольно часты переходные формы между основными типами НСК: клетки с темной цитоплазмой и пузыревидным светлым ядром, возможно, являются переходными между клетками I и II типов; небольшие угловатые клетки с плотной цитоплазмой и однородной кардиоцитоплазмой, очень похожие на пикноморфные, но с различным ядрышком, вероятно, являются переходной формой между клетками II и III типов. Ядра НСК очень крупные (см. таблицу). Крайне неравномерно распределенный хроматин концентрируется в виде грубых глыбок преимущественно вдоль ядерной оболочки и вокруг ядрышка. Ядрышко крупное (см. таблицу), интенсивно окрашенное. Часто наблюдаются картины его смещения к ядерной мембране и даже выхода в цитоплазму. В цитоплазме видны оптически пустые вакуоли. Волокна НСК опустошены, очень редко выявляются их небольшие фрагменты с единичными нежными ГПГ.

Низкое содержание нейросекрета выявляется и в области ПОЯ (0,3 и 0,5 балла) и ПВЯ (0,5 и 0,7 балла). Сходные с СОЯ сдвиги в соотношении типов клеток наблюдаются в ПОЯ, однако здесь не бывает так

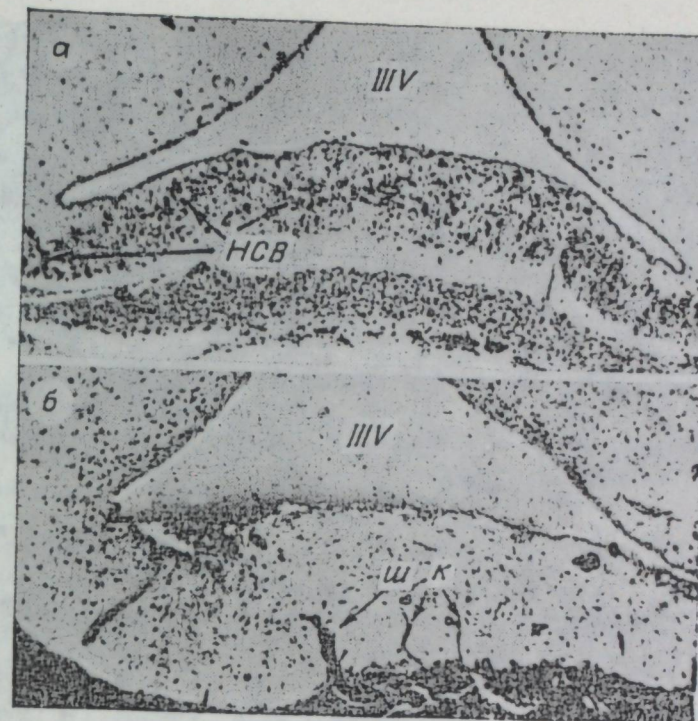


Рис. 3. Срединное возвышение гипоталамуса порок в ноябре (а), в марте (б).

III — III желудочек мозга, НСВ — нейросекрет в волокнистом слое срединного возвышения; шк — «шпильковидный» капилляр мантийного сплетения. Ув.: ок.  $\times 3$ , 2; об.  $\times 20$ .

много пикноморфных клеток (см. рис. 1). ПВЯ меньше других ядер отличается от осеннего состояния, хотя направленность реакции у него та же. Область нейросекреторных центров гиперемирована. Капилляры разбухшие, переполнены кровью, расположены, как правило, вплотную к нейросекреторным элементам (см. рис. 2, б). Ядра глии крупные светлые обычно неправильной формы, встречаются они чаще, чем осенью. Очень часты контакты капилляров с нейросекреторными и глиальными клетками.

Содержание нейросекрета в СВ ниже, чем осенью (2,3 балла, см. рис. 3). Транзитные нейросекреторные волокна и терминали характеризуются диффузным рыхлым и неравномерным распределением нейросекрета. В большинстве случаев в телах Герринга нейросекрет в центральной зоне отсутствует, нежные ГПГ выявляются по периферии тел. Отдельные нейросекреторные расширения, часто неправильной формы, встречаются в палисадной (наружной) зоне СВ, как правило, в тесном контакте с капиллярами мантийного сплетения. Достоверно увеличивается число и особенно размеры ядер питуицитов (см. таблицу). Капилляры мантийного сплетения выражены ярко. Встречаются «шпильковидные» петли их, пронизывающие область СВ (рис. 3) и доходящие до эпендимной выстилки дна III желудочка. Клетки эпендимы располагаются очень рыхло. Часто между ними встречаются терминали нейросекреторных волокон разных размеров и формы, рыхло заполненные ГПГ, иногда в центре полностью опустошенные. Нарастает число контактов сосудов с нейросекреторными и глиальными элементами.

В ЗДГ по сравнению с осенью содержание нейросекрета уменьшается (1,9 балла, см. рис. 4). Ядра питуицитов обнаруживают большое разнообразие форм. Заметно возрастает их число и размеры. Сосуды вы-

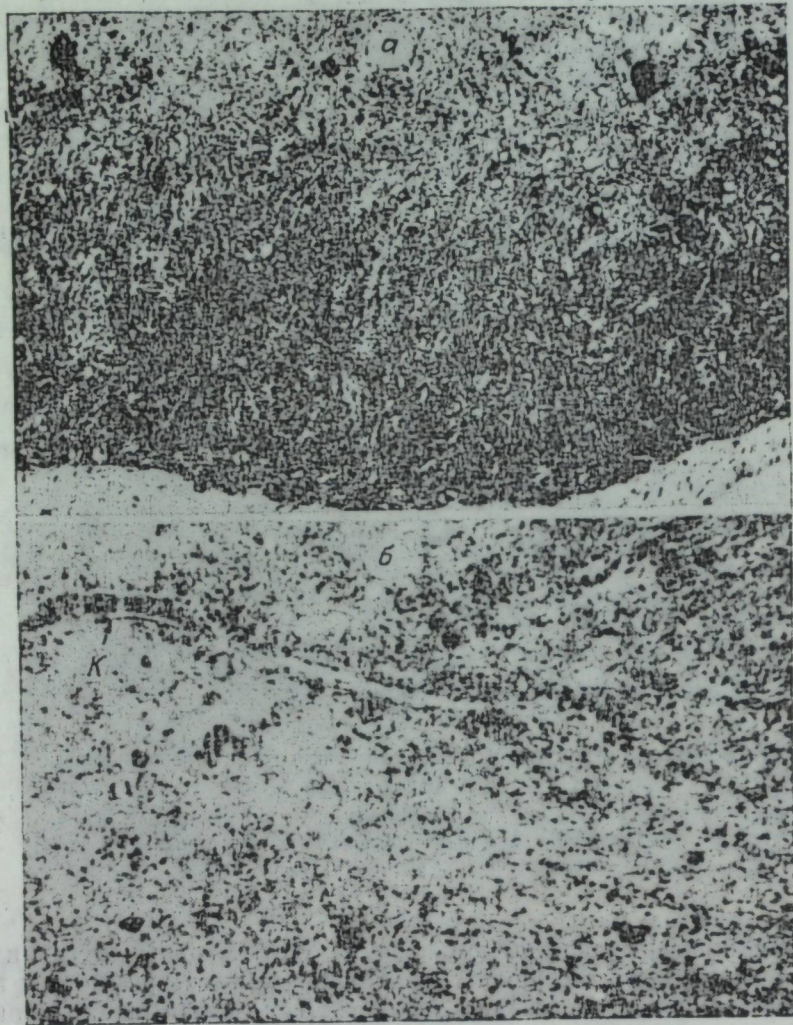


Рис. 4. Задняя доля гипофиза норок в ноябре (а), в марте (б).  
Ув.: ок.  $\times 6,3$ ; об.  $\times 10$ .

являются по всей ЗДГ благодаря своему обильному кровенаполнению.

Вес семенников норок в марте достоверно повышается ( $7,3 \pm 1,0$  г). Резко увеличен диаметр семенных канальцев. В них наблюдается картина активации пролиферативных процессов: просвет семенных канальцев заполнен созревающими и зрелыми сперматозоидами.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У норок в ноябре нами выявлена низкая функциональная активность всех клеточных элементов. Некрупные размеры ядер и ядрышек пептидергических НСК всех нейросекреторных центров являются косвенным доказательством невысокого уровня синтеза нуклеиновых кислот, в том числе и нейросекрета [4, 11, 13]. Преобладание клеток с умеренным и большим содержанием гомори-положительной субстанции в перикарионах НСК, их отростках и терминалях, ее частые скопления в виде интенсивно окрашенных глыбок свидетельствуют о замедлении выведения пептидергических гормонов за пределы системы [2, 4, 11]. Мелкие и немногочисленные глыбальные клетки, весьма редко наблюдаемые их кон-

такты с нейросекреторными элементами и спавшимися кровеносными сосудами являются еще одним подтверждением невысокого уровня метаболических процессов по всей ГГНС осенью [11, 13].

Весной, в марте, нами обнаружено достоверное увеличение объемов ядер (на 45,3%) и ядрышек (на 86,4%), уменьшение ядерно-ядрышкового отношения в НСК супраоптического ядра. Такие же изменения, но менее резкие, выявлены в ПОЯ, еще слабее — в ПВЯ. Эти признаки, а также часто наблюдаемые картины смещения ядрышка к ядерной мембране и выхода ядрышка в цитоплазму характерны для всех интенсивно синтезирующих белки клеток [4, 10, 11]. Увеличение числа клеток Ia типа, наиболее интенсивно синтезирующих нейросекрет, сопровождается нарастанием числа пикноморфных клеток III типа. Подобное явление мы наблюдали весной, при активации ГГНС у сусликов [2—4] и у песчанок [6]. В НСК, их волокнах и терминалях резко уменьшается содержание нейросекреторного вещества, вплоть до его полного исчезновения у некоторых норок в СОЯ и в ЗДГ. Нейросекрет приобретает вид единичных пылевидных бледно окрашенных гранул. Это свидетельствует об усилении процессов эвакуации нейросекрета за пределы ГГНС [11]. Тинкториальные свойства и редукция нейросекрета в СВ при усиленном его поступлении сюда, частота контактов полнокровных сосудов мантийного сплетения с нейросекреторными терминалями во всех слоях СВ, достоверные гипертрофия (на 83%) и гиперплазия (на 44,5%) ядер глыбальных клеток — все эти и другие признаки свидетельствуют в пользу предположения А. Л. Поленова [11] о возможности выведения нейрогормонов и через портальную систему сосудов аденогипофиза. Случай расположения нейросекреторных терминалей между клетками эпидимы дна воронки свидетельствуют, очевидно, о поступлении нейрогормонов не только в кровеносное русло, но и непосредственно в полость III желудочка.

Если некоторые авторы и обнаруживают сезонные изменения активности ГГНС, то, как правило, наблюдая лишь отдельные признаки в некоторых звеньях этой системы. Так, о представителях семейства куньих нам известны три работы: у сунсов [8] выявлено резкое уменьшение содержания нейросекрета в СОЯ и в ПВЯ в период аструса; очень коротко (тезисы) без конкретных морфологических данных говорится о сезонной ритмичности в функционировании нейросекреторных клеток у норок [9]. Третья работа [10] впервые дает подробное описание нейросекреции у норок. Автором исследованы СОЯ и ПВЯ и весной обнаружено увеличение числа клеток Ia типа и редукция нейросекрета в них; с помощью метода автордиографии выявлен более высокий уровень синтеза РНК в этих клетках. Однако сезонных различий в размерах ядер и ядрышек НСК не обнаружено. Нейрогемальные области СВ и ЗДГ в этих работах не исследованы.

Проведенный нами анализ всех тканевых компонентов в каждом звене ГГНС с использованием количественных методик показал, что в весенний период по сравнению с осенью у норок активируется как синтез нейросекрета (увеличение объемов ядер и ядрышек нейросекреторных и глыбальных клеток на 45—86%, увеличение процента клеток Ia и III типов и др.), так и выведение его (изменение тинкториальных свойств нейросекрета, редукция его по всей ГГНС, гиперемия последней). Особенно ярко это проявляется в СОЯ и СВ. Высокая степень активации ГГНС у норок близка к таковой у зимоспящих сусликов (цитометрические показатели, высокий процент пикноморфных клеток и др.) и совпадает с репродуктивным периодом у животных весной [2—4].

По нашим данным, степень функциональной активности ГГНС коррелирует с уровнем активности половой системы норок. Ранее нами выявлено совпадение состояния минимума и максимума степени активности ГГНС и гонад у норок при изменении фотопериодических условий в

ноябре [14]. Деятельность ГГНС связывают с активностью гонад многие исследователи [1—3, 6—8, 10, 11 и др.]. Возможно, нейрогормоны, секретируемые крупноклеточными ядрами гипоталамуса и выводимые весной в нейрогемальных областях СВ (через портальную циркуляцию) и ЭДГ (через общую циркуляцию), оказывают влияние на половую систему животных.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/VI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Suomalainen P. Stress and neurosecretion in the hibernating hedgehog.—Bull. Mus. Comp. Zool., 1960, 124, p. 271—284.
2. Юрисова М. Н. Экологическая гистофизиология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у краснощеких и длиннохвостых сусликов. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1970.
3. Юрисова М. Н. Сезонная динамика состояния гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы у сусликов.— В кн.: Зимняя спячка и сезонные ритмы физиологических функций. Новосибирск, Наука, 1971, с. 8—27.
4. Юрисова М. Н. К вопросу о типах нейросекреторных клеток.— Арх. знат., гистол. и эмбриол., 1973, 65, 8, с. 48—53.
5. Khalil F., Tawfic J. Seasonal changes in the hypothalamo-hypophysial neurosecretory system of desert rodents.—J. Endocrin., 1964, 29, 3, p. 251—254.
6. Шепелева В. К., Бенимодский Ю. С., Юрисова М. Н., Тищенко Н. И. Сезонные изменения некоторых нейроэндокринных функций монгольских песчанок.— В кн.: Адаптация и проблемы общей патологии, т. 3. Новосибирск, 1974, с. 113—115.
7. Popovitch T. V., Tkachev A. V., Ardashev A. A. Seasonal dynamics of the activity of hypothalamo-pituitary system, thyroid and adrenal cortex in lemmings. Proceedings of the VII International Symposium on Neurosecretion «Evolutionary aspects of neuroendocrinology». Leningrad, 1976, s. 128.
8. Hagedoorn J. Hypothalamic neurosecretory activity in relation to the reproductive cycle in the common striped skunk.—Z. Zellforsch., 1966, 75, 1, p. 1—10.
9. Шайхов Р. Т., Мирахмедов А. К. Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система порока в постнатальном онтогенезе.— В кн.: Эволюционные аспекты нейроэндокринологии. Материалы VII Междунар. симпозиума по нейросекреции. Л., 1976, с. 142.
10. Голубица А. Н. Роль ядерного аппарата нейросекреторных клеток в регуляции нормальной циклической функции. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1977.
11. Поленов А. Л. Гипоталамическая нейросекреция. Л., Наука, 1968.
12. Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск. Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1974.
13. Певзнер Л. З. Функциональная биохимия нейроглии. Л., Наука, 1972.
14. Юрисова М. Н., Ключков Д. В. Влияние фотопериодических условий на гипоталамо-гипофизарную нейросекреторную и половую системы норки.— Ж. эвол. биох. и физиол., 1978, 14, 6, с. 559—567.

M. N. Yurisoa, D. V. Klotchkov, Z. N. Yurlova,  
N. V. Akimova

#### MORPHOFUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE HYPOTHALAMO-HYPOPHYSIAL NEUROSECRETORY AND GONADAL SYSTEMS IN AUTUMN AND SPRING IN MINK (*LUTREOLA VISON* SCHREB.)

A cytomorphological analysis of the peptidergic Gomeripositive hypothalamo-hypophysial neurosecretory system (HHNS) of male minks was carried out. A marked seasonal differences in function of HHNS was found. The activity of HHNS was reduced in autumn and increased in spring. The most manifested differences were observed in the supraoptic nuclei and in median eminence. The seasonal increase and reduction of HHNS function corresponded with periods of maximal (spring) and minimal (autumn) sexual activity.

А. Н. ШЕНДЕРОВ, Л. Ю. ПОПОВА

#### ЗАВИСИМОСТЬ МАКСИМАЛЬНОГО УРОВНЯ СВЕЧЕНИЯ *PHOTOBACTERIUM BELOZERSKII* И СТЕПЕНИ ГЛЮКОЗНОЙ РЕПРЕССИИ ЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ В СРЕДЕ ИСТОЧНИКА МИНЕРАЛЬНОГО АЗОТА

Добавление глюкозы в культуральную среду приводит к изменению динамики развития люминесценции *Photobacterium belozerskii* [1, 2]. Глюкоза увеличивает время латентного периода, необходимого для начала возрастания интенсивности свечения бактерий, репрессирует синтез люциферазы, индуцируемый аргинином и пролином. Изменяется и время синтеза люциферазы при добавлении глюкозы в среды, содержащие аргинин или пролин. Однако на среде, содержащей глюкозу в качестве единственного источника углерода и энергии, аргинин и пролин индуцируют практически такой же уровень люминесценции, что и на среде, где вместо глюкозы присутствует глицерин. Весьма вероятно, что отсутствие полной глюкозной репрессии люминесценции связано с тем, что аминокислоты, индуцирующие синтез люциферазы, используются клетками фотобактерий как дополнительные источники азота. Цель настоящей работы — проверить, как увеличение концентрации азота в среде влияет на развитие люминесценции *Ph. beloz.*

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

*Ph. beloz.* получены из коллекции светящихся бактерий Института физики им. Л. В. Киренского. Состав сред, методы измерения свечения и оптической плотности описаны ранее [3]. Отличие применяемых сред от обычных состоит в том, что концентрацию  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  варьировали от 0,5 до 4 г/л. Аргинин добавляли в минимальную среду в количестве 0,2 г/л, глюкозу добавляли в концентрации 2 г/л. Бактерии выращивали в минимальной среде при концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  0,5 г/л в течение ночи, затем засеивали в колбы объемом 250 мл, содержащие 50 мл среды. Бактерии культивировали на термостатированной качалке при 25°C. Аминокислоты и глюкозу добавляли в среды перед посевом бактерий.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика развития люминесценции в зависимости от концентрации фосфорнокислого аммония в минимальной среде и в средах, содержащих аргинин с глицерином или глюкозой, представлена на рис. 1. Как видно из рисунка, с увеличением в минимальной среде концентрации источника минерального азота возрастает максимальный уровень люминесценции. С увеличением концентрации фосфорнокислого аммония с 0,5 до 2 г/л линейно возрастает максимальный уровень интенсивности свечения, после чего достигается плато (рис. 2). На все остальные параметры развития люминесценции концентрация в среде источника азота не влияет. Время латентного периода и время синтеза люциферазы во всех случаях не изменяется. Не меняется и скорость падения люминесценции после достижения максимальной интенсивности свечения. В таком случае, разница в максимальной интенсивности свечения на разных концентрациях  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  может быть объяснена только различием в скорости синтеза люциферазы. Можно предположить, что при концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  меньше чем 2 г/л, скорость синтеза люциферазы лимитируется концентрацией этого источника азота.

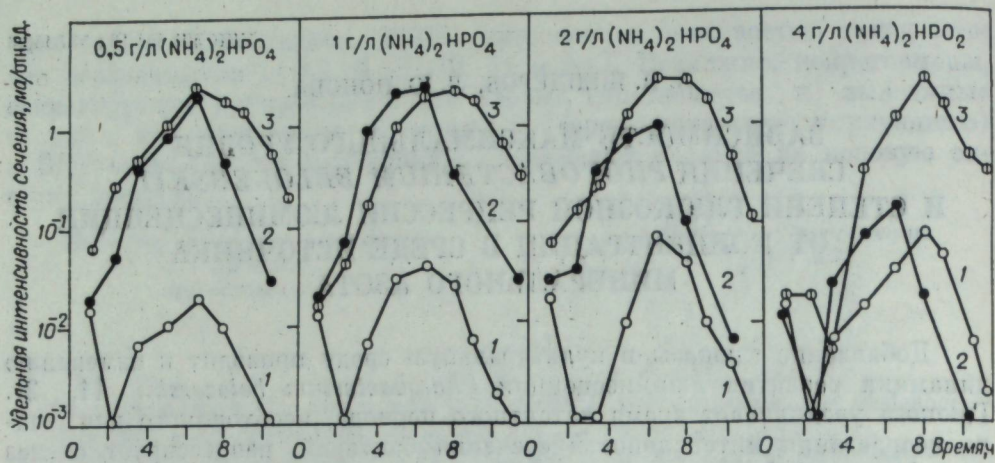


Рис. 1. Динамика изменения удельной интенсивности свечения бактерий в зависимости от концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  и состава среды. 1 — минимальная глицериновая среда; 2 — минимальная глюкозная среда с аргинином; 3 — минимальная глицериновая среда с аргинином.

При индукции люминесценции на минимальной глицериновой среде аргинином концентрация азота не влияет на максимальный уровень интенсивности свечения бактерий, время синтеза люциферазы и скорость падения интенсивности свечения после достижения максимума люминесценции (см. рис. 1).

Таким образом, при индукции люминесценции аргинином максимальный уровень люминесценции не зависит от концентрации источника минерального азота в среде, и можно предположить, что аргинин используется как источник азота. Вероятно, аргинин как источник азота более эффективен, чем  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ . Это следует из того, что плато максимального уровня люминесценции бактерий, растущих на минимальной среде, достигается при концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  2 г/л. Однако при добавлении в минимальную среду 0,2 г/л аргинина уже устанавливается постоянный уровень максимального свечения, не зависящий от концентрации в среде  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ . Необходимо отметить, что в среде с аргинином, при концентрации фосфорнокислого аммония 4 г/л в начальный период наблюдается падение люминесценции, в то время как в остальных случаях синтез люциферазы начинается почти сразу после засева бактерий. Следовательно, повышение концентрации азота в среде увеличивает время латентного периода развития люминесценции и соответственно изменяет динамику накопления аутоиндуктора люминесценции. Это отмечается и на глюкозной среде с аргинином. Вообще при индукции люминесценции аргинином замена глицерина глюкозой приводит к существенным изменениям в динамике развития интенсивности свечения в зависимости от концентрации в среде источника азота (рис. 1). С увеличением концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  в

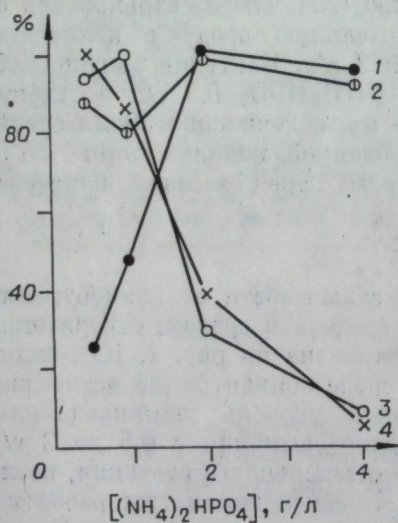


Рис. 2. Зависимость максимального уровня свечения от концентрации в среде  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ .

1 — минимальная глицериновая среда с аргинином; 2 — минимальная среда с аргинином и глюкозой; 3 — минимальная глицериновая среда с аргинином; 4 — минимальная глюкозная среда с аргинином. За 100% для каждой среды взято наибольшее значение максимального уровня свечения.

среде значительно падает максимальный уровень свечения (см. рис. 2). При концентрации фосфорнокислого аммония 4 г/л устанавливается почти такой же уровень свечения, что и на минимальной среде, т. е. аргинин перестает индуцировать синтез люциферазы. Во всех экспериментах на глицериновой среде, как и прежде, время синтеза люциферазы и скорость падения интенсивности свечения после достижения максимальной люминесценции не зависят от концентрации в среде источника азота. Значит, при высоких концентрациях источника минерального азота наблюдается глюкозная репрессия люминесценции; при этом она наблюдается тогда, когда концентрация  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  составляет 2 г/л и больше и не лимитирует развитие люминесценции. Аналогичные данные получены на среде, содержащей глицерин, глюкозу и аргинин (рис. 2).

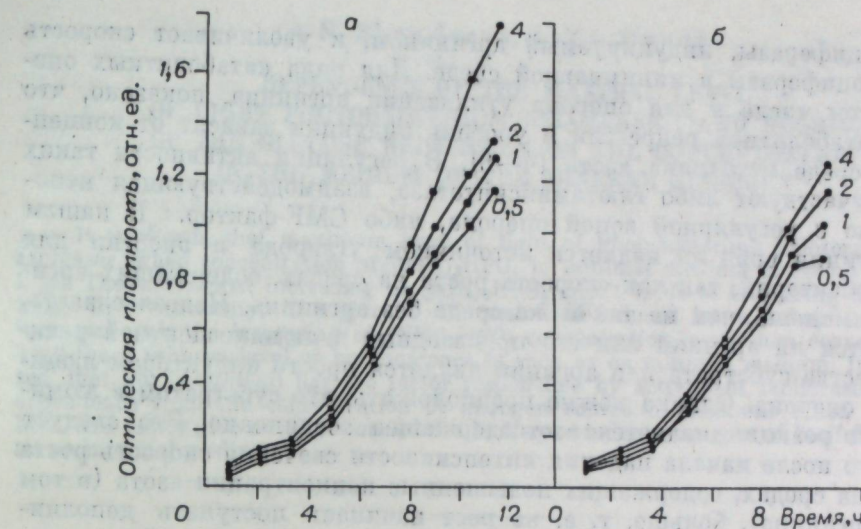


Рис. 3. Динамика роста *Ph. belozerskii* на средах, содержащих разные концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ . а — среда с глицерином; б — среда с глицерином и аргинином; 0,5; 1; 2; 4 — концентрация в среде  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  (в г/л).

Увеличение концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  в среде не сказывается на максимальной скорости роста бактерий (рис. 3). Однако после того как люминесценция бактерий начинает уменьшаться, при больших концентрациях источника азота в среде клетки растут быстрее и стационарная концентрация бактерий устанавливается более высокой. При этом максимальная скорость роста на всех средах, содержащих аргинин, меньше, чем просто на глицериновой или глюкозной средах (см. рис. 3).

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее мы предположили наличие у *Ph. beloz.*, по крайней мере, трех оперонов, ответственных за билюминесценцию. Первый оперон контролирует синтез индуктора люминесценции. Во второй оперон входит ген люциферазы, а третий оперон ответствен за синтез репрессора люциферазного оперона [2]. Как показано выше, с увеличением в культуральной среде концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  меняется только максимальный уровень люминесценции, а время синтеза люциферазы и скорость падения интенсивности свечения после достижения максимума не зависят от концентрации источника минерального азота. Вероятно, от концентрации в среде источника азота зависит только активность люциферазного оперона. Это, в свою очередь, позволяет предположить наличие у *Ph. beloz.* некоего фактора, определяющего активность люциферазного оперона в зависимости от концентрации в среде источника азота. Данный фактор при недостатке азота в среде не позволяет глюкозе полностью репрессировать

синтез люциферазы, индуцируемый аргинином, и увеличивает скорость синтеза люциферазы в минимальной среде. Для ряда катаболитных оперонов, в том числе и для оперона утилизации аргинина, показано, что степень катаболитной репрессии и уровень индукции зависят от концентрации в среде источника азота [4—6]. В регуляции активности таких оперонов участвуют либо глутаминсинтетаза, взаимодействующая непосредственно с регулярной зоной оперона, либо CMF-фактор. В нашем случае аргинин вряд ли является источником углерода и энергии для роста фотобактерий, так как скорость роста на средах, содержащих аргинин, даже меньше, чем на такой же среде без аргинина. Нельзя сказать, используются ли аргинин или его производные в люминесцентной реакции в качестве субстрата или аргинин является просто индуктором люциферазного оперона. Однако можно предположить, что субстратом в люминесцентной реакции является азотсодержащее соединение. Это следует из того, что после начала падения интенсивности свечения скорость роста бактерий на средах, содержащих повышенные концентрации азота (в том числе и аргинина), больше, т. е. на рост начинает поступать дополнительный азот, который использовался люминесцентной системой.

Весьма вероятно, что активность оперона, ответственного за синтез индуктора люминесценции, также зависит от концентрации в среде источника азота, так как при повышенной концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  (4 г/л) на всех средах увеличивается время латентного периода люминесценции. Но чтобы с уверенностью показать зависимость активности данного оперона от концентрации в среде больших доз источника азота, нужны дополнительные исследования.

#### ВЫВОДЫ

Максимальный уровень люминесценции *Ph. beloz.* линейно возрастает при увеличении в минимальной среде концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  от 0,5 до 2 г/л. Дальнейшее увеличение концентрации фосфорнокислого аммония не приводит к увеличению максимальной интенсивности свечения. Глюкозная репрессия люминесценции, индуцируемой аргинином, возрастает с увеличением концентрации  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ , и при концентрации 4 г/л максимальный уровень люминесценции такой же, как и на минимальной среде. Предполагается, что у *Ph. beloz.* существует фактор, ответственный за активность люциферазного оперона в зависимости от концентрации источника азота в среде. При недостатке азота данный фактор не дает глюкозе полностью репрессировать синтез люциферазы, индуцируемый аргинином, и увеличивает скорость синтеза люциферазы на минимальной среде.

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

Поступила в редакцию  
4/VI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Виделец И. Ю., Попова Л. Ю., Шендеров А. Н. Сравнительное изучение регуляции действия генов двух видов фотобактерий. Тез. XIV Международного генетического конгресса, ч. 1. М., 1978, с. 34.
2. Шендеров А. Н., Попова Л. Ю., Виделец И. Ю., 1979. Влияние глюкозы на развитие биoluminesценции, индуцированной аминокислотами, у *Ph. belozerskii* — Изв. Сиб. отд. АН СССР, настоящий номер.
3. Попова Л. Ю., Шендеров А. Н. Генетические исследования *Ph. mandapamensis*. Сообщение I. Получение и описание ауксотрофных и темновых мутантных штаммов. — Генетика, 1979, 15, с. 56—61.
4. Magasanik B., Prival M. I., Brenghtley I. E. et al. Glutamine synthetase as regulator of enzyme synthesis. — In: R. L. Horchker and E. R. Stadtman (ed.) Current topics in cellular regulation, 8. N. Y., Academic press, 1974, p. 119—138.
5. Fredrich B., Magasanik B. Urease of *Klebsiella aerogenes*. Control of the synthesis by glutamine synthetase. — J. Bacteriology, 1977, 131, p. 446—452.
6. Ullmann A., Tiller F., Monod J. — PNAS USA, 1970, 73, p. 3476.

A. N. Shenderov, L. Yu. Popova

#### DEPENDENCE OF THE MAXIMAL LEVEL OF LIGHT PHOTOBACTERIUM BELOZERSKII AND DEGREE OF THE GLUCOSE REPRESSION ON THE CONCENTRATION IN THE MEDIUM OF THE MINERAL NITROGEN

It is shown, that maximum level of light of *Photobacterium belozerskii* linearly increases, when concentration of  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  in minimal medium increases from 0,5 to 2 g/l. The subsequent increasing of  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  doesn't leads to increasing of the maximum light intensity. The glucose repression of induced by arginine luminescence increases with the increasing of  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  concentration, and when concentration is 4 g/l the maximum level of luminescence is such as on minimal medium. It is supposed, that *Ph. belozerskii* has the factor responsible by activity of luciferase operon in dependence from the concentration of nitrogen source in medium. When nitrogen is lack, this factor give not represses of the luciferase induces the rate of luciferase synthesis on minimal medium.

УДК 575.24

А. Н. ШЕНДЕРОВ, Л. Ю. ПОПОВА, И. Ю. ВИДЕЛЕЦ

#### ВЛИЯНИЕ ГЛЮКОЗЫ НА РАЗВИТИЕ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ, ИНДУЦИРОВАННОЙ АМИНОКИСЛОТАМИ, У *PHOTOBACTERIUM BELOZERSKII*

Бактериальная люцифераза катализирует окисление ФМН. $\text{H}_2$  и альдегида молекулярным кислородом. В результате этой ферментативной реакции испускается квант света, что обеспечивает свечение бактерий [1, 2]. Люцифераза у *Ph. belozerskii*, так же как и других видов фотобактерий, является индуцибельным ферментом [3—6]. Для начала синтеза люциферазы необходимо присутствие в среде индуктора, который синтезируется самими клетками фотобактерий [6—8]. В присутствии аутоиндуктора аргинин и пролин увеличивают скорость синтеза люциферазы [3, 7, 8].

Цель настоящей работы — изучение влияния глюкозы на развитие люминесценции у *Ph. belozerskii*. Показано, что глюкоза увеличивает длительность латентного периода, репрессирует синтез люциферазы, индуцируемый аминокислотами, и влияет на продолжительность периода синтеза и на скорость распада люциферазы. Разнообразие действия глюкозы и аминокислот на развитие люминесценции позволяет предположить наличие не менее трех оперонов, ответственных за люминесценцию фотобактерий.

#### МЕТОДИКА

Бактерии, используемые в работе, выделены из морской воды в экваториальной зоне Тихого океана и определены как новый вид *Photobacterium belozerskii* [9].

Среды. Минимальная среда на 1 л дистиллированной воды содержала минеральные соли:  $\text{NaCl}$  — 30 г,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  — 1,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  — 0,2,  $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$  — 6,  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$  — 0,5 г, а также цитрат  $\text{Na}$  — 0,65 г. В качестве источника углерода использовали глицерин — 3 мл/л. Для индукции люминесценции в среду добавляли по 0,2 г/л аминокислот. Глюкозу добавляли в концентрации 2 г/л.

Культивирование фотобактерий проводили в колбах объемом 250 мл, на качалке, при  $t = 25^\circ\text{C}$ . В колбы, содержащие по 50 мл среды, засеивали бактерии, выращенные в течение ночи в жидкой минимальной среде.

Оптическую плотность бактерий определяли фотокалориметрически на ФЭК-56 (синий фильтр). Интенсивность свечения измеряли на установке, описанной ранее [10]. Концентрацию люциферазы оценивали косвенным методом по реакции клеток на экзогенный миристиновый альдегид [3a].

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Прежде чем перейти к изложению результатов, отметим, что у *Ph. belozerskii* интенсивность свечения в любой момент времени и на любой среде не лимитируется концентрацией альдегидного фактора люциферазы. Это следует из того, что после добавления экзогенного миристинового альдегида к суспензии бактерий в момент измерения свечения всегда наблюдается уменьшение интенсивности свечения фотобактерий. При этом степень уменьшения интенсивности свечения после добавления альдегида всегда постоянна (2—5 раз). Следовательно, можно утверждать, что в клетке поддерживается постоянная концентрация альдегидного фактора, а интенсивность свечения бактерий *in vivo* соответствует концентрации люциферазы в клетках бактерий. Поэтому во всех ниже рассмотренных экспериментах об изменениях интенсивности свечения будет говориться как об изменении концентрации люциферазы.

Динамика изменения интенсивности свечения *Ph. belozerskii* в процессе роста имеет общую закономерность независимо от состава среды. Сразу же после засева бактерий в свежую питательную среду в течение некоторого латентного периода интенсивность свечения падает или не изменяется. Затем люминесценция бактерий начинает быстро возрастать со скоростью, значительно превышающей скорость роста клеток. Достигается максимум интенсивности свечения, и после этого люминесценция бактерий вновь падает (рис. 1).

В зависимости от состава среды эти параметры развития люминесценции значительно варьируют. Так, добавление в минимальную среду аспарагина, аргинина и пролина приводит к уменьшению времени латентного периода. Глюкоза, будучи добавленной в минимальную среду, увеличивает время латентного периода и снимает действие аспарагина и пролина, уменьшающих время латентного периода развития люминесценции (см. рис. 1). Время латентного периода у бактерий, растущих на среде, содержащей данные аминокислоты и глюкозу, такое же, как и на минимальной среде.

Во всех независимых экспериментах и во всех повторностях данный эффект действия аминокислот и глюкозы на длительность латентного периода развития люминесценции был постоянен. Глюкоза изменяет не только длительность латентного периода, но и уменьшает максимальный уровень люминесценции бактерий, растущих на всех средах. Наиболее ярко ингибирующее действие глюкозы на синтез люциферазы выражено в среде с аспарагином. Аспарагин увеличивает максимальную концентрацию люциферазы в 10 раз по сравнению с минимальной средой, а на среде с аспарагином и глюкозой люциферазы синтезируется даже меньше, чем на минимальной среде. На среде с аргинином или пролином глюкоза вдвое уменьшает максимальный уровень свечения, который тем не менее значительно выше, чем на минимальной среде.

Аминокислоты и глюкоза влияют не только на уровень максимальной интенсивности свечения, но и на длительность периода синтеза люциферазы и скорость падения свечения после достижения максимума люминесценции. Аргинин и аспарагин продлевают время синтеза люциферазы и уменьшают скорость падения интенсивности свечения по срав-

$I, \text{мкА}; D, \text{отн. ед.}$

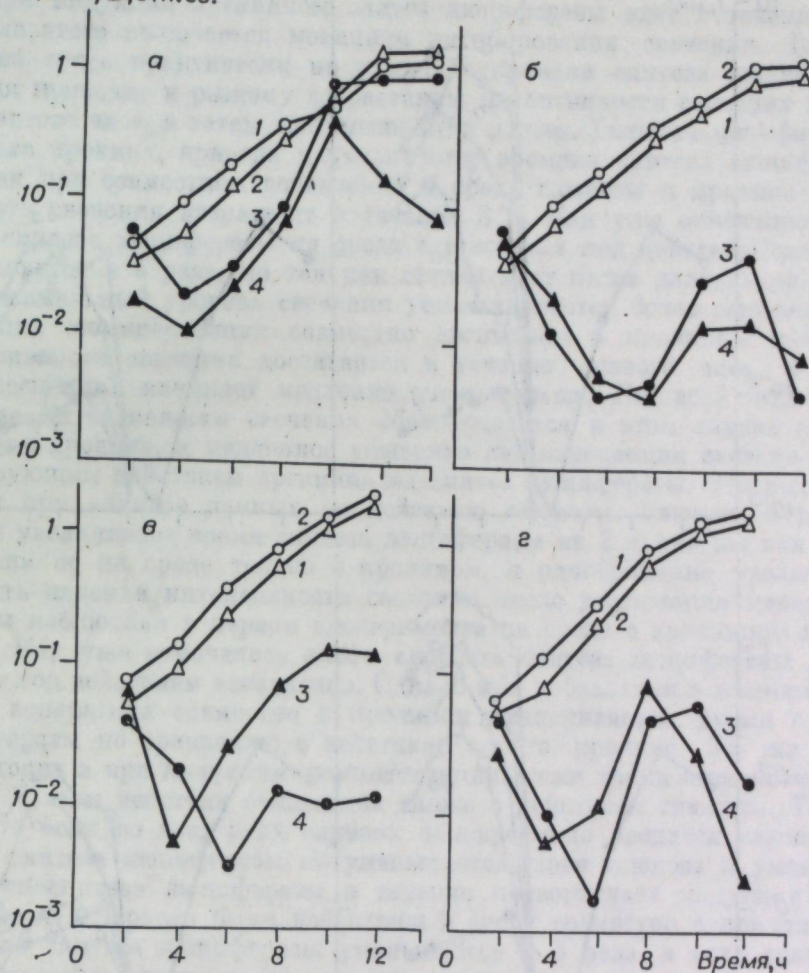


Рис. 1. Динамика роста и развития люминесценции *Ph. belozerskii*. Среда, содержащая аргинин (а), аспарагин (б), пролин (в), минимальная среда (г).

1, 2 — оптическая плотность, 3, 4 — люминесценция, 2, 4 — в среде добавлена глюкоза, 1, 3 — среда без глюкозы. Аминокислоты и глюкозу добавляли в минимальную среду перед посевом бактерий.  $I_{\text{св}}$  — удельная интенсивность свечения (отношение интенсивности свечения суспензии к оптической плотности в данный момент времени).

нению с развитием люминесценции на минимальной среде. Добавление глюкозы в среду с аргинином приводит к уменьшению времени синтеза люциферазы и к значительному увеличению скорости падения люминесценции после достижения максимума интенсивности свечения. На среде с пролином интенсивность свечения возрастает быстрее, чем на минимальной среде, а время достижения максимума интенсивности свечения меньше, т. е. свечение начинает уменьшаться раньше, чем на минимальной среде. Глюкоза сдвигает цикл развития люминесценции на 2 ч.

Несмотря на разнообразие действия глюкозы в развитии люминесценции на средах с различными аминокислотами, она однонаправленно влияет на скорость роста бактерий. В среднем на всех средах, содержащих глюкозу, время генерации уменьшается на 12—17 мин. На среде с аргинином под влиянием глюкозы время генерации уменьшается со 117 до 105 мин, на среде с пролином с 90 до 73, а на среде с аспарагином с 93 до 76 мин. Необходимо отметить, что на среде с аргинином время генерации больше, чем на минимальной среде, где оно равняется 108 мин, а на средах с пролином и аспарагином меньше.

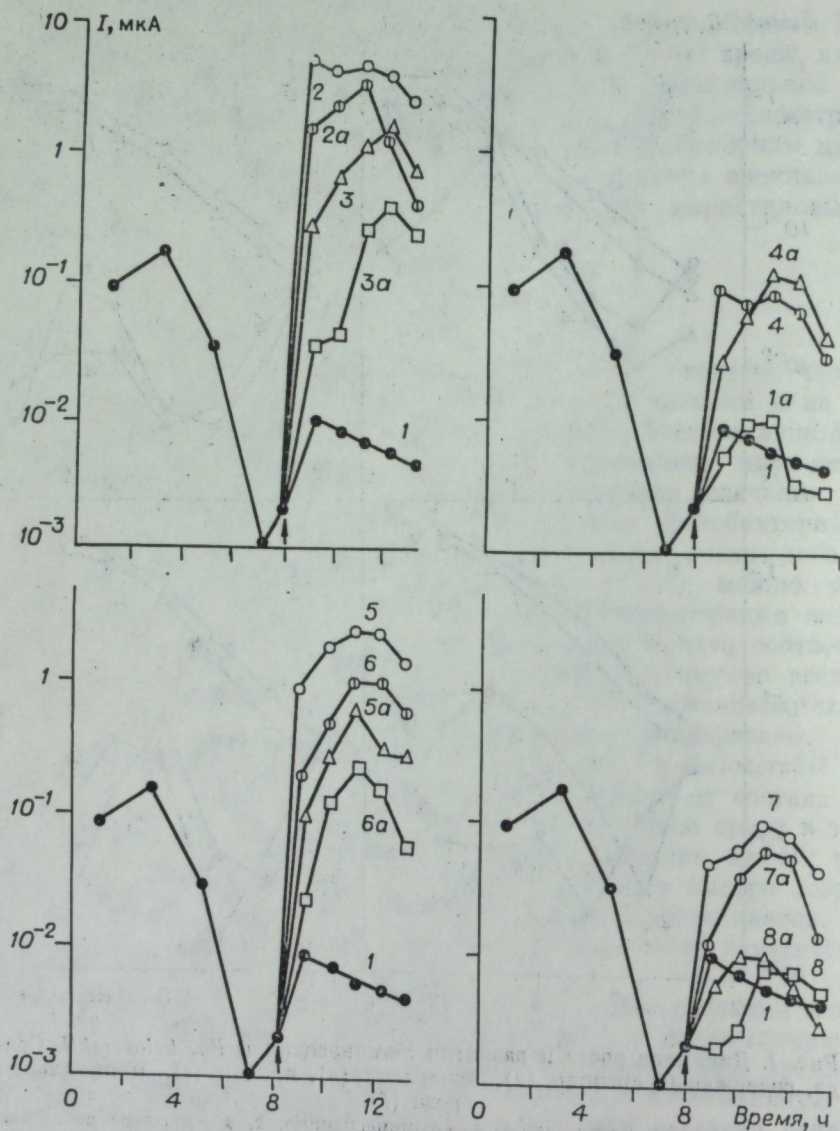


Рис. 2. Динамика изменения интенсивности свечения бактерий после добавления глюкозы и аминокислот. 1 — контрольная среда; 2 — аргинин, пролин и аспарагин; 3 — аргинин; 4 — пролин; 5 — аргинин и пролин; 6 — аргинин и аспарагин; 7 — пролин и аспарагин; 8 — аспарагин. 1a-8a — те же среды с добавками плюс глюкоза. Момент добавления в минимальную среду аминокислот и глюкозы отмечен стрелкой.

В описанном эксперименте аминокислоты и глюкозу добавляли в среду перед засевом бактерий, поэтому трудно выделить, на какой процесс в развитии люминесценции влияют данные вещества: на синтез индуктора люминесценции или непосредственно на синтез люциферазы. В связи с этим, в следующем эксперименте глюкозу и аминокислоты добавляли в минимальную среду тогда, когда бактерии после прохождения латентного периода начинали светиться.

Аргинин и пролин, добавленные в среду в момент начала возрастания свечения, сильно увеличивают скорость синтеза люциферазы (рис. 2). Глюкоза приводит к десятикратному уменьшению скорости синтеза люциферазы, индуцируемой аргинином, и к четырехкратному уменьшению при индукции синтеза люциферазы пролином. Аспарагин действует иначе. Он не увеличивает скорость синтеза люциферазы, но глюкоза в начальный момент времени снижает скорость синтеза люциферазы на среде с аспарагином до уровня меньшего, чем на минимальной среде.

При индукции аргинином синтез люциферазы идет в течение 4 ч, и после этого включается механизм ингибирования свечения. Глюкоза на этой среде практически не изменяет времени синтеза люциферазы. Пролин приводит к резкому возрастанию интенсивности свечения в течение первого часа, а затем люминесценция падает. Глюкоза модифицирует действие пролина, приводя к увеличению времени синтеза люциферазы, так как при совместном добавлении в среду глюкозы и пролина интенсивность свечения возрастает в течение 3 ч. Как уже отмечалось, скорость синтеза люциферазы на среде с пролином под действием глюкозы уменьшается в 4 раза, но так как синтез идет более длительное время, то максимальный уровень свечения устанавливается более высоким. При индукции люминесценции совместно аргинином и пролином максимум интенсивности свечения достигается в течение первого часа, а затем люминесценция начинает медленно уменьшаться. По всей видимости, падение интенсивности свечения обеспечивается в этом случае за счет действия пролина, а медленное убывание люминесценции связано с пролонгирующим действием аргинина на синтез люциферазы. Это подтверждается при анализе данных по действию глюкозы. Глюкоза в данном случае увеличивает время синтеза люциферазы на 2 ч, так же как и при действии ее на среде только с пролином, и одновременно увеличивает скорость падения интенсивности свечения после достижения максимума, что мы наблюдали в первом эксперименте на среде с аргинином и глюкозой. Как уже отмечалось выше, скорость синтеза люциферазы не меняется под действием аспарагина. Однако при добавлении в минимальную среду аспарагина совместно с пролином увеличивается время синтеза люциферазы по сравнению с действием одного пролина. То же самое происходит и при индукции люминесценции всеми тремя аминокислотами сразу. В этом действие аспарагина схоже с действием глюкозы. Тем более, что если во всех этих случаях одновременно вводится глюкоза, то время синтеза люциферазы не уменьшается, хотя глюкоза и уменьшает скорость синтеза люциферазы в течение первого часа индукции. Если глюкоза и аспарагин были добавлены в среду совместно с пролином, то скорость синтеза люциферазы уменьшается в 4 раза, а если совместно с аргинином и пролином, то скорость возрастания интенсивности свечения уменьшается в 10 раз. Точно такой же эффект действия глюкозы на синтез люциферазы наблюдается при индукции люминесценции пролином и аргинином без аспарагина. Итак, добавление глюкозы в среды, содержащие в качестве источника углерода глицерин, приводит к изменению латентного периода люминесценции, скорости и времени синтеза люциферазы, а также скорости падения интенсивности свечения. В связи с этим интересно было оценить динамику развития люминесценции на среде, содержащей в качестве источника углерода только глюкозу.

На среде с глюкозой аргинин и пролин по-прежнему индуцируют синтез люциферазы (рис. 3). Но в отличие от среды с глицерином на глюкозной минимальной среде пролин индуцирует такой же максимальный уровень люминесценции, что и аргинин. На глюкозной среде, содержащей аргинин, интенсивность свечения начинает падать после 4 ч роста бактерий, в то время как на глицериновой среде интенсивность свечения

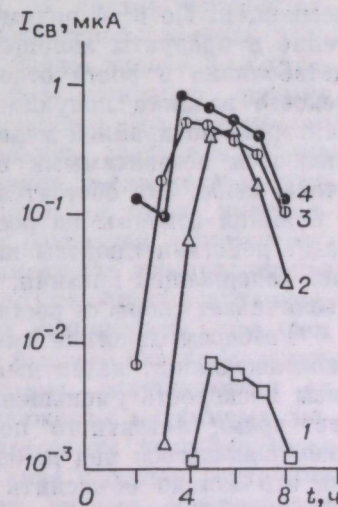


Рис. 3. Влияние аминокислот на развитие люминесценции *Ph. belozerskii* на среде с глюкозой.

1 — глюкозная среда; 2 — пролин; 3 — аргинин; 4 — аргинин и пролин. Аминокислоты добавляли в среду перед засевом бактерий.



возрастает значительно дольше. На среде с пролином и глюкозой время достижения максимума интенсивности свечения увеличивается по сравнению с временем синтеза люциферазы на среде с пролином и глицерином. Если вместо глицерина в качестве источника углерода используется глюкоза, то отсутствует мультипликативный эффект совместного действия аргинина и пролина на индукцию люциферазы. Таким образом, использование глюкозы в качестве основного источника углерода не приводит к полной репрессии синтеза люциферазы и эффект глюкозной среды на развитие люминесценции схож с действием глюкозы, добавленной к минимальной глицериновой среде.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В развитии люминесценции *Ph. belozerskii*, так же как и других видов фотобактерий, можно выделить три стадии: 1. В течение 2—3 клеточных поколений наблюдается латентный период в развитии люминесценции. 2. В последующие 2—4 поколения люминесценция быстро возрастает со скоростью, намного превосходящей скорость роста бактерий. 3. Далее люминесценция падает, хотя рост бактерий продолжается.

Предполагается, что первый латентный период связан с тем, что в это время происходит синтез аутоиндуктора люциферазного оперона. Люциферазный же оперон начинает транскрибироваться только после достижения критической концентрации аутоиндуктора в культуральной среде. Второй период развития люминесценции обусловлен непосредственным синтезом люциферазы. Величина достигаемого максимума люминесценции определяется скоростью синтеза люциферазы и длительностью этого процесса. Падение интенсивности свечения может быть обусловлено либо разрушением люциферазы, либо увеличением концентрации ингибитора люциферазы. Такой ингибитор был выделен из *Photobacterium mandapamensis* [11].

После засева бактерий в свежую питательную среду до начала возрастания интенсивности свечения проходит несколько циклов деления бактериальных клеток, и их рост продолжается после затухания люминесценции. По всей видимости, это свидетельствует о том, что само свечение и продукты люциферазной реакции нужны не для поддержания метаболизма и роста отдельной клетки бактерий, а для обеспечения некоего важного популяционного признака. Вообще рост и свечение бактерий, по крайней мере для данного вида фотобактерий, скорее всего являются независимыми процессами, и если связаны между собой, то очень слабо. Это обстоятельство следует из приведенных выше данных о влиянии глюкозы на рост и свечение бактерий. Несмотря на разнообразие действия глюкозы на параметры развития люминесценции на средах, содержащих аргинин, пролин и аспарагин, глюкоза всегда одинаково увеличивает скорость роста бактерий.

Разберем действие аминокислот и глюкозы на параметры развития люминесценции: латентный период, скорость и время синтеза люциферазы и скорость уменьшения интенсивности свечения. Глюкоза увеличивает время латентного периода начала возрастания люминесценции, уменьшающегося под действием пролина, аспарагина и аргинина. Видимо, это можно объяснить тем, что данные аминокислоты индуцируют синтез аутоиндуктора люциферазы, а глюкоза репрессирует его, т. е. процесс синтеза индуктора люциферазы является регулируемым и подвержен кatabолитной репрессии. Вместе с тем на *Ph. ficsheri* и *Beneskea harveyi* показано, что синтез аутоиндуктора конститутивен и свечение начинает возрастать после достижения в культуре определенной численности бактерий, а начало люминесценции не зависит от состава среды [7].

На некоторых видах фотобактерий показано, что люцифераза входит в оперон кatabолитной репрессии [12, 13]. На основании наших данных,

то же самое можно сказать и для *Ph. belozerskii*. Синтез люциферазы *Ph. belozerskii* начинается только в присутствии аутоиндуктора, ускоряется под влиянием пролина и аргинина и репрессируется глюкозой. Данные аминокислоты независимо влияют на активность люциферазного оперона, так как при совместном действии аргинина и пролина скорость синтеза люциферазы увеличивается мультипликативно, а глюкоза в разной степени репрессирует синтез люциферазы, ускоряемый действием аргинина и пролина. Аспарагин не влияет на активность люциферазного оперона. По-видимому, индуцирующее действие аспарагина на синтез люциферазы связано только с влиянием аспарагина на синтез индуктора люциферазного оперона. В таком случае системы, ответственные за синтез индуктора и люциферазы, должны входить в разные опероны. Имеет смысл предположить наличие еще по крайней мере одного оперона, ответственного за регуляцию биолюминесценции. Это следует из анализа данных о регуляции времени, в течение которого увеличивается интенсивность свечения, и скорости уменьшения люминесценции после достижения максимума. Существование максимальной интенсивности свечения в процессе развития люминесценции фотобактерий говорит о том, что в данный момент времени должны либо уравновеситься процессы синтеза и распада люциферазы, либо прекратиться синтез люциферазы. Первое предположение маловероятно, так как одновременно синтезировать и разрушать белок энергетически не выгодно для клетки. Наиболее вероятно то, что в момент достижения максимума свечения прекращается синтез люциферазы. Тогда мы должны предположить существование репрессора люциферазного оперона, потому что любой индуцибельный кatabолитный оперон имеет репрессор. По-видимому, синтез этого репрессора ингибируется аргинином, так как при добавлении аргинина в минимальную среду увеличивается длительность периода синтеза люциферазы. Пролин, значительно сокращая время синтеза люциферазы, индуцирует синтез репрессора люциферазного оперона. Глюкоза снимает индуцирующее действие пролина и ингибирующее действие аргинина, либо при одновременном добавлении аргинина и глюкозы время синтеза люциферазы сокращается, а при одновременном добавлении пролина и глюкозы увеличивается. Возможно, что оперон, ответственный за синтез репрессора, так же как и два предыдущих оперона люминесцентной системы, чувствителен к кatabолитной репрессии. Аспарагин также влияет на синтез репрессора люциферазного оперона. Похоже, что аспарагин снимает индуцирующее действие пролина на синтез репрессора. Это следует из того, что при совместном добавлении в минимальную среду аспарагина и пролина, а также аспарагина, пролина и аргинина увеличивается длительность периода синтеза люциферазы. Сам аспарагин также увеличивает время синтеза люциферазы по сравнению с развитием люминесценции на минимальной среде. После достижения максимума люминесценции свечение бактерий быстро уменьшается. Скорость уменьшения интенсивности свечения коррелирует с временем синтеза люциферазы, т. е. чем раньше начинается падение люминесценции, тем быстрее оно происходит.

Таким образом, весьма вероятно, что система, ответственная за уменьшение интенсивности свечения, после достижения максимума люминесценции либо входит в один оперон с репрессором люциферазного оперона, либо регулируется сходным образом. Такая сложная регуляция развития люминесценции в природных условиях, видимо, обеспечивает поддержание в популяции *Ph. belozerskii* необходимого уровня свечения и его быстрое уменьшение в определенный момент времени.

#### ВЫВОДЫ

Динамика развития люминесценции *Ph. belozerskii* в процессе периодического культивирования проходит три стадии: 1) латентный период,

в течение которого интенсивность свечения падает или не изменяется; 2) синтез люциферазы; 3) уменьшение активности люциферазы или ее деградация.

Аргинин, пролин и аспарагин уменьшают время латентного периода, но глюкоза снимает действие аминокислот на синтез индуктора люминесценции. Глюкоза в 10 раз репрессирует синтез люциферазы, индуцируемый аргинином, и в 4 раза репрессирует синтез, индуцируемый пролином. Аргинин продлевает время синтеза люциферазы. Глюкоза снимает пролонгирующее действие аргинина на синтез люциферазы, уменьшая время синтеза и увеличивая скорость падения интенсивности свечения. Пролин одновременно индуцирует синтез люциферазы и в то же время быстрый спад люминесценции. Глюкоза и аспарагин продлевают время синтеза люциферазы при индукции люминесценции пролином. Пролин, аргинин и глюкоза участвуют в регуляции всех процессов, связанных с развитием биoluminesценции *Ph. belozerskii*, а аспарагин только в регуляции индуктора и репрессора люциферазного оперона. Можно предположить, что за развитие биoluminesценции *Ph. belozerskii* ответственны по крайней мере три оперона, связанные между собой взаимной регуляцией.

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

Поступила в редакцию  
21/IV 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Hastings J. W., Nealson K. H. Bacterial bioluminescence.— *Ann. rev. microbiol.*, 1977, 31, p. 549—595.
2. Dunn D. K., Michaliscyn G. A., Rogacki I. T., Meigen E. H. Conversion of aldehyde to acid in the bacterial bioluminescent reaction.— *Biochem.*, 1973, 42, p. 4911—4918.
3. Виделец И. Ю., Попова Л. Ю., Шендеров А. Н. Сравнительное изучение действия генов люминесцентной системы двух видов фотобактерий.— *Тр. XIV МКК*, ч. 1. М., 1978, 34 с.
- 3а. Шендеров А. Н., Попова Л. Ю., Виделец И. Ю. Регуляция развития люминесценции *Photobacterium belozerskii*. Красноярск. Препринт ИФСО-106Ф, 1979, 54 с.
4. Coffey F. I. Inducible synthesis of bacterial luciferase, specificity, kinetics of induction.— *J. Bacteriol.*, 1967, 94, p. 1638—1647.
5. Nealson K. H., Platt I., Hastings J. W. Cellular control of the synthesis and activity of the bacterial luminescence system.— *J. Bacteriol.*, 1970, 104, p. 313—320.
6. Eberhard A. Inhibition and activation of bacterial luciferase.— *J. Bacteriol.*, 1972, 109, p. 1101—1105.
7. Nealson K. H. Factors controlling the appearance of spontaneous dark mutants of luminous bacteria.— *Arch. microbiol.*, 1977, 112, p. 73—79.
8. Waters C. A., Hastings J. W. Mutants of luminous bacteria with an altered control of luciferase synthesis.— *J. Bacteriol.*, 1977, 131, p. 519—520.
9. Чумакова Р. И. и др. Состав ДНК и таксономия светящихся бактерий.— *Микробиология*, 1972, 41, с. 613—620.
10. Попова Л. Ю., Шендеров А. Н. Генетические исследования *Ph. mand.* Сообщения 1. Получение и описание ауксотрофных и темновых мутантных штаммов.— *Генетика*, 1979, 15, с. 56—61.
11. Кратасюк Г. А., Кратасюк В. А., Шендеров А. Н., Фиш А. М. Выделение из клеток *Phot. sp.* ингибитора люминесцентной реакции светящихся бактерий.— *Бюл. АН СССР*, 1978, 43, с. 1369—1376.
12. Nealson K. N., Eberhard J. W., Hastings J. W. Catabolic repression of bacterial bioluminescence: functional implication.— *PNAS*, 1973, 69, 1073—1076.
13. Ruby E. G., Nealson K. H. Symbiotic associations of *Photobacterium Fisheri* with the marine luminous fish *Monocentris japonica*: a model of symbiosis based on bacterial staries.— *Biol. Bull.*, 1976, 151, p. 574—586.

A. N. Shenderov, L. Yu. Popova, I. Yu. Videlets

#### THE INFLUENCE OF GLUCOSE ON THE BIOLUMINESCENCE DEVELOPMENT AFTER AMINOACIDS INDUCTION IN PHOTOBACTERIUM BELOZERSKII

The dynamic of luminescence of *Ph. belozerskii* in the processes of the periodical cultivation has three stages: latent period, in this period the light intensity falls or not changes; the synthesis of luciferase; the decreasing of luciferase activity or its degradation.

Arginin, proline and asparagin decrease the time of latent period, but glucose takes off the aminoacids action on the synthesis of luminescence inductor.

Glucose decreases the rate of luciferase synthesis about 10 when inducing the luminescence by arginine and about 4 when prolin. We have assumed the luciferase to be included in the operon of catabolitic repression, prolin and arginine induce it independently. Arginine prolongs the time of luciferase synthesis. Glucose takes off the prolongation action of arginine on the luciferase synthesis and decreases the time of its synthesis and increases the rate of decreasing of light intensity. Proline induces the luciferase synthesis and decreases the time of luciferase synthesis simultaneously. Glucose and asparagin prolong the time of luciferase synthesis when proline induces the luminescence. We have supposed that the synthesis of repressor of luciferase operon begins in the moment of achievement of the maximum of the luminescence, and there is an operon which controls the synthesis of repressor and asparagin, proline, arginine and glucose take part in regulation of this operon. We have assumed three operons to be responsible for the development of luminescence. These three operons are connected with mutual regulation.

УДК 582.26 : 581.1.036

Е. Н. ЗАВОРУЕВА, Г. М. ТЕРЕШКОВА, В. Н. БЕЛЯНИН

#### СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ТЕМНОУСТОЙЧИВОСТИ ПИГМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ ЗЕЛЕННЫХ И СИЗЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Темновые условия оказывают существенное влияние на структурные и функциональные показатели фотосинтезирующих организмов [1—4]. В условиях длительной темноты в фототрофных клетках идет не только расход эндогенных веществ, но и возникают значительные изменения в количественном и качественном составе пигментов. Реакция фотосинтетического аппарата растений, в том числе и пигментов, на длительное затемнение изучалась в работах [5, 6].

Из литературных данных [2, 4, 7] следует, что пигментный аппарат водорослей обладает наибольшей устойчивостью к длительному затемнению. В первые сутки темноты у этих фототрофов происходит накопление пигментов, поэтому для более точного количественного описания процесса последующей утилизации лучистой энергии клетками представляет интерес нахождение его максимального содержания в этих условиях.

В данной работе исследовали изменения пигментов в темноте у водорослей, отличающихся по систематическим и экологическим признакам.

#### МЕТОДИКА

В качестве объектов исследования были выбраны две сизозеленые водоросли: *Synechococcus elongatus* (оптимальные температуры роста 53 ÷ 58°C), *Spirulina platensis* (35 ÷ 36°C) и две зеленые: *Chlorella vulgaris* (36 ÷ 38°C) и морская флагеллята *Platymonas viridis* (24 ÷ 26°C), имеющие существенные отличия по структурной организации пигментных систем.

Предварительно водоросли выращивались на люминистате (облученность 30 Вт/м<sup>2</sup> ФАР) в периодическом режиме при оптимальных (несветовых) условиях для каждой водоросли. В опытах использовались культуры с оптической плотностью  $\Delta D_{680} = 0,33$  ( $\Delta D_{680} = D_{680} - D_{730}$ ). При достижении стационарного состояния водоросли помещались в темноту при температурах 20, 9, 5°C.

Экстракция пигментов водорослей проводилась 90%-ным ацетоном [8]. Содержание хлорофиллов *a* и *b* ( $C_a, C_b$ ) вычислялось по формулам Жефрея [9], каротиноидов ( $C_k$ ) — по формуле Ветштейна [10]. У синезеленых водорослей концентрация хлорофилла *a*, в получаемом ацетоноспиртовом растворе рассчитывалась по формуле, приведенной в работе [8].

Содержание пигментов в биомассе водорослей находилось на 1 г сухого вещества [11] после двукратной промывки сырой биомассы дистиллированной водой. Для определения прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса в клетках водорослей использовался 60%-ный водный ацетон [12].

Удельные коэффициенты поглощения клеточного хлорофилла *a* ( $K_a$ ) и биомассы водорослей ( $K_b$ ) определялись по соотношениям

$$K_a = \frac{\Delta D_{680}}{C_a \cdot d} = \frac{\Delta D_{680} \cdot 10^{-1}}{\gamma} \text{ м}^2/\text{г}, \quad K_b = \frac{D_i}{\rho} \text{ м}^2/\text{г},$$

где  $C_a$  — объемная концентрация хлорофилла *a* в суспензии (мг/см<sup>3</sup>);  $\gamma$  — поверхностная концентрация хлорофилла *a* в суспензии (г/м<sup>2</sup>);  $D_i$  — интегральная оптическая плотность (3-сантиметрового) слоя суспензии водорослей для области ФАР [13];  $\rho$  — концентрация сухой биомассы (г/м<sup>2</sup>);  $d$  — толщина слоя суспензии в фотометрической кювете (см.). Среднее содержание хлорофилла *a* в 1 г сухой биомассы ( $\beta$ ) вычислялось по формулам, приведенным в работе [14].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика удельного содержания хлорофилла *a* в биомассе клеток четырех видов водорослей представлена на рисунке. За 4–5 суток темнового содержания при температуре 9° концентрация хлорофилла *a* у хлореллы возросла максимально на 22,6% относительно исходного значения (до темнового периода). В последующие дни темновой инкубации наблюдалось ее снижение.

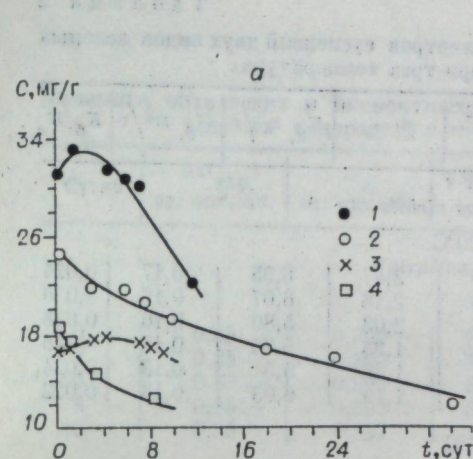
У морской водоросли *Platymonas viridis* в начале темновой инкубации при температуре 9° (см. рисунок) содержание хлорофилла *a* оставалось без изменения. При температуре 5° у этой водоросли в первые сутки темноты хлорофилл *a* и каротиноиды увеличивались (табл. 1). После 35 суток количество желтых пигментов уменьшилось на 22,8%, хлорофилла *a* — на 41,7%.

Из литературных данных следует, что каротиноиды в темноте у разных видов водорослей изменяются по-разному: у синезеленых водорослей идет более сильное их разрушение [2], у зеленой водоросли хлореллы

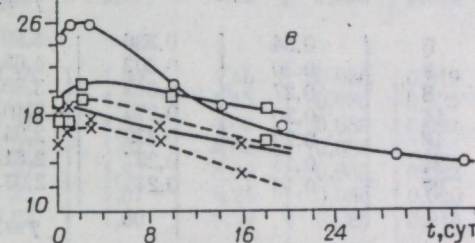
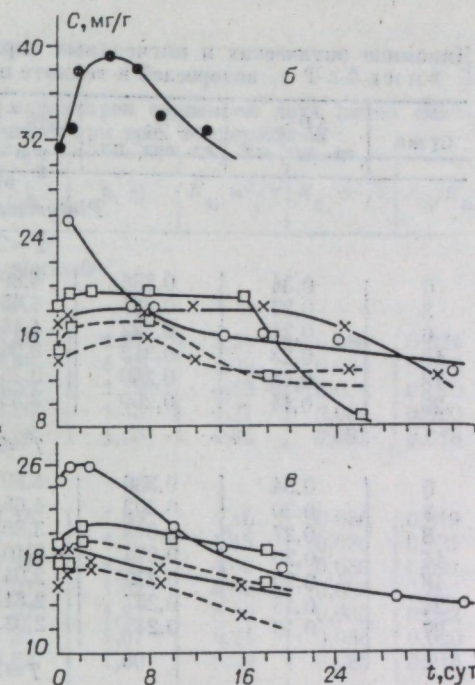
Таблица 1

Содержание пигментов в сухой биомассе клеток *Platymonas viridis* в течение темнового периода при трех температурах

| Сутки | Хлорофиллы |          |            |       | Сутки | Хлорофиллы |          |            |       | Сутки | Хлорофиллы |          |            |       |
|-------|------------|----------|------------|-------|-------|------------|----------|------------|-------|-------|------------|----------|------------|-------|
|       | <i>a</i>   | <i>b</i> | <i>a/b</i> | $C_k$ |       | <i>a</i>   | <i>b</i> | <i>a/b</i> | $C_k$ |       | <i>a</i>   | <i>b</i> | <i>a/b</i> | $C_k$ |
|       | 5°         |          |            |       |       | 9°         |          |            |       |       | 25°        |          |            |       |
| 0     | 24,65      | 10,55    | 2,34       | 13,43 | 0     | 24,65      | 10,55    | 2,34       | 13,34 | 0     | 24,65      | 10,55    | 2,34       | 13,34 |
| 1     | 26,22      | 10,72    | 2,40       | 13,56 | 3     | 23,52      | 6,70     | 3,51       | 12,18 | 3     | 21,84      | 9,70     | 2,34       | 13,01 |
| 10    | 20,82      | 6,88     | 3,10       | 10,84 | 8     | 19,22      | 7,70     | 2,49       | 10,90 | 6     | 21,82      | 8,36     | 2,60       | 11,43 |
| 18    | 15,38      | 8,01     | 1,90       | 10,55 | 18    | 15,76      | 9,97     | 2,27       | 9,02  | 10    | 19,31      | 7,76     | 2,48       | 7,03  |
| 35    | 14,38      | 7,63     | 1,80       | 10,44 | 27    | 10,88      | 6,36     | 1,72       | 7,20  | 35    | 11,89      | 6,86     | 1,73       | 6,46  |



Динамика содержания хлорофилла *a* (—) и хлорофилл-белково-липидного комплекса (---) в биомассе водорослей (расчет на 1 г сухой биомассы) в темновых условиях для хлореллы (1), платимонасы (2), спирулины (3) и синехококкуса (4) при температурах 20 (а), 9 (б), 5°C (в).



разрушение каротиноидов происходит на одном уровне с хлорофиллом *a* [15], а у морской водоросли *Platymonas viridis* желтые пигменты оказались более устойчивыми по сравнению с зеленым пигментом. В наших опытах с повышением температуры (для хлореллы — до 20°, для платимонасы — до 25°) наблюдалась аналогичная картина. В клетках хлореллы количество хлорофилла *a* на вторые сутки увеличилось на 4,9%, в клетках платимонасы происходило его уменьшение, которое на третьи сутки составило 11,4%.

Содержание хлорофилла *b* при затемнении изменилось незначительно (см. табл. 1). Разрушение хлорофилла *a* опережало разрушение хлорофилла *b*, поэтому отношение *a/b* уменьшалось. Эти данные хорошо согласуются с литературными, указывающими на сравнительно большую устойчивость хлорофилла *b* по сравнению с хлорофиллом *a* in vivo как в условиях интенсивного освещения [16], так и в темноте [17].

У синезеленых водорослей содержание хлорофилла *a* в первые сутки темноты при низкой температуре (5°, 9°) несколько возрастало (см. рисунок), а затем (у спирулины до 18 сут, у синехококкуса до 16 сут) стабилизировалось. В дальнейшем, однако, наблюдалось его снижение, отличающееся по характеру от зеленых водорослей, что видно по углам наклона кривых, отражающих ход процесса деструкции пигментов. Следует заметить, что в первые 8 суток темноты при низких температурах у спирулины (и за трое суток у синехококкуса) доля слабосвязанной фракции хлорофилла снижалась, что указывало на повышение устойчивости данного комплекса (см. рисунок). Дальнейшая инкубация клеток приводила к ослаблению хлорофилл-белково-липидных связей. При температуре 20° устойчивость комплекса падала в первые же сутки.

У синезеленых водорослей наименее устойчивым пигментом является фикобилин. Так, во всех опытах прежде всего наблюдался выход из клеток этого пигмента. Имеются предположения, что у синезеленых водорослей в качестве легкоомобилизуемого источника азота в темноте выступают фикобилины [1]. Вероятно, этим объясняется быстрое его снижение в клетках спирулины и синехококкуса.

Важнейшей характеристикой физико-химического состояния пигментной системы водорослей служит удельный коэффициент поглощения

Таблица 2

Динамика оптических и пигментных параметров суспензий двух видов зеленых водорослей в темноте при трех температурах

| Сутки                     | $\Delta D_{680}$ ,<br>ед. опт. пл. | $D_i$ ,<br>ед. опт. пл. | $\nu \cdot 10^{-2}$ ,<br>г/м <sup>2</sup> | $\beta$ , % | $K_a$ , м <sup>2</sup> /г | $K_b$ , м <sup>2</sup> /г | $K_b/K_a$ |
|---------------------------|------------------------------------|-------------------------|---|-------------|---------------------------|---------------------------|-----------|
| <i>Platymonas viridis</i> |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| T=20°C                    |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,34                               | 0,336                   | 4,89                                      | 2,47        | 6,95                      | 0,17                      | 0,024     |
| 3                         | 0,27                               | 0,327                   | 4,45                                      | 2,18        | 6,07                      | 0,16                      | 0,026     |
| 6                         | 0,24                               | 0,322                   | 4,14                                      | 2,03        | 5,80                      | 0,16                      | 0,028     |
| 10                        | 0,23                               | 0,312                   | 3,94                                      | 1,93        | 5,84                      | 0,15                      | 0,026     |
| 18                        | 0,18                               | 0,260                   | 3,28                                      | 1,68        | 5,5                       | 0,13                      | 0,024     |
| 25                        | 0,14                               | 0,260                   | 2,32                                      | 1,19        | 6,03                      | 0,13                      | 0,022     |
| T=9°C                     |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,34                               | 0,336                   | 4,89                                      | 2,47        | 6,95                      | 0,17                      | 0,024     |
| 3                         | 0,30                               | 0,302                   | 4,65                                      | 2,35        | 6,45                      | 0,15                      | 0,023     |
| 8                         | 0,27                               | 0,313                   | 3,80                                      | 1,92        | 7,10                      | 0,16                      | 0,023     |
| 14                        | 0,20                               | 0,274                   | 3,10                                      | 1,59        | 6,45                      | 0,14                      | 0,022     |
| 18                        | 0,20                               | 0,279                   | 2,94                                      | 1,58        | 6,80                      | 0,15                      | 0,023     |
| 24                        | 0,18                               | 0,257                   | 2,81                                      | 1,51        | 6,41                      | 0,14                      | 0,022     |
| 27                        | 0,16                               | 0,245                   | 2,03                                      | 1,09        | 7,88                      | 0,13                      | 0,017     |
| T=5°C                     |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,34                               | 0,336                   | 4,89                                      | 2,47        | 6,95                      | 0,17                      | 0,024     |
| 1                         | 0,34                               | 0,325                   | 5,66                                      | 2,62        | 6,00                      | 0,15                      | 0,025     |
| 3                         | 0,34                               | 0,331                   | 5,28                                      | 2,59        | 6,44                      | 0,16                      | 0,025     |
| 10                        | 0,27                               | 0,313                   | 4,24                                      | 2,08        | 6,37                      | 0,15                      | 0,024     |
| 14                        | 0,26                               | 0,305                   | 3,86                                      | 1,89        | 6,74                      | 0,15                      | 0,022     |
| 18                        | 0,21                               | 0,289                   | 2,96                                      | 1,54        | 7,09                      | 0,15                      | 0,021     |
| 35                        | 0,18                               | 0,261                   | 2,78                                      | 1,45        | 6,47                      | 0,14                      | 0,022     |
| <i>Chlorella vulgaris</i> |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| T=20°C                    |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,33                               | 0,321                   | 5,47                                      | 3,20        | 6,03                      | 0,19                      | 0,032     |
| 2                         | 0,33                               | 0,321                   | 5,75                                      | 3,36        | 5,75                      | 0,19                      | 0,033     |
| 5                         | 0,32                               | 0,289                   | 5,49                                      | 3,21        | 5,83                      | 0,17                      | 0,029     |
| 6                         | 0,30                               | 0,291                   | 5,35                                      | 3,13        | 5,60                      | 0,17                      | 0,030     |
| 7                         | 0,29                               | 0,291                   | 5,25                                      | 3,07        | 5,53                      | 0,17                      | 0,031     |
| 12                        | 0,23                               | 0,254                   | 3,83                                      | 2,24        | 6,00                      | 0,15                      | 0,025     |
| T=9°C                     |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,33                               | 0,321                   | 5,47                                      | 3,20        | 6,03                      | 0,19                      | 0,032     |
| 1                         | 0,33                               | 0,329                   | 5,64                                      | 3,30        | 5,79                      | 0,19                      | 0,033     |
| 2                         | 0,33                               | 0,329                   | 6,63                                      | 3,88        | 4,98                      | 0,19                      | 0,038     |
| 5                         | 0,33                               | 0,329                   | 6,70                                      | 3,92        | 4,92                      | 0,19                      | 0,039     |
| 7                         | 0,33                               | 0,329                   | 6,57                                      | 3,84        | 5,02                      | 0,19                      | 0,038     |
| 9                         | 0,32                               | 0,297                   | 6,10                                      | 3,57        | 5,24                      | 0,17                      | 0,032     |
| 13                        | 0,32                               | 0,296                   | 5,69                                      | 3,33        | 5,62                      | 0,17                      | 0,030     |
| T=5°C                     |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                         | 0,33                               | 0,300                   | 3,26                                      | 2,22        | 10,00                     | 0,20                      | 0,020     |
| 1                         | 0,33                               | 0,305                   | 3,79                                      | 2,43        | 8,71                      | 0,20                      | 0,023     |
| 4                         | 0,32                               | 0,303                   | 4,01                                      | 2,57        | 7,98                      | 0,19                      | 0,024     |
| 8                         | 0,30                               | 0,291                   | 5,08                                      | 3,48        | 5,91                      | 0,20                      | 0,034     |
| 19                        | 0,18                               | 0,214                   | 5,10                                      | 2,98        | 3,51                      | 0,13                      | 0,037     |

клеточного хлорофилла  $a$  ( $K_a$ , м<sup>2</sup>/г). Знание величины этого коэффициента позволяет также определять концентрацию хлорофилла в соответствующих условиях опыта по оптической плотности слоя суспензии клеток в максимуме поглощения при 680 нм. Значения оптической плотности следует измерять относительно  $D_{730}$  на спектре поглощения суспензии, чтобы снизить ошибку определения концентрации хлорофилла.

Таблица 3

Динамика оптических и пигментных параметров суспензий двух видов синезеленых водорослей в темноте при трех температурах

| Сутки                          | $\Delta D_{680}$ ,<br>ед. опт. пл. | $D_i$ ,<br>ед. опт. пл. | $\nu \cdot 10^{-2}$ ,<br>г/м <sup>2</sup> | $\beta$ , % | $K_a$ , м <sup>2</sup> /г | $K_b$ , м <sup>2</sup> /г | $K_b/K_a$ |
|--------------------------------|------------------------------------|-------------------------|---|-------------|---------------------------|---------------------------|-----------|
| <i>Spirulina platensis</i>     |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| T=5°C                          |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,35                               | 0,399                   | 8,86                                      | 1,87        | 3,95                      | 0,084                     | 0,021     |
| 1                              | 0,35                               | 0,399                   | 8,96                                      | 1,89        | 3,90                      | 0,084                     | 0,022     |
| 3                              | 0,35                               | 0,399                   | 8,48                                      | 1,79        | 4,13                      | 0,084                     | 0,020     |
| 9                              | 0,35                               | 0,399                   | 8,20                                      | 1,73        | 4,27                      | 0,084                     | 0,020     |
| 16                             | 0,35                               | 0,387                   | 7,58                                      | 1,60        | 4,62                      | 0,082                     | 0,018     |
| T=9°C                          |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,32                               | 0,378                   | 7,18                                      | 1,64        | 4,46                      | 0,086                     | 0,019     |
| 1                              | 0,32                               | 0,377                   | 7,71                                      | 1,76        | 4,15                      | 0,086                     | 0,021     |
| 8                              | 0,32                               | 0,378                   | 7,97                                      | 1,82        | 4,02                      | 0,086                     | 0,021     |
| 12                             | 0,32                               | 0,378                   | 7,97                                      | 1,82        | 4,02                      | 0,086                     | 0,021     |
| 18                             | 0,31                               | 0,377                   | 7,97                                      | 1,82        | 3,90                      | 0,086                     | 0,022     |
| 25                             | 0,31                               | 0,376                   | 7,31                                      | 1,67        | 4,24                      | 0,086                     | 0,020     |
| 33                             | 0,30                               | 0,373                   | 5,62                                      | 1,30        | 5,34                      | 0,086                     | 0,016     |
| T=20°C                         |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,32                               | 0,378                   | 7,18                                      | 1,64        | 4,46                      | 0,086                     | 0,019     |
| 1                              | 0,32                               | 0,378                   | 7,40                                      | 1,69        | 4,31                      | 0,086                     | 0,021     |
| 3                              | 0,32                               | 0,378                   | 7,71                                      | 1,76        | 4,16                      | 0,086                     | 0,021     |
| 4                              | 0,31                               | 0,377                   | 7,84                                      | 1,79        | 3,96                      | 0,086                     | 0,022     |
| 7                              | 0,29                               | 0,355                   | 7,58                                      | 1,73        | 3,82                      | 0,081                     | 0,021     |
| 8                              | 0,27                               | 0,350                   | 7,45                                      | 1,70        | 3,63                      | 0,080                     | 0,022     |
| 12                             | 0,26                               | 0,322                   | 4,67                                      | 1,08        | 5,57                      | 0,075                     | 0,014     |
| <i>Synechococcus elongatus</i> |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| T=5°C                          |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,34                               | 0,374                   | 4,95                                      | 1,92        | 6,86                      | 0,145                     | 0,021     |
| 2                              | 0,34                               | 0,351                   | 5,39                                      | 2,09        | 6,31                      | 0,136                     | 0,022     |
| 10                             | 0,34                               | 0,358                   | 5,08                                      | 1,97        | 6,69                      | 0,139                     | 0,021     |
| 18                             | 0,33                               | 0,352                   | 4,31                                      | 1,89        | 7,66                      | 0,154                     | 0,020     |
| T=9°C                          |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,32                               | 0,374                   | 4,53                                      | 1,84        | 7,06                      | 0,152                     | 0,022     |
| 1                              | 0,32                               | 0,363                   | 4,72                                      | 1,92        | 6,78                      | 0,148                     | 0,022     |
| 3                              | 0,32                               | 0,361                   | 4,72                                      | 1,92        | 6,78                      | 0,147                     | 0,022     |
| 8                              | 0,32                               | 0,362                   | 4,72                                      | 1,92        | 6,78                      | 0,147                     | 0,022     |
| 16                             | 0,32                               | 0,360                   | 4,65                                      | 1,89        | 6,85                      | 0,146                     | 0,022     |
| 18                             | 0,23                               | 0,337                   | 3,94                                      | 1,60        | 5,84                      | 0,137                     | 0,023     |
| 25                             | 0,09                               | 0,218                   | 2,04                                      | 0,93        | 4,41                      | 0,100                     | 0,023     |
| T=20°C                         |                                    |                         |   |             |                           |                           |           |
| 0                              | 0,32                               | 0,374                   | 4,53                                      | 1,84        | 7,06                      | 0,152                     | 0,022     |
| 1                              | 0,32                               | 0,362                   | 4,23                                      | 1,74        | 7,57                      | 0,149                     | 0,020     |
| 3                              | 0,32                               | 0,362                   | 3,50                                      | 1,44        | 9,14                      | 0,149                     | 0,016     |
| 8                              | 0,18                               | 0,337                   | 3,01                                      | 1,24        | 5,98                      | 0,139                     | 0,023     |
| 12                             | 0,09                               | 0,218                   | 3,00                                      | 1,00        | 3,00                      | 0,108                     | 0,036     |

Величины  $K_a$  при трех исследованных температурах культур представлены в табл. 2 и 3. Из данных, полученных для четырех видов водорослей (см. табл. 2 и 3) при их темновой инкубации, следует, что относительное содержание хлорофилла  $a$  в биомассе клеток ( $\beta$ ) в большинстве случаев пропорционально отношению  $\Delta D_{680}/D_i$ , или  $K_b/K_a = \text{const}$  (в среднем) как коэффициент пропорциональности. Это указывает на то,

что пигментная система водорослей прежде сохраняет свою структуру по составу и молекулярному строению пигментных комплексов, а не их количество. В первые сутки затемнения клеток в фотосинтетическом аппарате происходят процессы, приводящие к увеличению относительного содержания пигментов. Наиболее интенсивное накопление хлорофилла *a* в биомассе отмечалось в хлорелле. Максимальное его содержание у этой водоросли составило 39,2 мг/г, для платимопаса — 26,2, для спирулины — 18,9 и для синехококкуса — 20,9 мг на 1 г сухой биомассы. Относительное увеличение клеточных пигментов в начальный период после перенесения водорослей в темновые условия связано главным образом с первоочередным и быстрым «сжиганием» клетками легкоусвояемых продуктов (углеводов), запасенных при фотосинтезе. Следовательно, по времени достижения максимального содержания, например хлорофилла *a* в биомассе, можно судить о предшествующих запасах таких продуктов и о скорости их утилизации в процессе дыхания водорослей в темноте. В последующий (после начального) период темновой инкубации клеток может происходить также снижение общего количества пигментов и их комплексов.

Найденные максимальные значения содержания хлорофилла *a* в рассмотренном температурном интервале и при пулевой освещенности имеют практическое значение при определении физиологических параметров в уравнении светозависимого роста низших фототрофов [18, 19].

Изучение (параллельно с пигментной системой) жизнеспособности зеленых и синезеленых водорослей в условиях темнового содержания показало, что наиболее устойчивыми являются клетки хлореллы: за 20 сут темноты количество живых клеток этой водоросли снизилось на 14%, в то время как для спирулины снижение составило 37%, а для синехококкуса — 78%.

В заключение отметим, что наибольшая темнотостойкость пигментной системы зеленых и синезеленых микроводорослей и их жизнеспособность проявляется при низких температурах.

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

Поступила в редакцию  
28/IX 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Гусев М. В., Корженевская Т. Г. Темновой метаболизм облигатных фототрофов.— Успехи соврем. биол., 1977, 84, 1, с. 66—80.
2. Пахлавуни И. К. Метаболизм каротиноидов при темновой и фотоокислительной деградации *Anabaena variabilis*.— Микробиология, 1977, 46, 6, с. 981—987.
3. Ходжаев М. Н., Никитина К. А., Гусев М. В. О поведении водоросли *Anacystis nidilans* в темноте при разных температурах.— Вестн. Моск. ун-та. Биология, 1977, 1, с. 79—83.
4. Ляхнович Я. П., Гонтарева Т. В. О состоянии пигментов в автоспорах хлореллы при полном затемнении.— В кн.: Физиолого-биохимические аспекты роста и развития растений. Минск, Наука и техника, 1975, с. 44—49.
5. Годнев Т. Н., Лешина А. В., Ходоренко Л. А. Об изменении размеров хлоропластов и накоплении в них пигментов при длительном затемнении и последующем освещении.— Физиол. раст., 1960, 7, 6, с. 638.
6. Калер В. Л., Федюнькин Д. В., Годнев Т. Н. Образование хлорофилла в листьях *Tradescantia guianensis* в темноте.— ДАН СССР, 1966, 170, 2, с. 469—471.
7. Терешкова Г. М. Исследование устойчивости хлореллы к темповому периоду, равному «лунной ночи».— В кн.: Интенсивная светокультура растений. Красноярск, 1977, с. 214—228.
8. Гольд В. М. Определение зеленых пигментов. Сборник лабораторных работ по физиологии растений. Красноярск, 1971, с. 72—75.
9. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton.— Biochem. Physiol. Pflanzen BPP, 1975, 167, p. 191—194.
10. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М., Высшая школа, 1975, 132 с.

11. Сиренко Л. А. и др. Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. Киев, Наукова думка, 1975, с. 39—40.
12. Царегородцева С. О., Новицкая Ю. Е. Влияние условий освещения на содержание и состояние пигментов в почках ели.— Лесной ж., 1973, № 4, 31.
13. Заворуева Е. Н., Фурьев Е. А. Спектрофотометрические свойства суспензий и отдельных клеток различных видов водорослей.— В кн.: Параметрическое управление биосинтезом микроводорослей. Новосибирск, Наука, 1979, с. 28.
14. Сидько Ф. Я. Определение спектрофотометрическими методами концентрации пигментов в светорассеивающих взвешях биологического происхождения. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1961.
15. Верзилин Н. Н., Ананьев Т. И. Действие длительного затемнения на пигментный аппарат *Chlorella sp.* К.— В кн.: Управление биосинтезом микроорганизмов. Красноярск, 1973, с. 109—110.
16. Sironval C., Kandler O. Photooxidation processes in normal green *Chlorella* cells.— Biochim et Biophys Acta, 1958, 29, p. 359.
17. Ляхнович Я. П. Состояние фотосинтезирующих пигментов при длительном функционировании клеток хлореллы в полной темноте.— В кн.: Фотосинтез и устойчивость растений. Минск, Наука и техника, 1973, с. 58—68.
18. Терсков Н. А., Тренкеншу А. П., Сидько Ф. Я., Белянин В. Н. Рост и эффективность фотосинтеза хлореллы при прерывистом облучении.— ДАН СССР, 1976, 230, 4, с. 998—1001.
19. Trenkensu A. P., Beljanin V. N., Sidko F. Ja. Photobiosynthesis of the microalga *Synechococcus elongatus* upon exposure to intermittent light.— Arch. Hydrobiol/Suppl., 1976, 49, Stuttgart, p. 176—184.

E. N. Zavoruyeva, G. M. Tereshkova, V. N. Belyanin

#### COMPARATIVE STUDY OF DARK-STABILITY OF PIGMENT SYSTEM OF GREEN AND GREENBLUE ALGAE

The paper is devoted to study of dynamics of pigment composition of algal cells (two green and two greenblue) in the darkness at different temperatures. Data about alteration of viability of cells are presented.

УДК 535.243; 535.247.4

Ф. Я. СИДЬКО, В. П. СОКОЛОВ, А. Ф. СИДЬКО,  
В. С. ФИЛМОНОВ

#### ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЯРКОСТИ НЕКОТОРЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

Изучение оптических свойств растительности имеет важное значение для понимания сложных биологических процессов, протекающих в живых растениях, способствует созданию оптимального радиационного режима их облучения. Большой практический интерес представляет возможность прогнозирования развития растительных сообществ (посевы сельскохозяйственных культур, леса и проч.) путем изучения их спектральной отражательной способности. Наиболее целесообразно определение спектральных коэффициентов яркости (СКЯ) растительных ценозов  $r_\lambda$ , по формуле

$$r_\lambda = \frac{B_\lambda}{B_{\lambda_0}}, \quad (1)$$

где  $B_\lambda$  — спектральная яркость объекта,  $B_{\lambda_0}$  — спектральная яркость белого эталона.

Спектральные коэффициенты яркости существенно зависят от вида растений, фазы их развития, физиологического состояния, от условий освещения и многих других факторов. Однако влияние этих факторов на СКЯ изучено недостаточно [1—6]. Данных о влиянии сезонных изменений и влажности на СКЯ растительности [2—4] совершенно недостаточно для характеристики отражательной способности растительных ценозов.

Много работ посвящено изучению зависимости спектральной яркости растительных объектов от положения источника освещения и направления визирования [1, 3, 5, 6]. Эти исследования показывают определенную закономерность между СКЯ и высотой стояния Солнца. Существуют и другие факторы, вызывающие большую дисперсию СКЯ растительных объектов. Поэтому в настоящее время серьезное значение приобретает не только определение СКЯ растительности, но и выявление причин и закономерностей их изменений.

Данная работа посвящена изучению влияния сезонных изменений растительных ценозов на их спектральные коэффициенты яркости, а также исследованию зависимости СКЯ растений от высоты стояния Солнца.

Основными культурами для исследований выбраны пшеница (сорта «Скала»), ячмень и овес (сорта «Орел»). Для измерения спектральных коэффициентов яркости использовался прибор ПДСФ [7]. Спектральные съемки проводились на полях учебного хозяйства «Миндерлинское» Красноярского сельскохозяйственного института в летний период 1978 г. Съемки велись от начала вегетации растений до начала их уборки. Результаты съемок представлены на рис. 1—4.

Спектры яркости каждой культуры записывались на одном и том же поле в период с 11 до 15 часов с одних и тех же точек при одинаковых направлениях визирования рабочего объектива ПДСФ на фотометрируемые участки посева. Таким путем снижалось влияние на спек-

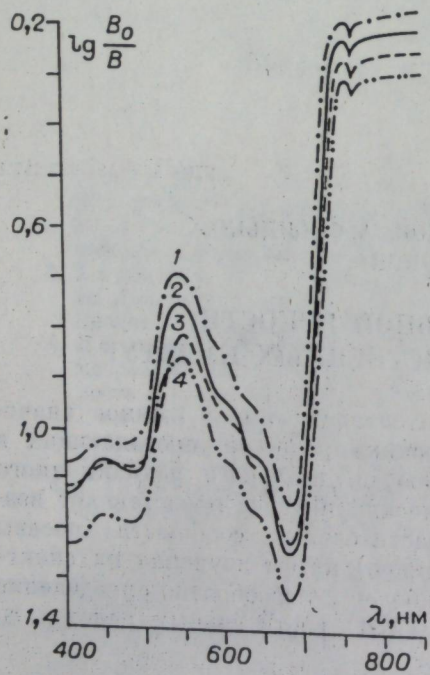


Рис. 1. Спектры яркости ячменя (1), тимopheвки (2), овса (3), пшеницы (4) в конце июня.

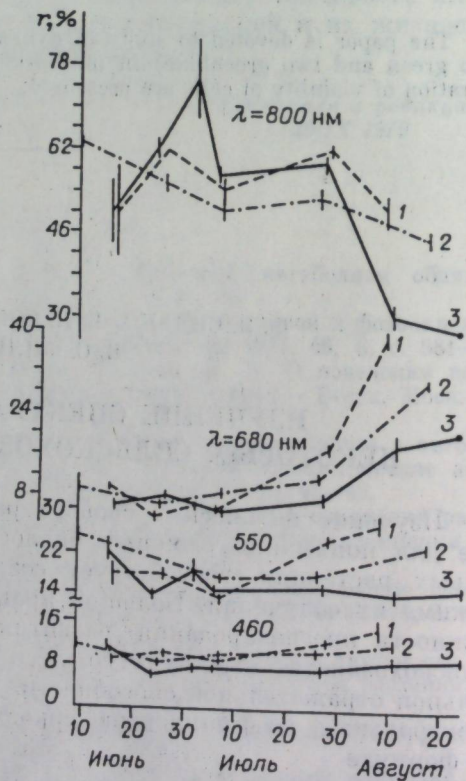


Рис. 2. Сезонный ход спектральной яркости ячменя (1), овса (2) и пшеницы (3).

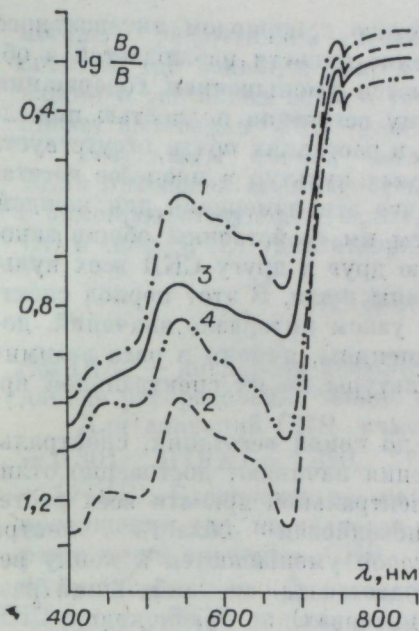


Рис. 3. Спектры яркости ячменя (1), пшеницы с ожидаемым урожаем 18 ц/га (2), пшеницы с ожидаемым урожаем 12 ц/га (3), овса (4).

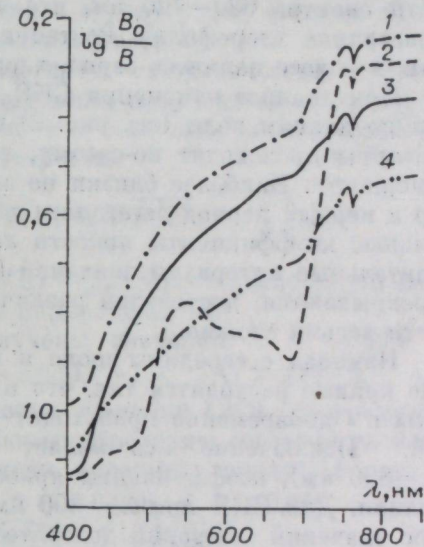


Рис. 4. Спектры яркости ячменя (1), разнотравья (2), овса (3), пшеницы (4) во второй декаде августа.

тральную яркость условий освещения растений. Запись спектров яркости производилась в среднем два раза в неделю для каждой культуры. Средние спектры коэффициентов яркости рассчитывались по 10 измерениям спектров. Всего в течение полевого сезона было получено более 2000 спектров яркости растительных ценозов.

На рис. 1 представлена спектральная яркость растений в конце июня. В этот период растения имеют ярко-зеленую окраску, колос отсутствует. Спектральная яркость у всех растений описывается почти одинаковыми по характеру кривыми. В этот период растения наиболее близки по своим оптическим свойствам. Это хорошо видно из рис. 2, где показаны доверительные интервалы значений спектральных коэффициентов яркости для каждой длины волны с уровнем значимости  $p = 0,05$  [8]. В области длин волн 800 нм доверительные интервалы СКЯ всех культур в этот период вегетации почти полностью перекрываются. Аналогичная картина наблюдается и для других длин волн, хотя степень перекрытия здесь меньше. Таким образом, в этот период вегетации нельзя достоверно идентифицировать сельскохозяйственные растения по их спектрам яркости, т. е. нельзя отличить растения одной сельскохозяйственной культуры от другой по их спектральной яркости.

По мере развития растений увеличивается их вегетативная масса, накапливается хлорофилл и другие пигменты. Растет поглощение растениями лучистой энергии, за счет этого уменьшается их спектральная яркость. На рис. 3 приведены спектры яркости растений в третьей декаде июля, когда кривые СКЯ начинают расходиться. Доверительные интервалы не перекрываются (см. рис. 2). Следовательно, в этот период уже можно по спектрам яркости отличить пшеницу, ячмень и овес друг от друга.

По мере приближения вегетации растений к своему завершению интервалы между значениями СКЯ исследуемых культур увеличиваются, т. е. возрастает достоверность различия между спектрами яркости пшеницы, ячменя и овса. Спектры яркости растений на завершающей стадии их развития представлены на рис. 4. Как видно, спектральная яркость

растений значительно возросла по сравнению с периодом интенсивного роста культур. Особенно сильное увеличение яркости наблюдается в области спектра 620—720 нм, что объясняется уменьшением содержания в растениях хлорофилла. Растения к концу вегетации полностью пожелтели, в колосе налилось зерно, хлорофилл в растениях почти отсутствует.

При анализе изменения СКЯ изучаемых культур в процессе вегетации по длинам волн (см. рис. 2) видно, что эти изменения для каждой культуры происходят по-своему, хотя всем им свойственны общие закономерности. Наиболее близки по значению друг к другу СКЯ всех культур в первый период вегетации, до середины июля. В этот период спектральные коэффициенты яркости лежат в узком интервале значений, доверительные интервалы значений СКЯ пшеницы, ячменя и овса взаимно перекрываются, достоверно различить культуры по их спектральной яркости весьма сложно.

Начиная с середины июля и вплоть до конца вегетации, спектральные кривые расходятся так, что их значения начинают достоверно отличаться. Одновременно происходит рост спектральной яркости всех растений. Исключение составляет длинноволновая область спектра ( $\lambda = 800$  нм), коэффициенты яркости которой уменьшаются к концу вегетации. Для СКЯ при  $\lambda = 800$  нм наблюдается также наибольший разброс значений (широкий доверительный интервал) по сравнению с СКЯ при других длинах волн. Различия между СКЯ рассматриваемых культур в длинноволновой области не являются достоверными на протяжении почти всей вегетации. Только в конце вегетации (во второй-третьей декадах августа) наблюдаются достоверные различия между СКЯ овса и пшеницы в этой области спектра.

Наряду с изучением сезонной динамики спектральной яркости исследуемых культур изучалась зависимость СКЯ растений от высоты стояния Солнца над горизонтом. Проведены эксперименты по изучению дневного хода СКЯ пшеницы, ячменя, овса и других сельскохозяйственных культур. В этих экспериментах были получены близкие результаты. Для примера приведем результаты изучения дневного хода СКЯ ячменя 5 июля 1978 г. (рис. 5).

Во время съемки фотометрировался один и тот же участок посева ячменя без изменения угла и направления визирования. Съемка велась при полном отсутствии облачности. Как видно из рис. 5, примерно после 10 часов коэффициенты спектральной яркости начинают уменьшаться. Наиболее резкое уменьшение СКЯ для всех длин волн происходит между 10 и 11 часами утра. В этот период значения СКЯ для различных длин волн уменьшаются на 20—26%. В дальнейшем СКЯ еще уменьшаются на 6—16%. Минимальные значения СКЯ принимают между 13 и 14 часами, т. е. при максимальной высоте стояния Солнца. После 14 часов значения спектральных коэффициентов яркости вновь увеличиваются, особенно быстро с 16 часов.

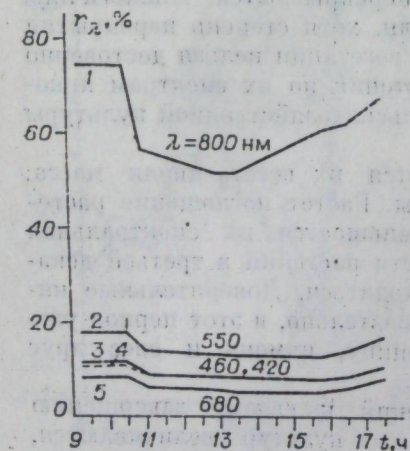


Рис. 5. Дневной ход спектральной яркости ячменя.

Таким образом, наблюдается характерное изменение СКЯ растительности в течение дня. Наименьшее значение спектральных коэффициентов яркости растений имеют в 13—14 часов дня. Общее падение спектральной яркости между утренними и дневными часами составляет 26—42%.

Характер изменения СКЯ для  $\lambda = 800$  нм значительно отличается от характера изменения СКЯ для других длин волн. Это отличие объясняется особен-

ностью отражательной способности растений в длинноволновой области спектра, где большую роль в отражении играет вода. Изменение содержания в растениях воды в течение дня в значительной степени обуславливает изменение СКЯ в длинноволновой области.

Результаты съемок были подвергнуты статистической обработке. Была проверена нормальность распределения полученных значений СКЯ с помощью следующего критерия согласия: если выборочные асимметрии (А) и эксцессы (Е) удовлетворяют неравенствам

$$|A| \leq 3\sqrt{D(A)}, \quad |E| \leq 5\sqrt{D(E)}, \quad (2)$$

где  $D(A)$  — дисперсия асимметрии,  $D(E)$  — дисперсия эксцесса, то наблюдаемое распределение можно считать нормальным [8].

Для значений СКЯ ячменя получены значения:  $A = -649,9$ ,  $E = 0,301$ ,  $3\sqrt{D(A)} = 1,310$ ,  $5\sqrt{D(E)} = 3,630$ , т. е.  $|A| > 3\sqrt{D(A)}$ ,  $|E| < 5\sqrt{D(E)}$ . Следовательно, распределение значений СКЯ, измеренных на протяжении дня, не является нормальным. Критерию согласия удовлетворяют лишь значения СКЯ, полученные в период между 11 ч утра и 15 ч 40 мин дня. Для них имеем  $A = -0,088$ ,  $E = -0,950$ ,  $3\sqrt{D(A)} = 1,500$ ,  $5\sqrt{D(E)} = 3,880$  и  $|A| < 3\sqrt{D(A)}$ ,  $|E| < 5\sqrt{D(E)}$ .

## ВЫВОДЫ

Исследования сезонных изменений спектральной яркости трех сельскохозяйственных культур (пшеницы, ячменя и овса) показывают, что наибольшие различия СКЯ ценозов этих растений наблюдаются во второй половине вегетации культур. В этот период можно отличить посевы растений друг от друга по их спектрам яркости.

Спектральная яркость растений изменяется не только в течение сезона, но и на протяжении одного дня в зависимости от высоты стояния Солнца. В течение дня СКЯ могут изменяться на 26—42% своей величины. Наиболее стабильны по величине СКЯ в период 11—15 часов. Значения СКЯ в этот период времени подчиняются нормальному распределению, и их можно считать характерными для исследуемых растений в данный период вегетации.

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

Поступила в редакцию  
21/V 1979

## ЛИТЕРАТУРА

- Кринов Е. Л. Спектральная отражательная способность природных образований. М., Изд-во АН СССР, 1947.
- Харин Н. Г. Дистанционные методы изучения растительности. М., Наука, 1975.
- Толчельников Н. С. Оптические свойства ландшафта. Л., Наука, 1974.
- Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., Наука, 1975.
- Юцевич Ю. К., Тихомирова М. В. Влияние высоты стояния солнца на коэффициенты яркости земных образований. — В кн.: Исследование оптических свойств природных объектов и их аэрофотографического изображения. Л., Наука, 1970, с. 51—85.
- Юцевич Ю. К. Оптические характеристики природных образований. — Исследование оптических свойств природных объектов и их аэрофотографического изображения. Л., Наука, 1970, с. 5—15.
- Сидько А. Ф. и др. Полевой двухлучевой дифференциальный спектрофотометр. — Журн. прикл. спектроскопии. 1978, т. 29, вып. 5, с. 943—948.
- Пустыльник Е. И. Статистические методы анализа и обработки наблюдений. М., Наука, 1968.

THE STUDY OF SPECTRAL LUMINANCE  
OF CERTAIN AGRICULTURAL PLANTATIONS

The technique and the results of measurements of spectral luminance factors of wheat, barley and oats plantations of the central regions of the Krasnoyarsk territory are considered.

Analysis of the seasonal changes of spectral luminance factors of the studied cultures is made.

Identification of cultures by their spectral luminance factors in the second period of plant vegetation is proved possible.

The dependence of spectral luminance factors of plants on the height of solstice is established. The period of the day most suitable for measurements of spectral luminance factors is determined.

УДК 633.11+633.16 : 631.811

Э. Л. КЛИМАНШЕВСКИЙ, В. М. ДЕДОВ

СВОЙСТВА РАСТЯГИВАЮЩИХСЯ  
КЛЕТЧНЫХ СТЕНОК КОРНЯ В СВЯЗИ  
С ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬЮ УСТОЙЧИВОСТИ  
РАСТЕНИЙ К АL-ИОНАМ

Ранее нами отмечалась генетическая вариабельность устойчивости культурных растений к ионной токсичности в зоне корней, обусловленной действием Al- и H-ионов [1]. Показано, что различия в степени толерантности к ним могут быть даже более сильными, чем различия видовые. Изучены некоторые основные механизмы, определяющие различия между отдельными формами растений в степени устойчивости их к этому стрессовому агенту [1—4]. Работы такой направленности важны не только с точки зрения познания причин генотипической специфики устойчивости растений к ионной токсичности; они необходимы и для селекции при выведении форм, противостоящих ингибирующему действию Al- и H-ионов. Данная работа рассматривает часть названной проблемы.

МЕТОДИКА

Объектом исследования служили два сорта гороха, контрастно чувствительные к Al<sup>3+</sup>: Тулунский зеленый, чувствительный и Успех, устойчивый [1]. Опыты проводили с корнями трехсуточных растений, pH растворов устанавливали на заданном уровне добавлением в растворы, содержащие определенные концентрации Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub> и H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и NaOH, и постоянно контролировали.

В работе использовали цитрусовый пектин и пектины из клеточных оболочек зоны растяжения корней гороха. Препараты полисахарида экстрагировали из источника в течение 30 мин разбавленной соляной кислотой при pH 2,2 и температуре 95°C [5]. Оболочки получали с помощью энзиматической очистки [6] из отрезков, соответствующих зоне растяжения. При получении продуктов взаимодействия галактуронозой кислоты (промышленный препарат Fluka AG) с Al готовились 0,1 М водные растворы препаратов кислоты и хлористого Al [7].

К смеси равномолекулярных количеств компонентов добавляли раствор аммиака для установления необходимого pH. Соединения галактуронозой кислоты с Al из приготовленных растворов выделяли тремя объе-

мами этилового спирта. Осадки отфильтровывали, промывали 60%-ным этиловым спиртом и высушивали при 105°C до постоянного веса. Таким же образом выделяли продукт взаимодействия цитрусового пектина с алюминием. При этом реакционная среда (pH 4,0) содержала 0,3 М хлористого алюминия и 2,5% пектина.

ИК-спектры снимали на двухлучевом спектрометре UR-20 в области 700—3700 см<sup>-1</sup>. Образцы готовили в виде таблеток с KBr. ПМР-спектры записаны в растворе дейтеро-диметилсульфоксида на спектрометре «Tesla BS 487 C» с рабочей частотой 80 МГц. В качестве стандарта использовали сигнал примеси недегидрированного диметилсульфоксида. Спектры получены в лаборатории физических методов исследования ИОХ ВСФ СО АН СССР (Иркутск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В работе [8] показано, что пектины, входящие в состав клеточных стенок (КС), могут взаимодействовать с Al и осаждаются им в растворах. Утверждалось, что здесь имеют место ионные взаимодействия через формирование солевых мостиков между свободными карбоксильными группами макромолекул. Но оказалось, что катионы Al не образуют нормальных солей с глюкуроновой и галактуроновой кислотами, а реагируют с ними, образуя комплексные соединения [7, 9]. В кислой среде взаимодействие идет с участием свободных карбоксильных и гидроксильных групп молекул кислот. Авторы предположили, что подобные соединения образуются в кислой среде и при взаимодействии катионов Al с пектинами.

При изучении нами продуктов взаимодействия галактуронозой кислоты и пектина с Al-ионами (рис. 1, 2) получены данные, соответствующие этим предположениям. В ИК-спектре галактуронозой кислоты имеется ряд узких полос поглощения, характерных для карбоксильных (1715, 2500—2700 см<sup>-1</sup>) и гидроксильных (1030, 1070, 1100, 1150, 1640, 3350 см<sup>-1</sup>) групп.

При взаимодействии кислоты с Al исчезает полоса поглощения, характерная для карбоксильной группы (1715 см<sup>-1</sup>). Вместо нее появляются два широких сильных максимума (1420 и 1650 см<sup>-1</sup>), характерных для связанной карбоксильной группы. Совокупность полос в области 1030—1150 см<sup>-1</sup> заменяется одним широким максимумом поглощения при 1100 см<sup>-1</sup>. В области 2600—3600 см<sup>-1</sup> сильный максимум указывает на взаимодействие по карбоксильным и гидроксильным группам. Спектры продуктов, полученных в широкой области значений pH (4,0—9,5), аналогичны и характерны для полимерной структуры.

При взаимодействии Al-ионов с пектином наблюдаются аналогичные изменения. В интервале 1000—1300 см<sup>-1</sup> полосы поглощения, значительная интенсивность которых обусловлена наличием гидроксильных групп, заменяются одним широким сильным максимумом при 1100 см<sup>-1</sup>. Характерная для карбоксильной группы полоса поглощения при 1730 см<sup>-1</sup> исчезает. Полоса поглощения при 3450 см<sup>-1</sup>, характерная для пектина и обусловленная наличием гидроксильных групп, исчезает, и в области 2600—3600 см<sup>-1</sup> появляется широкий максимум.

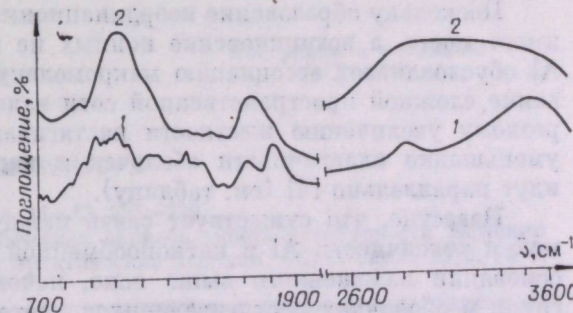


Рис. 1. Инфракрасный спектр цитрусового пектина: до взаимодействия с ионами алюминия (1), после взаимодействия (2). pH реакционной среды 4,0.



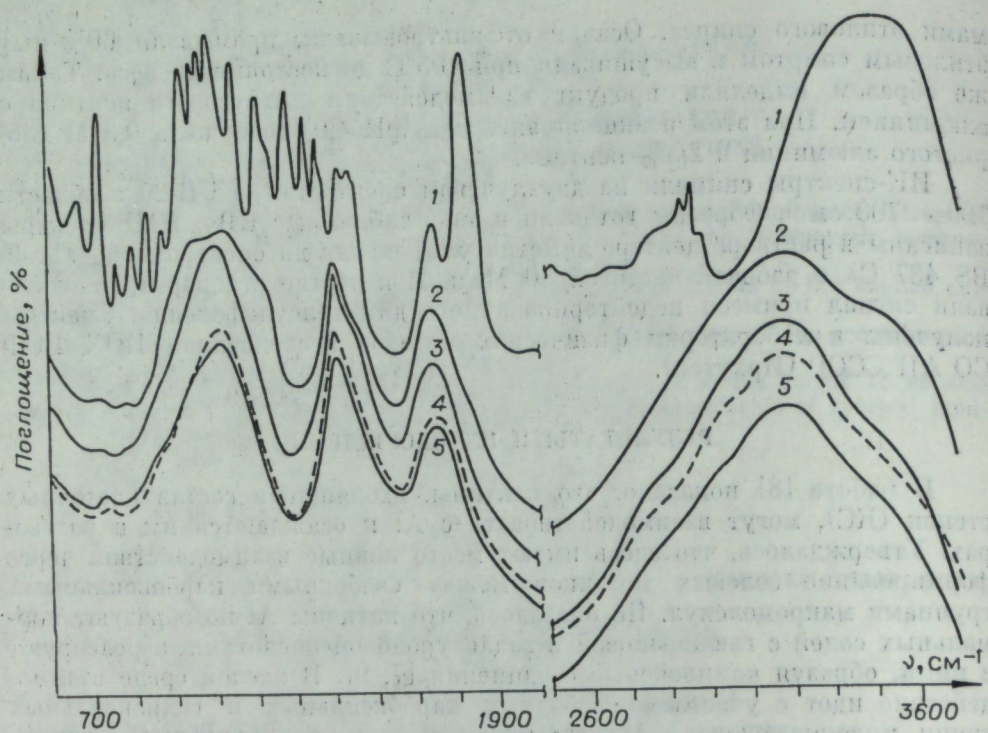


Рис. 2. Инфракрасные спектры галактуроновой кислоты: до взаимодействия с ионами алюминия (1) и после взаимодействия при pH 4,0 (2), 5,2 (3), 8,9 (4), 9,5 (5). Спектр 1 смещен по вертикали вверх на 52%, 2 и 3 — на 11%, 4 и 5 — вниз на 8%.

Полученные данные показывают, что Al взаимодействует с галактуроновой кислотой и пектином, реагируя с карбоксильными и гидроксильными группами. Поскольку, как установлено нами ранее, метилирование карбоксильных групп исключает накопление металла в оболочках [4], можно думать, что взаимодействие Al с OH-группами пектинов не является самостоятельным процессом и зависит от наличия в полисахариде свободных карбоксиллов. Для уроновых кислот в кислых растворах это показано в [7, 9].

Образованием координационных связей Al-ионов с пектинами обусловлена, по-видимому, уже отмеченная [10—12] высокая прочность связи металла с КС, которая, очевидно, является одной из причин необратимости рост-ингибирующего действия алюминия. Линейные макромолекулы пектина относительно жесткие, поэтому ассоциация между ними в результате тех или иных взаимодействий предпочтительнее ассоциации между сегментами одной и той же цепи [13].

Поскольку образование координационных связей Al с пектинами явно имеет место, а возникновение ионных не исключено, можно думать, что Al обуславливает ассоциацию макромолекул пектина в КС через образование сложной пространственной сети валентных связей. Это приводит к резкому увеличению жесткости растягивающихся КС корней. При этом уменьшается пластичность оболочек и падение скорости роста корней идут параллельно [4] (см. таблицу).

Известно, что существует связь между устойчивостью сортов растений к токсичности Al и катионообменной емкостью корней [14, 15]. На основании изложенного выше ясно, почему содержание карбоксильных групп в оболочках растягивающихся клеток корня могло бы быть одним из показателей чувствительности растений к рост-ингибирующему действию Al-ионов. Чем их больше, тем больше связывается металла, тем гуще пространственная сеть образующихся валентных связей, выше жесткость оболочек и ниже способность их к пластической деформации

#### Влияние Al на механические свойства КС интактных корней гороха

| Генотип        | Концентрация $Al_2(SO_4)_3$ | pH  | $\Delta L_0$    | $\Delta L_э$    | $\Delta L_п$    |
|----------------|-----------------------------|-----|-----------------|-----------------|-----------------|
| Чувствительный | 0, контроль 1               | 6,0 | $0,27 \pm 0,02$ | $0,17 \pm 0,01$ | $0,10 \pm 0,01$ |
|                | 0, контроль 2               | 4,0 | $0,32 \pm 0,01$ | $0,19 \pm 0,01$ | $0,13 \pm 0,01$ |
|                | $2,5 \cdot 10^{-4} M^2$     | 4,0 | $0,19 \pm 0,02$ | $0,14 \pm 0,01$ | $0,05 \pm 0,01$ |
| Устойчивый     | 0, контроль 1               | 6,0 | $0,32 \pm 0,02$ | $0,23 \pm 0,02$ | $0,10 \pm 0,01$ |
|                | 0, контроль 2               | 4,0 | $0,33 \pm 0,03$ | $0,22 \pm 0,02$ | $0,11 \pm 0,01$ |
|                | $2,5 \cdot 10^{-4} M^2$     | 4,0 | $0,26 \pm 0,02$ | $0,19 \pm 0,01$ | $0,07 \pm 0,01$ |

Примечание. Продолжительность инкубации корней в растворе сульфата Al 2 ч;  $\Delta L_0$  — суммарная,  $\Delta L_э$  — эластическая,  $\Delta L_п$  — пластическая растяжимость КС.

в процессе роста клеток растяжением. Основным носителем свободных кислотных групп в КС являются пектины. Их количество и степень этерификации определяют содержание карбоксильных групп в КС. Методом протонного магнитного резонанса установлено, что пектины, выделенные из растягивающихся КС корней гороха чувствительного к рост-ингибирующему действию Al (сорт Тулунский зеленый), содержат 70% свободных карбоксильных групп и 30% этерифицированных, а для менее чувствительного сорта гороха (Успех) эти показатели составили 40 и 60%. Причем содержание пектинов в растущих оболочках корней чувствительной формы составило  $23,4 \pm 1,9\%$  (содержание в сухом веществе оболочек), а у устойчивой —  $19,3 \pm 1,7\%$ .

Показано [8], что осаждение пектинов алюминием из раствора зависит от степени их этерификации, которая является мерой числа свободных карбоксильных групп в полигалактуроновой цепи. Чем выше степень этерификации, тем меньше свободных карбоксиллов, тем хуже выделяются пектины из раствора. Почти полностью метилированные образцы не давали осадка. Это, несомненно, означает, что с возрастанием степени этерификации количество связываемого Al и образующихся с его участием поперечных связей между цепями полисахарида уменьшается. Метилирование кислотных остатков в КС исключало накопление в них металла [4]. Степень этерификации пектинов, по-видимому, может быть показателем реакционной способности их по отношению к Al и характеризовать генотипическую специфику устойчивости этих структур к действию Al-ионов. В самом деле, из таблицы следует, что у чувствительного генотипа пластичность оболочек после двухчасовой инкубации корней в  $2,5 \cdot 10^{-4} M Al_2(SO_4)_3$  снижается на 50 и 61,5% по отношению к контролям 1 и 2; этот же показатель у устойчивой формы уменьшается соответственно на 30 и 41,7%.

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

Поступила в редакцию  
11/XI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

- Сорт и удобрение. Иркутск, 1974, с. 11—53, 225—279.
- Климашевский Э. Л. Генетическая вариабельность устойчивости растений к ионной токсичности: теория и практические аспекты.— С.-х. биол., 1979, № 6, с. 36—48.
- Климашевский Э. Л. и др. Генотипическая специфика локализации Al в клетках корней.— Докл. АН СССР, 1972, 203, 3, 1237.
- Климашевский Э. Л., Дедов В. М. О локализации механизма ингибирующего действия Al.— Физиол. раст., 1975, 22, 6, с. 1183—1190.
- Мак-Креди Р. М. Пектин и пектиновая кислота.— В кн.: Методы химии углеводов. М., Мир, 1966, с. 375—377.

6. Салеев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой. М., Наука, 1969.
7. Гапоенков Т. К., Проценко Э. И. Комплексные соединения галактуроновой кислоты с катионами алюминия.—Ж. неорг. химии, 1964, 9, вып. 4, с. 841—844.
8. De Luca G., Joslyn M. The formation and properties of aluminium pectinates.—J. Colloid. Sci., 1957, 12, p. 108—130.
9. Фиалков Я. А., Перышкина Н. Г. Комплексные соединения глюконовой кислоты с катионами некоторых металлов. II. Соединения хрома и алюминия.—Ж. неорг. химии, 1958, 3, вып. 7, с. 28—32.
10. Clarkson D. T. Interaction between aluminium and phosphorus on roots surfaces and cell wall materials.—Plant a. Soil, 1967, 27, N 3, p. 345—356.
11. Салеев Р. К., Швецова Н. В. Об адсорбции Al изолированными клеточными оболочками. Информ. бюл. СибФИБР СО АН СССР, вып. 4. Иркутск, 1969, с. 31—32.
12. Климашевский Э. Л. и др. Взаимодействие Al и P на поверхности корней и в клеточных стенках.—Докл. ВАСХНИИ, 1979, № 3, с. 6—8.
13. Пирренсон Б. Природные органические молекулы. М., Мир, 1965.
14. Vose P. B., Randall P. L. Resistance to Al and Mg toxicities in plants related to variety and cation-exchange capacity.—Nature, 1962, 196, 4849, p. 85—86.
15. Климашевский Э. Л. Очерки физиологии сорта. М., Наука, 1966.

E. L. Klimashevsky, V. M. Dedov

THE PROPERTIES OF STRETCHING CELL MEMBRONES  
OF ROOT IN RELATIVE TO GENETIC VARIABILITY  
OF PLANT TOLERANCE TO Al<sup>3+</sup>

This article presents the results of study the interaction on Al-ions with galacturonic acid and pectin, genotypic differences in content pectins and connected with them free carboxyle group in stretching cell membranes. There is considered the features of mechanical properties under the Al influence. In acid environment Al-ions have reacted to pectins, formed complex combinations, what has accomplished by means of interaction Al with hydroxyl and free carboxyl groups. Content of the latter in growing roots membranes of tolerant pea is lower considerable than of susceptible pea. Evidently, this is a reason that mechanical properties of membranes of tolerant genotype is changed less under Al influence as compared with susceptible genotype.

УДК 635.21 : 581.144

В. А. КУЗЬМЕНКО

ОБРАТИМОЕ ТОРМОЖЕНИЕ РОСТА ПОБЕГА,  
ТРАНСПОРТ МЕТАБОЛИТОВ  
И ФОРМИРОВАНИЕ КЛУБНЕЙ КАРТОФЕЛЯ

В онтогенезе растения основным процессом, через который определяется развитие, является рост. Через рост реализуется генетическая программа онтогенеза, становление организма. От его своевременности и интенсивности зависит формирование листовой фотосинтетической и корневой поглотительной поверхности, т. е. возможность реализации программы биосинтеза, накопление определенной биомассы.

В континентальном климате Сибири значение управления ростом сельскохозяйственных растений особенно важно, так как это наиболее чувствительный процесс и возможные его постоянные нарушения из-за частых и резких отклонений условий жизни растений от нормы. На отклонения гидротермических условий в воздушной и почвенной среде растение непременно отвечает временным, большей частью обратимым

торможением ростовых процессов. Частое и продолжительное торможение роста сельскохозяйственных растений означает незавершение их жизненного цикла. Следовательно, необходимо разработать конкретно для Сибири пути и приемы, направленные прежде всего на внешнее регулирование роста растений.

В биологии картофеля от естественного или искусственного торможения роста вегетативных органов зависит время, интенсивность закладки клубней, их формирование и вызревание. Процесс клубнеобразования как этап онтогенеза картофельного растения определен генетически, внешней и внутренней возможностью реализации этой программы. Клубень образуется и развивается на верхушке столона, рост которого прекращается к 6-му этапу органогенеза, когда завершается формирование органов цветка [1, 2]. Первым признаком клубнеобразования является слабое вздутие последнего и предпоследнего из удлиняющихся междоузлий позади верхушечной почки столона, вызываемое делением клеток в сердцевине и периферических слоях коры [3].

По вопросу о том, что же инициирует заложение столонов, клубней, почему в одних случаях они образуются раньше, а в других позднее, формируются быстрее или медленнее, исследователями отмечена определенная роль концентрации углеводов (сахара) и эндогенных регуляторов роста. Так, авторы [4—12] обнаружили, что самое раннее завязывание клубней наблюдается у тех растений, у которых баланс между образованием ассимилятов и использованием их на вегетативный рост сохраняется на таком уровне, когда постоянно имеется избыток ассимилятов. Такие факторы, как пониженная температура, сильная солнечная радиация, недостаток воды, малое количество питательных веществ в почве, способствуют завязыванию клубней именно благодаря повышению концентрации углеводов в кончиках столонов.

Другие исследователи [13—18] считают, что это явление имеет скорее гормональную основу. Многократно наблюдениями практиков-картофелеводов установлено, что клубнеобразование всегда связано с задержкой роста побегов. Так, например, удаление вегетативных точек роста (прищипка) неизменно вызывало усиление образования новых клубней [19, 20].

Основываясь на этой известной биологической особенности клубнеобразования картофеля, в условиях короткого вегетационного периода Сибири важно было найти средства управления этим процессом, его ведущей частью — транспортом соединений трофического назначения. Ускорение начала заложения и формирования клубней у раннеспелых сортов позволит раньше получать картофель для летнего потребления, у поздних сортов удлинит период клубнеобразования, т. е. возможность их максимального роста, накопления ценных питательных веществ, а ускорение и улучшение прохождения завершающего этапа онтогенеза у поздних сортов улучшит вызревание клубней, увеличит их урожай и качество, что доказано приемом сепикации картофеля [21].

Настоящая статья посвящена некоторым итогам исследований роли искусственного обратимого торможения роста в ускорении начала заложения и формирования клубней.

Наиболее приемлемыми в полевых условиях являются химические средства регулирования роста [22]. Испытав несколько смесей, мы остановились на смеси фосфорного удобрения и 2,4-Д. Известно, что фосфор участвует в углеводном обмене (синтез, транспорт, отложение в запас [23, 24]), ускоряет развитие, процессы старения [25], а 2,4-Д (в малой концентрации) увеличивает проницаемость тканей листьев для фосфорной кислоты [26]. Данной смесью мы воздействовали не на досадочные клубни или рассаду, как это обычно делается в других известных, ускоряющих клубнеобразование агроприемах [27], а на вегетирующее растение в начальный период клубнеобразования, что для условий Сибири

более эффективно. Дело в том, что обычные агроприемы (прогрев, провяливание, проращивание, опудривание золой, макро-микроудобрения, надрезы и др.) направлены на активизацию прорастания клубней, что способствует ускорению роста, интенсификации фотосинтезов и в конечном счете повышению урожая. Мы сочли, что в условиях короткого лета и неблагоприятной для завершения вегетации растений осени воздействие необходимо в фазу клубнеобразования, что должно быть более эффективно. Для подтверждения этих предположений нами на первом этапе исследована динамика процесса роста, накопления сухого вещества, ведущих метаболитов в органах (азот, фосфор, углеводы), оттока, в частности азотистых соединений (по  $^{15}\text{N}$ ). Система эндогенных регуляторов роста будет предметом отдельной публикации.

#### ОРГАНИЗАЦИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проведены в период с 1973 по 1978 г. в лабораторных и полевых условиях. Сорт картофеля Прикульский ранний. Время обработки устанавливалось по началу цветения и дополнительно по достижению клубнями размера 3—4 см в диаметре, поскольку известно, что у многих сортов эти явления могут не совпадать [28]. Учет роста производили по динамике накопления сухого вещества органов [29] и изменению их линейных размеров. Состав смеси для поверхностной обработки: 30%-ный двойной суперфосфат + 0,05%-ная 2,4-Д (натриевая или аминная соли). Опытные растения обработаны раствором этой смеси; контрольные — водой. Расход раствора 400—600 л/га. Площадь делянки 20 м<sup>2</sup>, повторность четырехкратная. Ассимиляционную поверхность рассчитывали по методике Н. Ф. Коняева [30], углеводы — антроновым методом [31], азот, фосфор — калориметрическим методом [31]; для определения оттока азотистых соединений растения выращивали в полиэтиленовых ведрах. Меченый азот в форме (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> вносили путем трехразового с интервалом в 48 ч опрыскивания ботвы 1%-ным раствором. Свежий материал фиксировали в жидком азоте и сушили при 60°C.  $^{15}\text{N}$  определяли на масс-спектрометре MX-1304. Анализы проводили в день перед обработкой (в 10—11 ч утра) и 4—6 раз после обработки примерно в одно и то же время.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

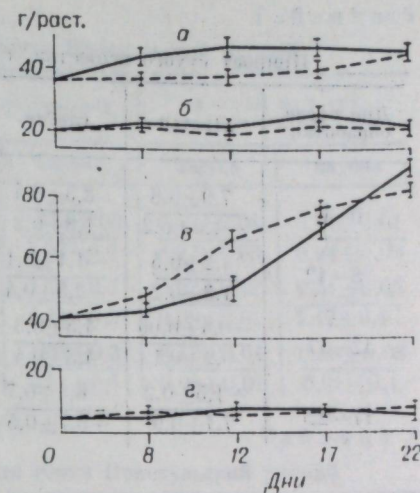
При анализе динамики накопления сухого вещества органами картофеля (см. рисунок) четко прослеживается замедление роста листьев у опытных растений уже на 8-й день после обработки и далее до 17-го дня. К 22-му дню опытные растения достигают контроля. У клубней, наоборот, в опытном варианте заметно увеличение содержания сухого вещества с 8-го по 17-й день после обработки, а к 22-му дню большее количество сухого вещества было в клубнях контроля. Различия в содержании сухого вещества в стеблях и корнях были незначительными. Приросты длины стеблей, числа листьев и площади листовой поверхности резко сокращаются в опыте в периоды 0—4 и 4—12 дней (табл. 1).

Та же картина выявлена измерением прироста сухого вещества органов по периодам 0—8 и 8—12 дней. Выделяется резкий прирост веса клубней и всего растения у опыта в период 8—12 дней после опрыскивания (табл. 2). Характер распределения суммы сахаров, крахмала, белка, органического кислоторастворимого фосфора между надземными и подземными органами растения позволяет предполагать усиление нисходящих токов этих важных соединений после обработки (табл. 3, 4).

Итак, применяя обработку растений картофеля в определенный период онтогенеза и определенным составом соединений, временно затормозив рост надземных вегетативных органов, можно ускорить процесс

образования, роста и формирования клубней (табл. 6). Происходит ускоренное изменение конкурентной способности за обладание метаболитами в системе лист — клубень в пользу последних. Так, уже на 8-й день после обработки в листьях и стеблях опыта было 31,6% сахаров от общего их количества в растении, а в контроле 42,0%, соответственно в клубнях — 68,4 и 58,0 (см. табл. 3). К 12-му дню эти различия более значительны, а к 17-му дню начинают сглаживаться, и к этому времени в листьях и стеблях опыта содержалось 24,6% сахаров от их общего количества, в контроле — 30,8%, в клубнях соответственно — 75,2 и 69,1%. Количество крахмала за все время наблюдения значительно уменьшается в листьях опыта по сравнению с контролем и, наоборот, увеличивается в клубнях, по видимому, за счет перевода крахмала в транспортабельные формы и оттоков.

Наибольшая разница между вариантами в содержании крахмала клубней отмечена на 12-й день после обработки и составила 38 мг/г сух. вещества (+ 10,8% к контролю) (см. табл. 4). Из табл. 4 также видно, что в листьях опытного варианта заметно снижается количество белкового азота на 8-й и 12-й день после обработки. Так, если в опыте на 8-й день в листьях было 8,22 мг/г сух. вещества белкового азота, то в контроле — 9,96 мг, а на 12-й день — 7,73 и 11,94 мг соответственно. В клубнях опыта отмечено повышение содержания белкового азота, особенно заметное на 12-й день (разница между опытом и контролем составила 0,6 мг/г сух. вещества — 40%). К 22-му дню после обработки различия между вариантами по содержанию белкового азота незначительны. Такой характер распределения азота белковых соединений может указывать на замедление синтеза и распад белка в листьях, частичную переброску азотистых соединений в другие органы в первые 12 дней после обработки. Интенсификацию оттока азотистых соединений допускает опыт с меткой ( $^{15}\text{N}$ ) (см. табл. 5). Четко прослеживается в течение всего времени наблюдения меньшее содержание меченого азота в сухом веществе листьев опыта по сравнению с контролем и, наоборот, большее его содержание в клубнях опыта, чем в клубнях контроля. Аналогично изменением содержания белкового азота в листьях



Динамика накопления сухого вещества органами картофеля (мелкоделличный опыт, 1975 г.).

а) Листья; б) стебли; в) клубни; г) корни. — контроль; - - - опыт.

Таблица 1

Динамика роста побега (мелкоделличный опыт, 1978 г.)

| Дни после обработки | Длина стебля, см          | Длина листа, см           | Количество листьев, шт/раст | Площадь листовой поверхности, м <sup>2</sup> /раст |
|---------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|--|
| 0—4                 | $2,0 \pm 0,2$             | $1,0 \pm 0,2$             | $43,3 \pm 5,1$              | $0,76 \pm 0,1$                                     |
|                     | $1,0 \pm 0,1 \approx 2,0$ | $1,0 \pm 0,2 \approx 1,0$ | $14,6 \pm 2,3 \approx 3,0$  | $0,31 \pm 0,04 \approx 2,5$                        |
| 4—12                | $4,5 \pm 0,5$             | $1,3 \pm 0,1$             | $46,7 \pm 4,8$              | $1,08 \pm 0,2$                                     |
|                     | $2,0 \pm 0,2 \approx 2,3$ | $1,3 \pm 0,2 \approx 1,0$ | $39,4 \pm 2,8 \approx 1,2$  | $0,76 \pm 0,1 \approx 1,4$                         |
| 12—22               | $1,3 \pm 0,1$             | —                         | $44,7 \pm 4,1$              | $0,94 \pm 0,1$                                     |
|                     | $1,5 \pm 0,3 \approx 0,9$ | —                         | $38,3 \pm 1,3 \approx 1,2$  | $0,53 \pm 0,05 \approx 1,8$                        |

Примечание. В табл. 1—6 над чертой — контроль, под чертой — опыт.

Таблица 2

Прирост сухого вещества, г/раст. (мелкодецидный опыт, 1975 г.)

| Дни после обработки | Листья                           | Стебли                           | Клубни                          | Корни                             | Все растение                     |
|---------------------|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|
| 0-8                 | $7.9 \pm 0.8$<br>$-1.0 \pm 0.2$  | $2.5 \pm 0.4$<br>$1.8 \pm 0.2$   | $4.6 \pm 0.6$<br>$8.3 \pm 0.9$  | $1.0 \pm 0.1$<br>$0.9 \pm 0.1$    | $16.0 \pm 1.8$<br>$12.0 \pm 1.0$ |
| 8-12                | $4.2 \pm 0.5$<br>$1.3 \pm 0.2$   | $-1.1 \pm 0.1$<br>$-2.5 \pm 0.4$ | $6.7 \pm 0.6$<br>$17.8 \pm 1.2$ | $0.4 \pm 0.05$<br>$0.8 \pm 0.07$  | $10.2 \pm 1.0$<br>$17.5 \pm 1.5$ |
| 12-17               | $-0.4 \pm 0.06$<br>$0.9 \pm 0.1$ | $4.5 \pm 0.3$<br>$4.3 \pm 0.4$   | $18.3 \pm 1.7$<br>$9.2 \pm 1.0$ | $0.2 \pm 0.03$<br>$0.8 \pm 0.09$  | $22.6 \pm 2.4$<br>$15.2 \pm 1.7$ |
| 17-22               | $-1.5 \pm 0.2$<br>$7.1 \pm 0.9$  | $-6.4 \pm 0.7$<br>$-3.7 \pm 0.5$ | $19.4 \pm 2.1$<br>$6.7 \pm 0.5$ | $0.5 \pm 0.05$<br>$-0.2 \pm 0.01$ | $12.0 \pm 1.4$<br>$9.9 \pm 1.3$  |

Таблица 3

Распределение суммы сахаров (г/раст.) в над- и подземных органах растений картофеля (1975 г.)

| Дни после обработки | Листья, стебли, клубни |     | Листья, стебли |      | Клубни         |      |
|---------------------|------------------------|-----|----------------|------|----------------|------|
|                     | г                      | %   | г              | %    | г              | %    |
| 0                   | $29.0 \pm 3.0$         | 100 | $10.8 \pm 1.2$ | 37,2 | $18.2 \pm 1.4$ | 62,8 |
| 8                   | $37.9 \pm 2.0$         | 100 | $15.9 \pm 1.6$ | 42,0 | $22.0 \pm 1.8$ | 58,0 |
|                     | $35.8 \pm 1.5$         | 100 | $11.3 \pm 1.0$ | 31,6 | $24.5 \pm 1.0$ | 68,4 |
| 12                  | $40.8 \pm 2.8$         | 100 | $16.8 \pm 1.8$ | 41,2 | $24.0 \pm 2.1$ | 58,8 |
|                     | $49.5 \pm 3.1$         | 100 | $12.5 \pm 1.1$ | 25,3 | $37.0 \pm 3.4$ | 74,7 |
| 17                  | $62.5 \pm 2.1$         | 100 | $19.3 \pm 1.7$ | 30,8 | $43.2 \pm 2.8$ | 69,1 |
|                     | $65.2 \pm 1.8$         | 100 | $16.2 \pm 1.1$ | 24,6 | $49.0 \pm 2.1$ | 75,2 |

Таблица 4

Динамика содержания метаболитов в органах картофеля, (мг/г сух. вещества) 1975 г.

| Дни после обработки | Крахмал        |                  | Азот белковый   |                | Фосфор органический кислоторастворимый |                 |
|---------------------|----------------|------------------|-----------------|----------------|--|-----------------|
|                     | листья         | клубни           | листья          | клубни         | листья                                 | клубни          |
| 0                   | $38.0 \pm 3.8$ | $320.0 \pm 20.4$ | $8.80 \pm 1.0$  | $1.25 \pm 0.2$ | $1.81 \pm 0.1$                         | $2.23 \pm 0.2$  |
| 8                   | $41.0 \pm 2.7$ | $363.0 \pm 21.4$ | $9.96 \pm 0.9$  | $1.40 \pm 0.1$ | $1.94 \pm 0.2$                         | $2.21 \pm 0.3$  |
|                     | $33.0 \pm 2.1$ | $324.0 \pm 21.3$ | $8.22 \pm 0.4$  | $1.35 \pm 0.9$ | $1.48 \pm 0.1$                         | $3.34 \pm 0.3$  |
| 12                  | $35.0 \pm 0.4$ | $351.0 \pm 27.4$ | $11.94 \pm 1.2$ | $1.52 \pm 0.2$ | $3.39 \pm 0.3$                         | $2.70 \pm 0.3$  |
|                     | $25.0 \pm 0.3$ | $389.0 \pm 11.6$ | $7.73 \pm 0.8$  | $2.12 \pm 0.1$ | $2.22 \pm 0.2$                         | $3.89 \pm 0.4$  |
| 17                  | $36.0 \pm 3.2$ | $456.0 \pm 11.4$ | $10.43 \pm 0.6$ | $1.25 \pm 0.2$ | $1.82 \pm 0.1$                         | $0.65 \pm 0.04$ |
|                     | $12.0 \pm 1.5$ | $487.0 \pm 10.9$ | $10.51 \pm 0.7$ | $1.36 \pm 0.1$ | $1.59 \pm 0.1$                         | $0.65 \pm 0.03$ |
| 22                  | $30.0 \pm 2.6$ | $560.0 \pm 31.1$ | $9.32 \pm 0.4$  | $1.33 \pm 0.1$ | $1.68 \pm 0.2$                         | $0.97 \pm 0.1$  |
|                     | $18.0 \pm 2.2$ | $645.0 \pm 34.4$ | $9.11 \pm 0.3$  | $1.27 \pm 0.1$ | $1.60 \pm 0.1$                         | $0.94 \pm 0.1$  |

и клубнях меняется содержание органического кислоторастворимого фосфора, а именно: с 8-го по 12-й день после обработки в листьях опыта по сравнению с контролем уменьшается количество органического кислоторастворимого фосфора, в клубнях же — увеличивается. К 22-му дню после обработки различия между вариантами сглаживаются (см. табл. 4).

Таким образом, после обработки растений высокой концентрацией фосфорного удобрения в течение первых 12 дней тормозится рост листовидной части, процесс новообразования листьев, создаются условия

Таблица 5

Транспорт  $^{15}\text{N}$  в клубни картофеля сорта Прикульский ранний

| Дни после обработки | Общий азот, мг/г сух. вещества |                 | Азот-15, % обогащения |                 | Азот-15, мг/г сух. вещества |                 |
|---------------------|--------------------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|-----------------------------|-----------------|
|                     | листья                         | клубни          | листья                | клубни          | листья                      | клубни          |
| 4                   | $12.30 \pm 0.8$                | $24.26 \pm 1.1$ | $4.44 \pm 0.4$        | $0.47 \pm 0.05$ | $0.55 \pm 0.04$             | $0.11 \pm 0.01$ |
|                     | $10.80 \pm 0.4$                | $26.06 \pm 1.3$ | $2.06 \pm 0.2$        | $3.52 \pm 0.4$  | $0.22 \pm 0.03$             | $0.94 \pm 0.09$ |
| 7                   | $12.70 \pm 0.4$                | $23.46 \pm 1.4$ | $1.73 \pm 0.2$        | $2.16 \pm 0.2$  | $0.22 \pm 0.02$             | $0.51 \pm 0.05$ |
|                     | $11.81 \pm 0.3$                | $28.37 \pm 1.6$ | $0.78 \pm 0.06$       | $4.11 \pm 0.5$  | $0.09 \pm 0.01$             | $1.17 \pm 0.1$  |
| 13                  | $12.79 \pm 0.9$                | $22.52 \pm 1.6$ | $0.94 \pm 0.08$       | $3.01 \pm 0.3$  | $0.12 \pm 0.01$             | $0.68 \pm 0.08$ |
|                     | $12.98 \pm 0.7$                | $25.96 \pm 1.9$ | $0.62 \pm 0.06$       | $3.51 \pm 0.4$  | $0.08 \pm 0.01$             | $0.91 \pm 0.1$  |

Таблица 6

Фракционный состав клубней картофеля сорта Прикульский ранний

| Дни после обработки | Вес, г/раст      |                 |                  | Количество, шт/раст. |               |                |
|---------------------|------------------|-----------------|------------------|----------------------|---------------|----------------|
|                     | всего            | <40 г           | >40 г            | всего                | <40 г         | >40 г          |
| 0                   | $301.6 \pm 11.6$ | $78.3 \pm 6.0$  | $223.3 \pm 10.3$ | $9.5 \pm 0.6$        | $3.7 \pm 0.3$ | $5.8 \pm 0.3$  |
| 4                   | $365.5 \pm 13.3$ | $83.2 \pm 4.1$  | $282.3 \pm 11.3$ | $10.6 \pm 0.7$       | $4.3 \pm 0.2$ | $6.3 \pm 0.4$  |
|                     | $359.2 \pm 14.6$ | $79.2 \pm 4.3$  | $280.0 \pm 14.7$ | $12.6 \pm 0.9$       | $5.3 \pm 0.4$ | $7.3 \pm 0.4$  |
| 11                  | $506.1 \pm 16.3$ | $92.7 \pm 6.1$  | $413.4 \pm 20.0$ | $11.1 \pm 1.0$       | $5.2 \pm 0.5$ | $5.9 \pm 0.6$  |
|                     | $676.2 \pm 24.4$ | $126.7 \pm 9.3$ | $549.5 \pm 29.1$ | $16.5 \pm 1.4$       | $8.7 \pm 0.7$ | $7.5 \pm 0.6$  |
| 16                  | $607.5 \pm 21.1$ | $132.5 \pm 9.1$ | $475.0 \pm 14.4$ | $12.5 \pm 1.2$       | $6.1 \pm 0.2$ | $6.4 \pm 0.4$  |
|                     | $678.3 \pm 19.6$ | $113.8 \pm 9.0$ | $564.5 \pm 19.9$ | $16.6 \pm 1.3$       | $6.6 \pm 0.5$ | $10.0 \pm 0.6$ |

для появления подвижных форм углеводов, азотистых, фосфорных соединений в листьях, повышается конкурентоспособность клубней, усиливаются нисходящие токи веществ и в результате ускоряется процесс клубнеобразования.

## ВЫВОДЫ

1. Обработка растений картофеля раствором 30%-ного двойного суперфосфата в смеси с 0,05%-ным 2,4-Д в начальный период клубнеобразования (размер клубней 3—4 см в диаметре) вызывает временное, обратимое торможение роста подземных вегетативных органов.

2. Повышается конкурентоспособность в использовании метаболитов у клубней, в результате чего из листьев усиливаются оттоки углеводов, азотистых и фосфорных соединений.

3. Активный нисходящий ток веществ трофического назначения вызывает ускорение заложения и формирования клубней.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
31/V 1979

## ЛИТЕРАТУРА

- Маркаров А. М., Свердлова Е. Л. Этапы образования столонов и клубней картофеля в условиях оптимального увлажнения почвы. — В кн.: Влияние разной влажности почвы на физиологию культурных растений. Л., 1977. с. 57—60.
- Свердлова Е. Л. Начало образования клубней в онтогенезе картофеля. — В кн.: Рост, развитие и урожайность растений в условиях европейского Северо-Востока РСФСР. Вологда, 1978. вып. 5. с. 25—40.
- Слейтер Дж. У. Роль ростовых веществ в развитии столонов. — В кн.: Рост и развитие картофеля. М., Колос, 1966. с. 128—148.
- Mes M. G., Menge S. Potato shoot and tuber cultures in vitro. — *Physiol Plantarum*, 1954, v. 8, p. 637—639.



ли в центрифуге К-24 (ГДР). Осадок митохондрий ресуспендировали в 0,5 мл среды, содержащей сахарозу (0,5М) и трис-НСI буфер (0,05М, рН 7,45). Из полученной суспензии митохондрий брали пробу на белок (0,605 мл), который определяли по методу Лоури [8]. Остальные 0,45 мл суспензии митохондрий (9—10 мг белка) использовали для исследования состава и количества свободных жирных кислот.

**Определение свободных жирных кислот.** Суспензию митохондрий фиксировали кипящим метанолом [9] и к ней добавляли хлороформ с расчетом, чтобы соотношение хлороформа и метанола было 2:1. Экстракцию проводили на качалке в течение 30 мин. Для удаления водорастворимых примесей к смеси добавляли 0,1%-ный NaCl из расчета 0,2 мл на 1 мл экстракта. Смесь энергично встряхивали до образования белой эмульсии и центрифугировали 10 мин при 3000 об/мин на центрифуге ЦЛС-3. Верхнюю водно-метанольную фазу промывали смесью воды, метанола и хлороформа (47:48:3). Затем процедуру получения эмульсии повторяли, добавляя 0,1%-ный NaCl. Смесь разделяли центрифугированием на два слоя, и в нижний, промытый хлороформом слой добавляли метанол, так чтобы при перемешивании раствор стал прозрачным. Экстракт упаривали на роторном испарителе при температуре 30°С. Липидный раствор наносили на пластинку Silufol и проводили разделение в системе растворителей гексан — диэтиловый эфир — ледяная уксусная кислота (88:18:1). В качестве свидетеля использовали линолеовую кислоту. Пятна липидов проявляли в парах иода. С полосы, соответствующей жирным кислотам, соскабливали адсорбент, элюировали смесью хлороформ — метанол — эфир (1:1:1) и фильтровали на стеклянном фильтре [7]. Фильтрат разбавляли равным объемом бензола и упаривали на роторном испарителе до тех пор, пока в колбе не оставалось несколько капель раствора, добавляли к остатку еще небольшое количество бензола и повторяли упаривание.

Для анализа свободные жирные кислоты метилировали диазометаном. Методику [10] несколько модифицировали. В двухгорлую колбу, снабженную обратным холодильником и капельной воронкой, вносили 150 г КОН и смесь 40 мл этанола и 25 мл гидразин гидрата. Из капельной воронки в колбу приливали смесь хлороформа и этанола (2:1). Выделяющийся диазометан поступал через обратный холодильник и отводную трубку в пробирку с пробой кислот, растворенных в серном эфире. Полное метилирование смеси кислот определяли по устойчивой соломенно-желтой окраске эфирного раствора и по исчезновению пузырьков выделяющегося азота. После окончания метилирования избыток диазометана и растворитель отдували азотом до объема, удобного для взятия щипцем.

Анализ проводился на хроматографе «Хром-4» (ЧССР), длина колонки 3,5 м, внутренний диаметр 3 мм; твердый носитель — приготовленное в лаборатории пористое стекло (размер частиц 0,2—0,3 мм), неподвижная фаза — полиэтиленгликольадипнат (10%); температура термостата 210°, испарителя — 250°; детектор пламенно-ионизационный; скорость водорода 25 мл/мин, воздуха — 300 мл/мин, газа-носителя (гелий) — 60 мл/мин.

В качестве внутреннего стандарта был выбран диметилловый эфир себациновой кислоты, который удобен тем, что выходит приблизительно на равном расстоянии между пальмитиновой и стеариновой кислотами, на месте, не занятом другими кислотами.

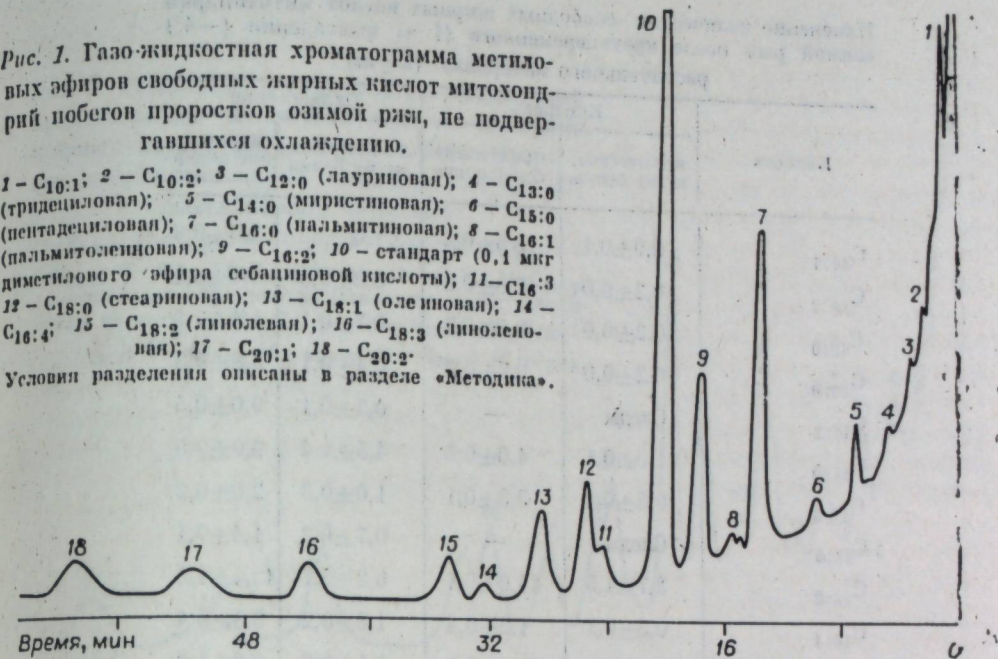
#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлена хроматограмма метиловых эфиров свободных жирных кислот митохондрий контрольных растений озимой ржи. Можно отметить довольно большое разнообразие жирных кислот, идентификации

Рис. 1. Газо-жидкостная хроматограмма метиловых эфиров свободных жирных кислот митохондрией побегов проростков озимой ржи, не подвергавшихся охлаждению.

1 — C<sub>10:1</sub>; 2 — C<sub>10:2</sub>; 3 — C<sub>12:0</sub> (лауриновал); 4 — C<sub>13:0</sub> (тридециловал); 5 — C<sub>14:0</sub> (миристиновал); 6 — C<sub>15:0</sub> (пентадециловал); 7 — C<sub>16:0</sub> (пальмитиновал); 8 — C<sub>16:1</sub> (пальмитолеиновал); 9 — C<sub>16:2</sub>; 10 — стандарт (0,1 мкг диметиллового эфира себациновой кислоты); 11 — C<sub>16:3</sub>; 12 — C<sub>18:0</sub> (стеариновал); 13 — C<sub>18:1</sub> (олеиновал); 14 — C<sub>18:2</sub>; 15 — C<sub>18:3</sub> (линолевал); 16 — C<sub>18:3</sub> (линоленовал); 17 — C<sub>20:1</sub>; 18 — C<sub>20:2</sub>.

Условия разделения описаны в разделе «Методика».



которых проведена как с применением стандартов, так и путем сравнения полученных результатов с литературными данными [11, 12]. Видно, что в митохондриях исследуемого объекта имеются свободные жирные кислоты содержащие в молекуле от 10 до 20 углеродных атомов. Обнаружены как насыщенные кислоты, так и кислоты с одной или несколькими ненасыщенными связями. Следует заметить, что кислоты C<sub>10</sub>—C<sub>15</sub> представлены небольшими пиками, в то время как жирные кислоты C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> демонстрируют большие и хорошо выраженные пики. Такое заключение о преобладании кислот C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> подтверждается результатами, полученными в нескольких опытах и представленными в таблице в виде средних величин. Из таблицы видно, что каждая из таких кислот, как C<sub>10:2</sub>, C<sub>12:0</sub>, C<sub>13:0</sub>, составляет менее 1%, а все C<sub>10</sub>—C<sub>15</sub> менее 15% в суммарной фракции. В то же время на долю кислот C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> приходится 86,6%. Причем ненасыщенные кислоты среди C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> составляют 56,6%, насыщенные — 30% от общего количества. Отношение содержания ненасыщенных кислот к насыщенным у C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> равно 1,8. Это же отношение в суммарной фракции свободных жирных кислот равно 1,5, а среди C<sub>10</sub>—C<sub>15</sub>—0,5. Следовательно, основные ненасыщенные свободные жирные кислоты в митохондриях озимой ржи — это C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub>. Результаты, показывающие преобладание этих кислот в растительных митохондриях, согласуются с литературными данными [13].

Применение внутреннего стандарта позволило количественно определить отдельные кислоты и всю суммарную фракцию свободных жирных кислот в митохондриях (см. таблицу). В результате исследования установлено, что митохондрии контрольных растений озимой ржи содержат около 25 нг свободных жирных кислот на 1 мг митохондриального белка, найденного по методу Лоури. Среди отдельных кислот наибольшее количество (по 3,7 нг на 1 мг белка) приходится на пальмитиновую и стеариновую кислоты, затем идут ненасыщенные кислоты C<sub>16:2</sub>, и C<sub>18:1</sub> и C<sub>18:3</sub>.

Кратковременное охлаждение растительного материала приводит к определенным изменениям в относительном и абсолютном количестве свободных жирных кислот митохондрий озимой ржи. При сравнении хроматограмм жирных кислот митохондрий контрольных и охлажденных растений можно отметить появление после охлаждения двух новых пи-

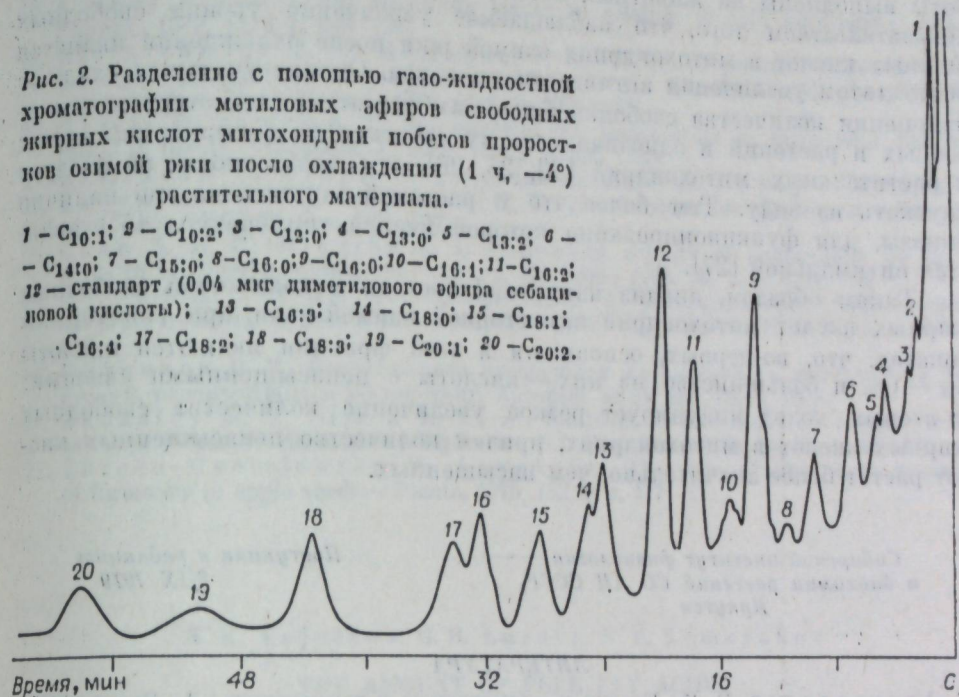
Изменение количества свободных жирных кислот митохондрий озимой ржи после кратковременного (1 ч) охлаждения ( $-4^{\circ}$ ) растительного материала ( $\bar{x} \pm m$ )

| Кислота             | Контроль                |                       | Охлаждение              |                       |
|---------------------|-------------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|
|                     | количество, мг/мг белка | процентное содержание | количество, мг/мг белка | процентное содержание |
| C <sub>10:1</sub>   | 0,9±0,1                 | 3,6±0,4               | 1,0±0,3                 | 2,0±0,8               |
| C <sub>10:2</sub>   | 0,2±0,0                 | 0,8±0,2               | 0,2±0,0                 | 0,4±0,1               |
| C <sub>12:0</sub>   | 0,2±0,0                 | 0,8±0,2               | 0,7±0,1                 | 1,4±0,1               |
| C <sub>13:0</sub>   | 0,2±0,0                 | 0,8±0,2               | 0,4±0,1                 | 0,8±0,3               |
| C <sub>13:2</sub>   | Следы                   | —                     | 0,3±0,1                 | 9,0±0,5               |
| C <sub>14:0</sub>   | 1,0±0,1                 | 4,0±0,6               | 4,5±1,4                 | 9,0±0,5               |
| C <sub>15:0</sub>   | 0,8±0,1                 | 3,3±0,1               | 1,0±0,3                 | 2,0±0,2               |
| i-C <sub>16:0</sub> | Следы                   | —                     | 0,7±0,2                 | 1,4±0,1               |
| C <sub>16:0</sub>   | 3,7±1,5                 | 15,0±0,1              | 6,2±0,7                 | 12,4±1,3              |
| C <sub>16:1</sub>   | 0,3±0,1                 | 1,2±0,4               | 1,8±0,2                 | 3,8±0,4               |
| C <sub>16:2</sub>   | 2,8±0,9                 | 11,3±3,0              | 4,4±0,6                 | 8,8±1,0               |
| C <sub>16:3</sub>   | 0,8±0,2                 | 3,3±1,0               | 4,6±0,5                 | 9,0±0,5               |
| C <sub>18:0</sub>   | 3,7±0,4                 | 15,0±1,1              | 4,1±0,7                 | 8,2±0,7               |
| C <sub>18:1</sub>   | 3,0±0,5                 | 12,2±1,4              | 3,1±0,5                 | 6,2±1,0               |
| C <sub>16:4</sub>   | 0,4±0,1                 | 1,6±0,5               | 3,5±0,5                 | 7,0±0,9               |
| C <sub>18:2</sub>   | 1,3±0,2                 | 5,3±0,9               | 2,8±0,6                 | 5,6±0,8               |
| C <sub>18:3</sub>   | 2,3±0,1                 | 9,4±1,3               | 4,5±0,7                 | 9,0±0,5               |
| C <sub>20:1</sub>   | 1,7±0,1                 | 7,0±1,2               | 2,9±0,7                 | 5,8±0,0               |
| C <sub>20:2</sub>   | 1,3±0,1                 | 5,3±0,9               | 3,3±0,2                 | 6,6±0,6               |
| Сумма . . .         | 24,6±3,4                | 100%                  | 50,0±7,6                | 100%                  |

ков, соответствующих кислотам C<sub>13:2</sub> и i-C<sub>16:0</sub> (рис. 1, 2). После действия холода общее количество свободных жирных кислот увеличилось в 2 раза (см. таблицу). Причем выросло абсолютное число всех идентифицированных кислот. Это увеличение коснулось как насыщенных, так и ненасыщенных жирных кислот. Однако наиболее резко выросло количество ненасыщенных кислот. Например, охлаждение стимулировало увеличение C<sub>16:1</sub> и C<sub>16:3</sub> почти в 6 раз, C<sub>16:4</sub> в 9 раз, в то время как количество отдельных насыщенных кислот возросло примерно в 1,5 раза. Исключение составляет миристиновая кислота (увеличение в 4,5 раза). После охлаждения отношение количества ненасыщенных жирных кислот к насыщенным в суммарной фракции составило 1,8, кислоты C<sub>10</sub> — C<sub>15</sub> — 16%. Причем среди них выросло относительное количество насыщенных кислот (отношение ненасыщенных кислот — к насыщенным кислотам равно 0,25). Как и в контроле, основной состав свободных жирных кислот митохондрий составили кислоты C<sub>16</sub> — C<sub>20</sub>, на их долю приходится 84% суммарной фракции. Охлаждение стимулировало увеличение их абсолютного количества. Причем содержание ненасыщенных кислот увеличилось в большей степени, чем насыщенных. Например, первые выросли с 13,9 мг/мг белка в контроле до 30,9 мг/мг белка после охлаждения, а вторые с 7,4 до 11,0 мг/мг белка. Отношение ненасыщенных кислот к насыщенным среди C<sub>16</sub> — C<sub>20</sub> составило 2,8.

Рис. 2. Разделение с помощью газо-жидкостной хроматографии метиловых эфиров свободных жирных кислот митохондрий побегов проростков озимой ржи после охлаждения (1 ч,  $-4^{\circ}$ ) растительного материала.

1 — C<sub>10:1</sub>; 2 — C<sub>10:2</sub>; 3 — C<sub>12:0</sub>; 4 — C<sub>13:0</sub>; 5 — C<sub>13:2</sub>; 6 — C<sub>14:0</sub>; 7 — C<sub>15:0</sub>; 8 — C<sub>16:0</sub>; 9 — C<sub>16:1</sub>; 10 — C<sub>16:2</sub>; 11 — C<sub>16:3</sub>; 12 — стандарт (0,04 мг диметилового эфира себациновой кислоты); 13 — C<sub>16:3</sub>; 14 — C<sub>18:0</sub>; 15 — C<sub>18:1</sub>; 16 — C<sub>16:4</sub>; 17 — C<sub>18:2</sub>; 18 — C<sub>18:3</sub>; 19 — C<sub>20:1</sub>; 20 — C<sub>20:2</sub>.



Результаты, показывающие увеличение количества и ненасыщенности свободных жирных кислот в митохондриях растительных объектов после охлаждения, согласуются с литературными данными об аналогичных изменениях, но либо в мембранных липидах митохондрий [14, 15], либо в общем гомогенате той или иной ткани растений [3, 16, 17]. Общий вывод из таких работ содержит в себе тезис о том, что повышение процентного содержания ненасыщенных жирных кислот липидов мембран при снижении температуры у холодоустойчивых растений приводит к изменению текучести мембран [2, 3, 4, 18] и направлено на поддержание их функционального состояния [1]. В противоположность этим данным роль повышения ненасыщенности свободных жирных кислот при охлаждении остается пока неясной, так же как неясны ни механизмы этой адаптационной реакции, ни то, что является фактором, запускающим изменение жирнокислотного состава. Возможно, это сама температура, действие которой опосредовано содержанием кислорода [19]. Это допущение подтверждается работой Харриса и Джеймса, показавшими, что повышение концентрации кислорода в растворе при снижении температуры сопровождается увеличением содержания ненасыщенных жирных кислот [20].

Что касается увеличения под действием холода количества свободных жирных кислот в митохондриях растений, то можно, видимо, представить себе два пути, ведущих к такому увеличению: 1) синтез de novo, 2) активация липолиза. Первое предположение кажется маловероятным из-за слишком небольшого промежутка времени между началом действия холода и моментом взятия митохондрий для анализа (1 ч экспозиции плюс 20 мин выделения митохондрий). Косвенным подтверждением для второго предположения, наперво, могут служить результаты, полученные в работах В. П. Скулачева с соавторами [5].

Доказано, что охлаждение животных вызывает быстрое и значительное увеличение уровня свободных жирных кислот за счет активации липолиза [6, 21]. Действительно, повышение активности липолитических ферментов при низких температурах — явление известное [22]. На связь между количеством свободных жирных кислот в митохондриях и активностью липолиза указывается в ряде работ [23, 24]. Поскольку эти ра-

боты выполнены на животных объектах, они, видимо, не могут служить доказательством того, что наблюдаемое увеличение уровня свободных жирных кислот в митохондриях озимой ржи после охлаждения является результатом увеличения активности липолиза. Однако учитывая сходные изменения количества свободных жирных кислот при гипотермии у животных и растений и однозначность их действия на функции животных и растительных митохондрий [23, 25, 26], эту возможность не следует упускать из виду. Тем более что у растений также показано наличие липазы, для функционирования которой низкая температура (5°) является оптимальной [27].

Таким образом, анализ изменений состава и количества свободных жирных кислот митохондрий зимостойкой озимой ржи при гипотермии показал, что, во-первых, основными в этой фракции являются кислоты C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> и большинство из них — кислоты с ненасыщенными связями; во-вторых, холод индуцирует резкое увеличение количества свободных жирных кислот в митохондриях, причем количество ненасыщенных кислот растет более значительно, чем насыщенных.

Сибирский институт физиологии  
и биохимии растений СО АН СССР,  
Иркутск

Поступила в редакцию  
3/IX 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Клетки макромолекулы и температура. Л., Наука, 1975. 329 с.
2. Lyons J. M. Chilling injury in plant.—Ann. Rev. Plant physiol., 1973, 24, p. 445—466.
3. Roche I. A. de la, Andrews C. J., Pomeroy M. R., Weinberger P., Kates M. Lipid changes in winter wheat seedling (*Triticum aestivum*) at temperatures induced cold hardiness.—Canad. J. Bot., 1972, 50, 12, p. 2401—2409.
4. Kane O., Marcellin P., Mazljak P. Incidence of ripening and chilling injury on oxidative activities and fatty acid composition of the mitochondria from mango fruits.—Plant Physiol., 1973, 61, 4, p. 634—638.
5. Левачев М. М., Мишукова Е. А., Сивкова В. Г., Скулачев В. П. Энергетический обмен голуби при самосогревании после гипотермии.—Биохимия, 1965, 30, 4, с. 864—870.
6. Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М., Наука, 1972. 203 с.
7. Кейтс М. Техника липидологии. М., Мир, 1975. 322 с.
8. Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randel R. Protein measurement with the folin phenol reagent.—J. Biol. Chem., 1951, 193, p. 265—275.
9. Спинутина Н. Ф., Толстикова Г. В., Швец В. И. Выделение и фракционирование липидов колеоптилей кукурузы.—Физиол. раст., 1978, 25, 3, с. 610—614.
10. Юрьев Ю. И. Практические работы по органической химии. М., Изд-во МГУ, 1964. 419 с.
11. Kaneda T. Biosynthesis of branched chain fatty acids. II. Microbial synthesis of branched long chain fatty acids from certain short chain fatty acid substrates.—J. Biol. Chem., 1963, 238, 4, p. 1229—1235.
12. James A. T., Martin A. I. P. Gas-liquid chromatography: the separation and identification of the methyl esters of saturated and unsaturated acids from formic acid to n-octadecanoic acid.—Biochem. J., 1956, 63, 1, p. 144—152.
13. Moreau F., Dupont J., Lance C. Phospholipid and fatty acid composition of outer and inner membranes of plant mitochondria.—Biochim. biophys. acta, 1974, 345, 3, p. 294—304.
14. Rivera C. M., Penner D. Rapid changes in soybean root membrane lipids with altered temperature.—Phytochemistry, 1978, 17, 8, p. 1269—1272.
15. Pomeroy M. K., Roche I. A. de la, Miller R. W. Structural and functional responses of wheat mitochondria to growth at low temperature.—Plant Physiol., 1973, 51, Suppl., 26.
16. Grenier G., Willemot C. Lipid changes in roots of frost hardy and less hardy alfalfa varieties under hardening conditions.—Cryobiology, 1974, 11, p. 324—331.
17. Silva N. S. de. Phospholipid and fatty acid metabolism in relation of hardiness and vernalisation in wheat during low temperature adaptation to growth.—Z. Pflanzenphysiol., 1978, 86, 4, p. 313—322.

18. Kuiper P. J. C. Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness.—Plant Physiol., 1970, 45, 6, p. 648—686.
19. Kleinschmidt M. G., McMahon V. A. Effect of growth temperature on the lipid composition of *Cyanidium caldarium*. II. Glicolipid and phospholipid components.—Plant Physiol., 1970, 46, 2, p. 290—293.
20. Harris P., James A. T. The effect of low temperature on fatty acid biosynthesis in plants.—Biochem. J., 1969, 112, 3, p. 325—330.
21. Ньюсхолм Э., Старт К. Регуляция метаболизма. М., Мир, 1977, 406 с.
22. Рахимов М. М., Джанбаева И. Р. Липолитические ферменты.—Успехи совр. биол., 1977, 84, 3, с. 323—337.
23. Chan S. H. P., Higgins E. J. Uncoupling activity of endogenous free fatty acids in rat liver mitochondria.—Can. J. Biochem., 1978, 56, 2, p. 111—116.
24. Брагги Е. О. и др. Роль фосфолипазы А<sub>2</sub> в аноксическом повреждении энергозависимых функций митохондрий.—Вопр. мед. химии, 1977, 23, 5, с. 673—677.
25. Войников В. К. Последствие охлаждения на активность митохондрий растений, различающихся по генотипу. Автореф. канд. дис. Киев, 1978.
26. Baddeley M. S., Simon E. W. An inhibitor of mitochondrial oxidations in extracts prepared from senescing leaves.—J. Exp. Bot., 1969, 20, 62, p. 94—99.
27. Zarska-Maciejewska B., Lewak St. The role of lipases in removal of dormancy in apple seeds.—Planta, 1976, 132, 2, p. 177—181.

V. K. Vojnikov, G. B. Luzova, V. P. Lemzyakov

#### THE AMOUNT OF FREE FAT ACIDS IN WINTER RYE MITOCHONDRIA UNDER HYPOTHERMY

The composition and the amount of free fat acids in mitochondria of chilled (—4°C, 1h) etiolated shoots was studied by gas—chromatography in 2.5-day old seedlings of frost resistant winter rye variety Tulunskaya zelyonozernaya. Unchilled plant material was a control. Fat acids both saturated and unsaturated with 10—20 carbon atoms in a molecule were identified. In the control they accounted for 25 ng/mg protein mitochondria, of them 86% were C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> acids, among which the amount of unsaturated acids was 1.8 times more than saturated acids. Chilling promoted an increase in particular acids and the whole total fraction in general, unsaturated free fat acids being increased greater than saturated ones. In C<sub>16</sub>—C<sub>20</sub> acids unsaturated acids increased 2.8 times compared to saturated ones: the former increased from 13.9 to 30.9 ng/mg protein after chilling and the latter only from 7.4 to 11.0 ng/mg protein. Mitochondria were shown to have 50 ng of free fat acids per mg protein after chilling. The role of an increase in the amount of free fat acids promoted by a short-term chilling in mitochondria of frost-resistant plants is discussed.

УДК 547.814.5+577.15+631.553

В. Г. МИШАЕВА, Т. А. ЖАПАЕВА, Т. А. ВОЛХОНСКАЯ

#### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СУШКИ НА КОЛИЧЕСТВО ФЛАВОНОЛОВ И АКТИВНОСТЬ РАСЩЕПЛЯЮЩИХ ИХ ФЕРМЕНТОВ В РАСТЕНИЯХ ВОЛОДУШКИ

Флавоноидсодержащие растения находят применение в качестве источников капилляроукрепляющих, противовоспалительных, радиозащитных и иных лекарственных препаратов, а также представляют незаменимые компоненты пищевых рационов, обогащая их Р-витаминными веществами [1]. При заготовке подобных растений важно сохранить первоначальное содержание флавоноидов, поэтому актуальны вопросы сушки (фиксации) растительного материала, возможных изменений при этом Р-витаминноактивных веществ.



Зависимости флавоноидного состава от способов сушки и фиксации растений посвящено несколько работ. При этом исследователи исходили из представления о наличии ферментов в свежих растениях, и приемы сушки и фиксации сводились к цели — затормозить деятельность этих ферментов. Так, Флюк и Швабе [2], показав уменьшение количества флавоноидов при сушке листьев *Crataegus monogyna* в условиях различных температур, считают, что эта убыль объясняется наличием ферментов. Но доказательств присутствия флавоноидорасщепляющих ферментов авторы не приводят. Нами в ранних работах установлено, что условия сушки влияют на содержание флавонолов у володушки *Viburnum L.*: больше флавонолов в растениях, предварительно прогретых при 100°C в течение 15 мин и затем высушенных, чем в растениях непрогретых и высушенных на воздухе. Это наблюдение косвенно указывало на действие ферментов, расщепляющих флавонолы. Максимальное количество флавонолов мы нашли при быстрой фиксации растительного материала этанолом, что свидетельствовало, как и в предыдущей работе, об уменьшении количества флавонолов при сушке растений [3].

Между тем в работе В. А. Прутулы [4] с колючником Биберштейна имеются данные, отрицающие зависимость количества флавоноидов от режимов сушки. И, что особенно интересно, известны сведения об увеличении количества флавоноидов при высушивании растений: например, В. Олехнович-Степин [5] сообщал о возрастании содержания рутина у форзиции при ее высушивании на воздухе, на свету. Такое разнообразие данных обуславливается, по-видимому, спецификой самих объектов, а также условиями опытов. Однако во всех случаях очевидна нужда в знании характера изменений флавоноидов при обезвоживании растений. То, что во время сушки растений происходит частичный распад флавоноидной структуры, достаточно ясно доказывается уменьшением количества флавоноидов. Но возможны, по-видимому, и иные превращения. Так, данные работы с форзицией [5] говорят о возможном биосинтезе или, во всяком случае, гликозидирования в процессе высушивания растений; М. Штокер и Р. Поль [6] сообщали о наличии в листьях мяты после их длительной сушки при 80° дигидроксихромон-рутинозида, не свойственного свежим растениям и возникшего в процессе превращения флавоноидов. Недостаточность сведений о состоянии флавоноидов и расщепляющих их ферментов при высушивании растений побудила нас провести серию опытов по сушке растений володушки многожилчатой *V. multinerve DC.*, являющейся источником получения Р-витаминных препаратов [7].

Наряду со значительным количеством флавонолов во всех органах володушки мы впервые обнаружили высокоактивную ферментативную систему, способную катализировать расщепление флавонолов: их гидролиз под влиянием гликозидаз и дальнейшее расщепление флавоноловой структуры под действием пероксидаз [8, 9]. Эти ферменты обладают лабильностью в процессе развития растений [10]. Представлялось интересным выяснить влияние высушивания на состояние этой ферментной системы.

В опытах использовали проростки володушки многожилчатой, выращенные в помещении при дополнительном освещении, и листья взрослых растений (в фазе цветения), культивируемых на участке ЦСБС СО АН СССР. Растительный материал сушили при 20—22° на воздухе и при 70° в термостате до воздушно-сухого состояния. Контролем служил свежий материал. Содержание флавонолов определяли методом количественной хроматографии на бумаге [11]. При определении активности гликозидаз субстратом служил изорамнетин-3-рутинозид, выделенный нами из растения и составляющий основную долю общей суммы флавонолов этого вида. Гликозидазную активность определяли двумя способами: 1. 1 мл 1 мМ раствора гликозида в 1/15 М фосфатном буфере рН 5,9,

Количество флавонолов и активность флавонолрасщепляющих ферментов в свежих и высушенных растениях володушки многожилчатой

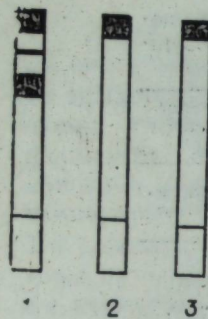
| Вариант                         | Количество флавонолов, мг/г абс. сухого веса | Активность расщепления флавонолов, мкМ/г абс. сух. / мин |               |
|---------------------------------|--|--|---------------|
|                                 |  | гликозидазная  | пероксидазная |
| <i>Проростки</i>                |  |  |               |
| Свежие растения                 | 29,8   | 21,5   | 79,0          |
| Высушенные при 20—22°           | 26,2   | 23,2   | 78,3          |
| Высушенные при 70°              | 21,5   | 8,4  | 40,1          |
| <i>Листья взрослых растений</i> |  |  |               |
| Свежие                          | 23,1   | 172,5  | 73,3          |
| Высушенные при 20—22°           | 11,1   | 185,0  | 62,7          |
| Высушенные при 70°              | 4,3  | 4,0  | 54,1          |

0,1—1,0 мл ферментного раствора доводили до 2 мл буфером, инкубировали при 25° в течение 1—60 мин. Реакцию останавливали нагреванием на кипящей водяной бане в течение 3 мин. Количество непрореагировавшего гликозида определяли методом хроматографии на бумаге. 2. В той же инкубационной смеси регистрировали спектры в интервале 330—500 нм, об активности судили по сдвигу максимума поглощения вследствие образования агликонов. Пероксидазную активность определяли следующим образом: 1 мл раствора изорамнетина в 1/15 М фосфатном буфере рН 4,5 (с добавлением 20%-ного этилового спирта), концентрации 0,05—0,2 мМ, 0,1—1,0 мл ферментного раствора доводили буфером до 2 мл, добавляли 1 каплю 0,3%-ного раствора H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и инкубировали при 25° в течение 0,5—60 мин. В процессе реакции регистрировали спектры в интервале 330—500 нм; о ферментативной активности судили по убыли поглощения. Электрофорез в полиакриламидном геле проводили в аппарате «Реанал», модель 69, со щелочной буферной системой рН 8,9 и с кислой буферной системой рН 4,3 без концентрирующего геля. Для обнаружения зон флавонолрасщепляющей активности гели разрезали на диски толщиной 2 мм, диски растирали с 1/15 М фосфатным буфером, и фильтрат вводили в описанные выше инкубационные среды.

Данные количественного анализа флавонолов в проростках и листьях взрослых растений володушки показывают (см. таблицу), что при высушивании снижается содержание флавонолов, причем в большей степени при сушке листьев взрослых растений, чем проростков.

Особое внимание привлекает флавонолы, — гликозидаз и пероксидаз. У растений, высушенных при 20—22°, гликозидазная активность не только сохраняется, но имеет тенденцию к некоторому увеличению по сравнению со свежими растениями. Воздействие же температурой 70° обуславливает резкое снижение гликозидазной активности. Иное наблюдали при анализе пероксидазной активности: она незначительно уменьшалась при воздушной сушке (20—22°) и сохранялась довольно высокой (более 50% первоначальной) у растений, высушенных при 70°. Это свидетельствует о меньшей устойчивости гликозидаз володушки к повышенным температурам по сравнению с пероксидазами, что находится в согласии с литературными сведениями об устойчивости пероксидаз к высоким температурам [12, 13].

Наряду с количественными изменениями флавонолрасщепляющих ферментов при сушке растений наблюдались некоторые качественные изменения, что отмечено нами при изучении пероксидаз. При электрофорезе в полиакриламидном геле гомогенатов из листьев володушки у



Электрофоретические спектры пероксидазы листьев володушки многожилчатой: свежих (1), высушенных при 20—22° (2), при 70° (3).

свежих растений обычно проявляются 3 молекулярные формы пероксидазы, в то время, как у высушенных при 20—22° — только одна форма, слабее выраженная. Но именно эта форма и катализирует расщепление флавонолов. У растительного материала, высушенного при 70°, качественная реакция на пероксидазы [14] обычно слабая и локализована в зоне, связанной с флавонолрасщепляющей активностью (см. рисунок).

Таким образом, при высушивании растений володушки уменьшение количества флавоноидов, по-видимому, связано с деятельностью флавонолрасщепляющих ферментов, устойчивых к обезвоживанию растений и сохраняющихся даже при действии повышенных температур сушки. Экспериментально установленный факт сохранения в сухих растениях володушки флавонолрасщепляющих ферментов может быть использован при разработке рациональных режимов сушки изученного и других флавоноидосодержащих растений.

Центральный сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
28/IX 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Запрометов М. И. Основы биохимии фенольных соединений. М., Высшая школа, 1974. 214 с.
2. Flück H., Schwabe H. Untersuchungen zur Pflanzenkonservierung im Temperaturbereich von 20—100° an Crataegus monogyna Jacq. 2. Enzymatischer Abbau von Flavonheterosiden.— *Planta medica*, 1968, H. 4, S. 377—387.
3. Минаева В. Г., Валущкая А. Г., Волхонская Т. А. О влиянии способов сушки и фиксации растений на их флавоноловый состав.— *Растит. ресурсы*, 1969, т. 5, вып. 2, с. 220—224.
4. Прутула В. А. Содержание флавоноидов в цветках колючника Биберштейна в зависимости от способов сушки.— В кн.: Изыскание фармакологических и химиотерапевтических средств из продуктов синтеза и природных веществ, вып. 10, Пермь, 1976, с. 63.
5. Olechnowicz-Stepien W. Przyczynę do badań nad metabolizmem z rutyny w kwiatach Forsythia sp.— *Acta pol. pharm.*, 1960, 17, N 2, p. 136—138.
6. Stocker M., Pohl R. Postmortal Bildung von 5,7-Dihydroxychromon-7-rutinosid in *Mentha longifolia*.— *Phytochemistry*, 1976, v. 15, № 4, S. 571.
7. Минаева В. Г., Соболевская К. А., Волхонская Т. А., Малых М. П., Ашихмина И. В. Авт. свидетельство № 238096, 1968.— *Бюл. изобретений*, 1969, № 9.
8. Минаева В. Г., Запрометов М. И. О превращении флавонолов в бесклеточных экстрактах репродуктивных органов володушки (*Bupleurum L.*).— *Докл. АН СССР*, 1973, т. 211, № 5, с. 1213—1216.
9. Жапаева Т. А. Флавонолпревращающий комплекс володушки (*Bupleurum L.*) и связь его активности с накоплением флавонолов. Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1978. 24 с.
10. Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, Наука, 1978. 255 с.
11. Минаева В. Г., Волхонская Т. А., Валущкая А. Г., Киселева А. В. О количественном определении флавоновых веществ в растениях.— В кн.: Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, Наука, 1967, с. 273—278.
12. Srivastava P. R. B. van Huijstee-Spectral and molekular properties of peanut peroxidase isozymes.— *Phytochem.*, 1977, v. 16, № 11, p. 1657—1659.
13. Березин И. В., Угарова И. И., Фельдман Д. П. Каталитические свойства и термостабильность пероксидазы из хрена, ковалентно связанной с сефалозой через углеводные остатки фермента.— *Биохимия*, 1977, т. 42, № 5, с. 926—933.
14. Сафонов В. И., Сафонова М. П. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле.— В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., Наука, 1971, с. 113—136.

V. G. Minayeva, T. A. Dzanayeva, T. A. Volchonskaya

#### THE EFFECT OF DRYING TEMPERATURE ON FLAVONOL CONTENT AND ACTIVITIES OF FLAVONOL DEGRADING ENZYMES

Flavonol content and the activities of flavonol degrading enzymes (PDE), of glycosidase and peroxidase group, were compared in seedlings and adult plant leaves of *Bupleurum multinerve*, dried at various temperatures. Flavonol content is shown to decrease when drying temperature was raised. PDE activities in plants dried at 20—22° are shown to decrease only slightly compared to those of alive plants. When dried at 70° plants still retained some of their initial PDE activities, though most of them were destroyed, glycosidases being affected to a greater extent than the peroxidases. Electrophoretic patterns of peroxidase activities were altered in plants which were subjected to drying.

УДК 581.13.133.8+628.516

М. Д. СТЕПАНОВА

#### СОСТОЯНИЕ И ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПШЕНИЦЫ, ВЫРАЩЕННОЙ НА ПОЧВАХ, ЗАГРЯЗНЕННЫХ СВИНЦОМ И КАДМИЕМ

Обильное поступление отдельных химических элементов в почву при загрязнении окружающей среды изменяет их соотношение, сложившееся в процессе почвообразования. Это, надо полагать, способствует усилению потребления растениями одних элементов и снижению усвоения других. При повышенном потреблении концентрация элементов в растении может достичь токсичного уровня, что приводит к нарушению метаболических функций и изменяет химический состав растительной ткани, вызывая отклонения в соотношении элементов-биофилов от типичного для данного вида. Изменяется и внешний облик растения (меняется окраска листьев, угнетается рост, замедляется развитие). В итоге уменьшается урожай, ухудшается его качество.

Контроль за качеством растительной продукции, в частности через изучение элементного химического состава (ЭХС) растений, приобретает важное значение в исследованиях по загрязнению окружающей среды.

Ранее нами замечено, что ЭХС вегетативной массы и зерна пшеницы мало изменяется под влиянием высоких доз N, P, K, Cu, в 5—10 раз превышающих обычно применяемые в сельскохозяйственной практике [1—2]. Эти результаты получены в опытах, поставленных на буферной высокоплодородной почве (черноземе выщелоченном среднесуглинистом) с элементами питания, необходимыми растениям в больших количествах (за исключением меди).

В данной же работе изучалось влияние на состояние и ЭХС растений высоких доз тяжелых металлов — свинца и кадмия, не являющихся элементами остро необходимыми для питания. Большое внимание, уделяемое свинцу и кадмию в настоящее время, вызвано антропогенным загрязнением этими элементами окружающей среды. Повышенные концентрации этих элементов обладают сильным токсическим эффектом [3—5].

Нами был заложен вегетационный опыт с яровой пшеницей Новосибирская 67. Почвы — чернозем выщелоченный среднесуглинистый и дерновоподзолистая супесчаная, взятые на Приобском плато. Сосуды полиэтиленовые, объемом 5 л, в каждом сосуде 15 растений. В течение веге-

тационного периода в почве поддерживалась влажность на уровне 60% от полной влагоемкости.

Для создания различных степеней загрязнения в почву вносили дозы свинца и кадмия, примерно соответствующие уровням загрязнения, уже отмеченным на наиболее загрязненных территориях в разных странах. Варианты опыта: контроль, Pb — 50, 100, 500, 1000 и 2000; Cd — 0,5, 1, 5, 10, 20 мг/кг почвы. Применяемые дозы превышали содержание растворимых форм в незагрязненных почвах по свинцу в 30—1300 раз, по кадмию в 5—400 раз. Свинец в почву вносили в форме  $Pb(NO_3)_2$ , кадмий —  $CdSO_4$ . Для подкормки растений во все сосуды добавили 40 мг/кг почвы калия (KCl) и 50 мг/кг почвы фосфора ( $Ca(H_2PO_4)_2 \cdot H_2O$ ); в контрольные сосуды и в сосуды с кадмием вносили 100 мг/кг почвы азота ( $NH_4NO_3$ ). В почве, загрязненной нитратом свинца, дозы азота первых трех вариантов довели до 100 мг/кг, на двух последующих вариантах в результате внесения высоких количеств  $Pb(NO_3)_2$  дозы азота были выше общего уровня.

Наблюдения за состоянием растений и отбор образцов проводили в фазы кущения и созревания. Содержание N, P, Mo, Mn в растениях определяли общепринятыми химическими методами; K, Ca, Mg, Cu, Zn, Fe, Pb, Cd — на атомно-абсорбционном спектрофотометре.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Известно, что влияние любого химического элемента, присутствующего в питательной среде или в больших количествах, или находящегося в остром дефиците, часто проявляется во внешних изменениях растений и прежде всего в изменении окраски вегетативных органов [3]. В нашем опыте окраска растений пшеницы, развивающихся на черноземе и дерново-подзолистой почве на вариантах с кадмием и на черноземе на вариантах со свинцом, не изменялась. Окраска же листьев пшеницы, растущей на дерново-подзолистой почве, загрязненной свинцом, была гораздо бледнее, чем у контрольных растений. Этот факт свидетельствует о том, что свинец из малобуферной почвы легко проникает в растения, вызывая у них хлороз.

Высокая концентрация тяжелых металлов на бедной почве приводит к замедлению роста растений (рис. 1). В фазу кущения у растений на дерново-подзолистой почве обнаружено снижение роста на вариантах с высокой дозой свинца (500 мг/кг почвы и выше) и кадмия (5 мг/кг почвы и выше). Эти же дозы кадмия

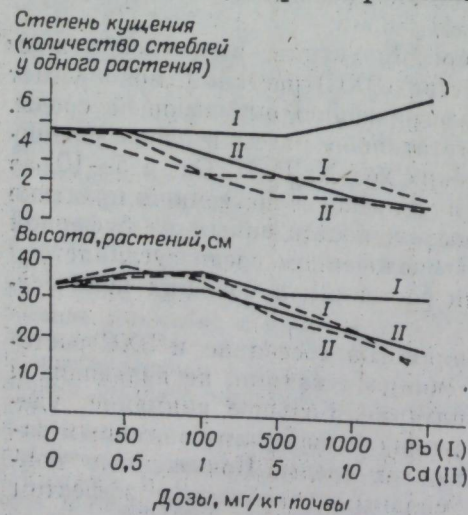


Рис. 1. Состояние растений яровой пшеницы (фаза кущения), выращенной на почвах, загрязненных Pb (I) и Cd (II). — чернозем; — дерново-подзолистая почва.

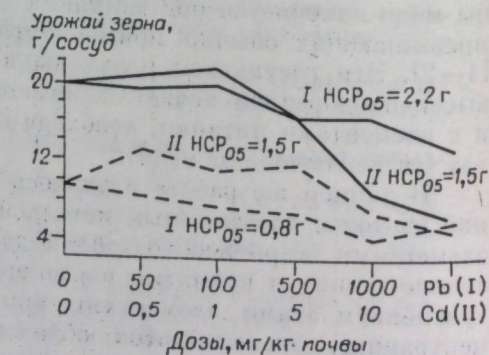


Рис. 2. Урожай яровой пшеницы, выращенной на почвах, загрязненных Pb (I) и Cd (II).

угнетали растения и на черноземе выщелоченном, замедления роста растений на вариантах с высокими дозами свинца не наблюдалось.

Токсическое действие загрязнителей сильно отразилось на степени кущения растений (см. рис. 1), существенно снизив количество стеблей. На дозы в 50 мг) действовали отрицательно. Слабая степень кущения установлена и у растений, развивающихся на черноземе, загрязненном кадмием. Напротив, примененные дозы свинца на черноземе совсем не изменили степень кущения растений. Более того, при самом высоком уровне свинца (2000 мг/кг почвы) был замечен положительный анионный эффект, который мы объясняем поступлением в почву со свинцом значительного количества азота. Количество стеблей у одного растения на этом варианте достигало 6—7, на контроле — 4—5. На малобуферной дерново-подзолистой почве токсичное действие свинца, по-видимому, подавило благоприятное влияние азота на развитие растений, что привело к заметному снижению степени кущения.

Указанные нами отклонения в росте и развитии растений в фазу кущения (фазу интенсивного поглощения элементов питания и быстрого нарастания биомассы) в той или иной мере должны были отразиться на величине урожая, поскольку она интегрально отражает состояние растений в течение всего вегетационного периода (рис. 2).

Во-первых, растения, произрастающие на дерново-подзолистой супесчаной почве, загрязненной свинцом, страдали от токсического действия элемента в течение всего вегетационного периода. Снижение урожая отмечено на всех испытываемых дозах. Повышение урожая на варианте с 2000 мг свинца по сравнению с предыдущей дозой, связано, вероятно, с анионным ( $NO_3$ ) эффектом, проявившимся в последующие за кущением фазы развития растений.

Во-вторых, малые добавки кадмия (0,5; 1 и даже 5 мг/кг почвы на дерново-подзолистой почве и 0,5 и 1 — на черноземе), при которых слабо проявлялись симптомы токсичности, способствовали повышению урожая. Дозы загрязнителя выше указанных резко снижали урожай, что можно было предположить и по состоянию растений в фазу кущения.

В-третьих, падение урожая зерна пшеницы на черноземе, загрязненном свинцом, установлено на дозах, превышающих минимальную в 10 и более раз, хотя никаких признаков токсикоза в фазу кущения при данных условиях загрязнения не было замечено.

Опубликован ряд работ, посвященных влиянию высоких концентраций химических элементов, присутствующих в питательной среде, на химический состав растений [1—3, 5—10]. По данным [6], с увеличением доз магния в питательной среде усиливается поглощение растениями не только этого элемента, но и N, P, K, Cu, Na. Другими авторами [10] доказано, что при отсутствии видимых признаков поражения у проростков ячменя, растущих на питательном растворе с тяжелыми металлами, потребление K и P уменьшалось.

Нами установлено, что при загрязнении почв свинцом и кадмием возрастает содержание этих металлов в растениях пшеницы на всех испытанных дозах (табл. 1, 2). Большая часть поглощенных ионов накапливается в корнях, меньшая попадает в зерно. То, что корневая система и сравнительно мало ионов проникает в зерно. То, что корневая система и концентрирует в большей степени тяжелые металлы по сравнению с другими органами растений, установлено и для других культур. Так, Т. Акимура с соавторами [7] обнаружил в опытах с 18 культурами разных семейств (крестоцветных, пасленовых, зонтичных, злаковых), что отношение содержания тяжелых металлов в корнях к их содержанию в надземной части увеличивалось (как и в нашем опыте) при возрастании концентрации соответствующего иона в питательной среде. До 90% свинца, проникшего в растения, по мнению автора [5], связано клеточными стен-

Таблица  
Содержание химических элементов (мг/кг абс. с. м.) в различных органах растений яровой пшеницы, выращенной на контрольных незагрязненных (в числителе) и на загрязненных Рb (2000 мг/кг) почвах (в знаменателе)

| Орган растения                   | N     | P    | K     | Ca    | Mg   | Fe   | Cu   | Zn   | Mo   | Mn  | Pb   |
|----------------------------------|-------|------|-------|-------|------|------|------|------|------|-----|------|
| <i>Чернозем выщелоченный</i>     |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Кущение                          |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Листья                           | 30600 | 4120 | 41904 | 7279  | 2052 | 176  | 3,0  | 20   | 1,6  | 87  | 3,5  |
| Корни                            | 31300 | 2943 | 42500 | 9326  | 1658 | 184  | 4,3  | 38   | 2,1  | 103 | 21,6 |
|                                  | 21250 | 3182 | 15930 | 3731  | 3100 | 2227 | 12,0 | 40   | 1,2  | 121 | 4,1  |
|                                  | 26400 | 2027 | 18954 | 2727  | 2387 | 1519 | 10,8 | 35   | 1,2  | 80  | 440  |
| Созревание                       |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Зерно                            | 23700 | 4420 | 5487  | 330   | 1252 | 67   | 2,0  | 17   | 1,2  | 61  | 0,6  |
| Листья                           | 32800 | 5322 | 5220  | 299   | 1548 | 37   | 4,4  | 56   | 1,5  | 57  | 1,9  |
|                                  | 5800  | 4373 | 21614 | 8790  | 1616 | 359  | 5,8  | 20   | 0,4  | 72  | 4,5  |
| Стебли                           | 15950 | 2681 | 21079 | 17797 | 3649 | 369  | 2,3  | 32   | 0,2  | 150 | 34,4 |
|                                  | 7200  | 359  | 11395 | 2067  | 731  | 22   | 4,4  | 2,6  | 0,5  | 67  | 0,8  |
| Корни                            | 14600 | 719  | 17755 | 3212  | 1255 | 24   | 1,1  | 8,9  | 0,7  | 37  | 16,8 |
|                                  | 8600  | 916  | 8208  | 4671  | 1944 | 7614 | 11,3 | 37   | 1,1  | 135 | 5,5  |
|                                  | 15900 | 1046 | 7008  | 6291  | 2538 | 7614 | 13,2 | 39   | 0,3  | 220 | 815  |
| <i>Дерново-подзолистая почва</i> |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Кущение                          |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Листья                           | 31100 | 6181 | 35208 | 7960  | 1361 | 124  | 4,4  | 23   | 1,5  | 93  | 3,9  |
| Корни                            | 38500 | 4709 | 37800 | 14285 | 1188 | 201  | 5,5  | 37   | 2,8  | 119 | 7,6  |
|                                  | 20800 | 4011 | 17084 | 3213  | 2762 | 1628 | 14,6 | 60   | 2,0  | 145 | 8,3  |
|                                  | 29000 | 2834 | 25110 | 2700  | 2224 | 1199 | 15,7 | 50   | 1,6  | 180 | 3240 |
| Созревание                       |       |      |       |       |      |      |      |      |      |     |      |
| Зерно                            | 24800 | 5043 | 5228  | 387   | 1548 | 40   | 4,2  | 39   | 1,6  | 48  | 0,4  |
| Листья                           | 32000 | 4575 | 3290  | 611   | 1600 | 38   | 3,9  | 47   | 0,75 | 42  | 5,0  |
|                                  | 11250 | 7303 | 23540 | 15917 | 2493 | 457  | 7,0  | 32   | 0,5  | 170 | 5,6  |
| Стебли                           | 19500 | 4543 | 17227 | 40125 | 3281 | 357  | 4,3  | 34   | 0,1  | 206 | 116  |
|                                  | 7100  | 1000 | 14469 | 2438  | 844  | 19   | 4,8  | 7,5  | 0,8  | 77  | 0,9  |
| Корни                            | 20300 | 676  | 15688 | 10330 | 1081 | 23   | 1,4  | 12,7 | 1,0  | 82  | 11,2 |
|                                  | 15500 | 1940 | 5292  | 4300  | 1890 | 5030 | 13,5 | 43   | 1,1  | 253 | 12,7 |
|                                  | 14000 | 1046 | 2592  | 5589  | 1600 | 4698 | 8,6  | 36   | 0,3  | 383 | 6442 |

Таблица 2  
Содержание химических элементов (мг/кг абс. с. м.) в различных органах растений яровой пшеницы, выращенной на контрольных незагрязненных (в числителе) и на загрязненных Cd (20 мг/кг) почвах (в знаменателе)

| Орган растения                   | N       | P    | K     | Ca    | Mg   | Fe   | Cu   | Zn   | Mo  | Mn  | Cd   |
|----------------------------------|---------|------|-------|-------|------|------|------|------|-----|-----|------|
| <i>Чернозем выщелоченный</i>     |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Кущение                          |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Листья                           | 30600   | 4120 | 41904 | 7279  | 2071 | 177  | 3,1  | 20,7 | 1,6 | 87  | 0,3  |
| Корни                            | 19200   | 3767 | 35316 | 8720  | 1918 | 214  | 2,5  | 16,7 | 1,3 | 43  | 1,9  |
|                                  | Не опр. | 3182 | 15930 | 3731  | 3348 | 2227 | 12,0 | 41   | 1,2 | 121 | 1,7  |
|                                  |         | 3628 | 11340 | 4090  | 4716 | 3927 | 16,7 | 46   | 2,7 | 54  | 397  |
| Созревание                       |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Зерно                            | 23700   | 4420 | 5487  | 430   | 1252 | 67   | 2,0  | 17   | 1,2 | 61  | 0,06 |
| Листья                           | 23600   | 4800 | 5158  | 674   | 1325 | 46   | 2,7  | 18   | 0,7 | 34  | 5,5  |
|                                  | 5800    | 1373 | 21614 | 8790  | 1616 | 360  | 5,8  | 20   | 0,4 | 72  | 0,2  |
| Стебли                           | 5100    | 567  | 24075 | 21407 | 3687 | 390  | 2,2  | 15   | 0,1 | 71  | 22   |
|                                  | 7200    | 359  | 11395 | 2057  | 731  | 21   | 4,5  | 3    | 0,5 | 66  | 0,08 |
| Корни                            | 1600    | 262  | 14401 | 5402  | 1293 | 19   | 0,8  | 4    | 0,2 | 34  | 21   |
|                                  | 8600    | 916  | 8208  | 4671  | 1944 | 7614 | 11,3 | 37   | 1,1 | 80  | 1,6  |
|                                  | 13000   | 1700 | 5292  | 6210  | 1593 | 3051 | 9,5  | 25   | 0,3 | 225 | 397  |
| <i>Дерново-подзолистая почва</i> |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Кущение                          |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Листья                           | 31100   | 6181 | 35208 | 7960  | 1373 | 124  | 4,4  | 23   | 1,5 | 93  | 0,3  |
| Корни                            | 38000   | 4473 | 40112 | 7993  | 1363 | 168  | 4,1  | 21   | 1,2 | 84  | 4,7  |
|                                  | Не опр. | 4011 | 17064 | 3213  | 2982 | 1628 | 14,6 | 38   | 2,0 | 145 | 1,5  |
|                                  |         | 3900 | 23760 | 3146  | 2901 | 1545 | 26   | 65   | 2,3 | 76  | 898  |
| Созревание                       |         |      |       |       |      |      |      |      |     |     |      |
| Зерно                            | 24800   | 5043 | 5228  | 391   | 1562 | 40   | 4,3  | 39   | 1,6 | 49  | 0,07 |
| Листья                           | 23500   | 5472 | 6858  | 1097  | 1656 | 72   | 3,1  | 22   | 1,1 | 63  | 14   |
|                                  | 11250   | 7303 | 23540 | 15804 | 2493 | 457  | 7,0  | 32   | 0,5 | 177 | 0,3  |
| Стебли                           | 12600   | 1395 | 28076 | 29075 | 2889 | 388  | 2,7  | 23   | 0,1 | 175 | 138  |
|                                  | 7100    | 1003 | 11289 | 2438  | 848  | 9    | 4,9  | 7    | 0,8 | 77  | 0,14 |
| Корни                            | 4000    | 697  | 15688 | 10303 | 1654 | 27   | 1,7  | 49   | 0,3 | 60  | 897  |
|                                  | 15500   | 1940 | 5292  | 2568  | 910  | 2275 | 5,7  | 19   | 1,1 | 270 | 1,4  |
|                                  | 12200   | 1003 | 5618  | 5992  | 1124 | 2488 | 11,5 | 23   | 0,3 | 380 | 897  |

ками в корнях и побегах. Это одна из причин, почему не возникает сильного нарушения процессов метаболизма в растениях, если они загрязнены свинцом.

При увеличении насыщенности растительной ткани тяжелыми металлами, что имело место в вариантах с высокими дозами, по нашим данным, заметно изменяется ЭХС органов растений во всех вариантах опыта. В качестве иллюстрации сказанного мы привели данные вариантов с самыми высокими дозами свинца и кадмия (см. табл. 1,2).

Табличный материал свидетельствует об одинаково сильном действии этих доз свинца и кадмия на содержание Са в растениях пшеницы в фазу созревания (при обсуждении экспериментальных данных принимается во внимание изменение концентрации изученных элементов на 30% и более): оно было значительно выше контрольного, исключая фазу созревания в варианте с черноземом выщелоченным. Повышенные концентрации Са были обнаружены в надземной части пшеницы, выращенной на почвах с высоким содержанием свинца.

Об увеличении концентрации Са в загрязненных растениях в процессе их развития свидетельствуют результаты опытов [8]: кукуруза на почвах, загрязненных свинцом (250 мг/кг почвы), спустя 24 дня после всходов содержала 0,65% Са, через 31 день — 0,93%.

Какова роль высоких концентраций Са в данном случае в растениях, однозначно ответить трудно. Во-первых, потому, что исследований по влиянию загрязнения почв тяжелыми металлами на потребление и распределение элементов-биофилов в растениях мало; во-вторых, физиологическая роль кальция в растениях изучена еще недостаточно. Можно сделать лишь предположение, что кальций избирательно снижает проницаемость клеточных мембран, улучшая поглощение питательных ионов из окружающей среды [11]. Кроме того, в научной литературе есть сведения о том, что Са, находящийся в корневой системе, блокирует абсорбцию и транслокацию железа [12]. Возможно, в растениях, растущих в условиях сильного загрязнения почв тяжелыми металлами, кальций выполнял ту же функцию по отношению к свинцу и кадмию.

Другой элемент, концентрации которого в растениях подвержены, хотя и меньшему, чем у кальция, но все же сильному влиянию высокого уровня тяжелых металлов, — фосфор. Содержание фосфора снизилось в вегетативных органах при загрязнении почвы свинцом в основном в молодых (фаза кущения), а под влиянием кадмия — в зрелых растениях. Питание фосфором в большей степени нарушалось в растениях пшеницы на дерново-подзолистой почве, чем на черноземе.

Снижение потребления фосфора под действием высокого содержания в почве некоторых необходимых растениям металлов (Cu, Zn, Mo) известно давно [13]. В последнее время появились работы и по влиянию высоких уровней загрязнителей (Pb и Cd) на поглощение растениями фосфора. Исследованием [8] установлено сильное сокращение концентраций фосфора в кукурузе (особенно в молодых растениях) под воздействием высоких доз Pb и Cd в почве.

Параллельно со снижением содержания фосфора наблюдалось падение урожая кукурузы.

В опыте с ячменем [10] не обнаружено видимых признаков угнетения растений, выращенных на питательной среде с содержанием тяжелых металлов  $10^{-6}$ — $10^{-4}$  моль/л, тем не менее они потребляли фосфор гораздо меньше, чем на контроле. На основании приведенных фактов можно заключить, что наличие высоких количеств тяжелых металлов в питательной среде тормозит потребление фосфора растениями.

Третий макроэлемент, испытывающий влияние тяжелых металлов на потребление его растениями, — Mg. В фазу созревания в вегетативных

органах загрязненных растений обнаружены концентрации Mg, значительно превышающие контрольные.

На питание растений азотом (в отличие от питания кальцием, фосфором и магнием) высокие содержания Pb и Cd в почвах влияли не одинаково. Это влияние зависело от вида загрязнителя и от возраста растений (см. табл. 1,2). Установлено, что высокие концентрации кадмия и в зрелых растениях. Большие количества свинца, так же, как и кадмия, не изменяли насыщенность биомассы азотом в фазу кущения, однако при созревании количество азота в растительной ткани возрастало.

Можно предположить, что повышение концентраций азота в растениях в фазу созревания на загрязненных свинцом почвах — результат аннионного эффекта, который в разные фазы развития растений проявляется по-разному. Так, в фазу кущения аннионный эффект проявляется в сильном нарастании биомассы, что способствует разбавлению концентрации азота, приближая ее к контрольной. В фазу созревания, когда биологический урожай растений на контроле и в варианте со свинцом оказался близким, о разбавлении концентрации элемента не может быть и речи. На основании этого причиной увеличения содержания азота в созревшем растении можно было считать высокое содержание элемента в почве, если бы увеличение концентрации азота не было обнаружено в растениях, выращенных на почвах и с малой дозой свинца, в которых концентрации азота не отличалась от концентрации на контроле. Можно допустить, что свинец сыграл стимулирующую роль в увеличении концентрации азота в биомассе зрелых растений.

Открытым остается вопрос, в какой форме азот накапливается в растениях. Чтобы решить его, нужны специальные исследования. Вероятно, значительная часть поглощенного азота присутствует в растениях, загрязненных свинцом, в минеральной форме, что способствует нарушению нормальных процессов метаболизма, и наряду со свинцом оказывает токсическое действие на растения.

Потребление растениями калия из загрязненных почв зависит, по нашим данным, от свойств изученных почв. На черноземе выщелоченном, в варианте со свинцом, обнаружено лишь повышение концентрации калия в стеблях в фазу созревания, в растениях в варианте с кадмием возрастание содержания калия замечено в корнях зрелых растений. На дерново-подзолистой почве установлено одинаковое действие свинца и кадмия на потребление калия растениями в фазу кущения, повышение содержания калия в корневой системе; увеличение концентрации калия в стеблях и зерне в фазу созревания на загрязненной кадмием почве; снижение содержания калия в листьях, корнях и даже зерне зрелых растений в варианте со свинцом. Таким образом, концентрация калия в растениях сильнее варьирует на малобуферной загрязненной почве.

Фактический материал свидетельствует о том, что при сильном загрязнении свинцом и кадмием в вегетативных органах растений в фазу созревания снижается содержание меди и молибдена. В изменении же концентрации железа и марганца четких закономерностей не обнаружено. Не найдено четких закономерностей и в потреблении цинка в варианте с кадмием, в опыте же со свинцом на черноземе выщелоченном концентрация цинка в надземной части растений как в фазу кущения, так и фазу созревания заметно повышалась, слабее это было видно на дерново-подзолистой почве.

Изменение концентрации и транслокации микроэлементов (составной части ферментов) [14] в растениях, по-видимому, обусловлено сильной насыщенностью растительной ткани элементами-загрязнителями, вызывающими отравление энзимов (ферментов) [15].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Под влиянием сильного свинцового загрязнения почв значительно изменяется в растениях пшеницы концентрация Ca, N, P, Mo, под влиянием сильного кадмиевого загрязнения — Ca, Cu, Mo, Mn. Основные причины изменений: 1) взаимодействие солей свинца и кадмия с почвой; 2) неодинаковая скорость передвижения ионов из корней в надземные органы; 3) взаимодействие ионов в растении; 4) нарушение процессов метаболизма в клетках растения, вызванное притоком элементов-токсикантов.

Наиболее существенным изменениям подвергаются концентрации элементов-биофилов в вегетативных органах, особенно в стеблях зрелых растений. Элементный химический состав зерна, напротив, более стабилен (особенно в варианте со свинцом): нормальная концентрация сохраняется для большего числа элементов.

Таким образом, тяжелые металлы, присутствующие в почве в высоких концентрациях, изменяют соотношение элементов-биофилов в растениях пшеницы, типичное для данного ботанического вида и незагрязненной почвы, что, в свою очередь, отражается на состоянии растений и приводит к снижению урожая и изменению его качества.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
6/XI 1979

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ильин В. Б., Степанова М. Д., Трейман А. А. Ассоциации элементов-биофилов в вегетативной массе и плодах злаковых и бобовых растений. — В кн.: Этюды по биохимии и агрохимии элементов-биофилов. Новосибирск, Наука, 1977, с. 90—99.
2. Степанова М. Д., Трейман А. А. Содержание и соотношение элементов-биофилов в листьях и зерне яровой пшеницы. — Изв. СО АН СССР, 1977, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 108—113.
3. Foroughi M., Hoffmann G., Tischer K., Venter F. Die Wirkung steigen der Gaben von Blei, Cadmium, Chrom, Nickel oder Zink auf Kopfsalat nach Kultur in Nährlosung. — Landwirt. Forsch., 1975, 31, N 2, p. 206—215.
4. Williams C. H., Dawid D. J. S. Some effects of the distribution of cadmium and phosphate in the root zone on the cadmium content of plants. — Austral. j. soil res., 1977, 15, N 1, p. 59—68.
5. Ernst W. Effects of air pollutants on plants. Physiological and biochemical aspects of metal tolerance. Cambridge, 1976, p. 115—133.
6. Focenko I. Uplyv stupňovaných dávok nořčika na dynamicu resorpcie žiin jarným jasmenom. — Acta fytotechn., 1973, 27, p. 73—85.
7. Akira T., Toshiaki T., Kazuo M. Comparison of adaptability to heavy metals among crop plants. — Abstr. Soil sci. and plant nutr., 1976, 22, N 1, p. 108.
8. Walker W. M., Miller J. E., Hassett J. J. Effect of lead and cadmium upon the calcium, magnesium, potassium, and phosphorus concentration in young corn plants. — Soil sci., 1977, 124, N 3, p. 144—151.
9. Wallace A., Romney S. M., Alexander G. V., Soufi S. M. Some interactions of cadmium with other elements in plants. — Commun. soil sci. and plant anal., 1977, 8, N 9, p. 765—772.
10. Oberlander H., Roth K. Die Wirkung der Schwermetalle Chrom., Nickel, Kupfer, Zink, Cadmium, Quecksilber und Blei auf die Aufnahme und Verlagerung von Kalium und Phosphat bei jungen Gerstenpflanzen. — J. Pflanzenernährung und Bodenk., 1978, 14, N 1, p. 107—116.
11. Физиология сельскохозяйственных растений, т. 2, М., Изд-во МГУ, 1967, с. 117.
12. Micronutrients in agriculture. Madison, 1972, p. 221.
13. Ринькис Г. Я. Оптимизация минерального питания растений. Рига, Зинатне, 1972, с. 168—174.
14. Школьник М. Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., Наука, 1974, 323 с.
15. Bowen H. J. M. Micronutrients in biochemistry. London, N. Y., 1966, 241 p.

M. D. Stepanova

## STATE AND ELEMENTAL CHEMICAL COMPOSITION OF WHEAT GROWN ON SOILS POLLUTED WITH CADMIUM AND LEAD

Heavy metals present in soil in high concentrations change the ratio of elements in plants.

УДК 631.411.6 : 633.2/3

И. Т. ТРОФИМОВ

## ВЛИЯНИЕ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВ НА УРОЖАЙНОСТЬ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

Изучение солеустойчивости растений имеет важное значение в физиологии растений, селекции, растениеводстве. Особенности методов оценки солеустойчивости растений описаны Г. В. Удовенко, Л. А. Семушиной и В. Н. Спелельниковой [1], наиболее точным является вегетационный метод. Среди вегетационных методов в изучении солеустойчивости растений широкое применение нашел метод почвенных культур. Б. П. Строгонов [2] разработал смеси солей для основных типов засоления почв. Применением этих смесей Б. П. Строгонов добивался максимального приближения к условиям естественного засоления и не стремился уравновесить их по осмотическому давлению или по составу и соотношению катионов и анионов. Однако в дальнейшем в своей работе Б. П. Строгонов отступает от своей первоначальной идеи и приводит результаты опытов с хлопчатником на хлоридно-сульфатном и сульфатно-хлоридном засоления. Он пишет «... что в условиях преобладания сульфатов над хлоридами при концентрации солей в почве 0,3; 0,5; 0,8% хлопчатник не имеет ярко выраженного перехода к более угнетенному состоянию. Лишь при более высокой концентрации солей в почве (1,4%) наблюдается заметное угнетение растений. ... Обратное соотношение солей в почве обуславливает четко выраженную реакцию на определенную концентрацию солей в почве» [2, с. 76]. Солевые смеси, предложенные Б. П. Строгоновым, до настоящего времени широко применяются в работах ряда исследователей [3—5].

Широкое применение этих смесей привело к мнению о разных типах солеустойчивости растений, которое широко распространено в отечественной литературе. Кроме того, создалось представление, что хлоридное засоление сильнее угнетает растения, чем сульфатное. Г. В. Удовенко [6] на основании многочисленных опытов по сравнительному изучению солеустойчивости культурных растений на изоосмотических растворах доказал, что различные действия хлоридного и сульфатного засоления отмечается только на малом уровне засоления до 7—8 атм осмотического давления раствора, а затем эти различия исчезают.

А. А. Шахов [7] также считает, что разнокачественность засоления по анионному составу в пределах двух главнейших типов почвенного засоления не имеет принципиального значения для галофитов. Наши многолетние наблюдения за условиями обитания галофитов (бескильница топчайшая, полынь морская) показали, что они находят для себя благоприятные условия как при сульфатном, так и при содовом засолении. Однако до настоящего времени некоторые исследователи [5] еще выделяют разные типы солеустойчивости трав.

Цель нашей работы — изучение причин разного влияния двух типов искусственного засоления (хлоридно-сульфатного и сульфатно-хлоридного) на продуктивность многолетних трав разных систематических групп (люцерны Омская 8893 и волоснеца сибирского Гура).  
 Для вегетационного опыта взят пахотный горизонт чернозема обыкновенного (ОПХ им. Докучаева АНИИЗИС). Засоление почвы проводили перед набивкой сосудов смесями хлоридно-сульфатных и сульфатно-хлоридных солей от 0,2 до 2%. Емкость сосуда 2,6 кг, в каждый сосуд высевали по 20 семян, после появления всходов их прореживали и оставляли по пять хорошо развитых растений. Влажность почвы в сосудах поддерживали на уровне 80% от полной влагоемкости путем ежедневной поливки сверху и через стеклянную трубочку снизу с целью равномерного распределения влаги и солей в объеме почвы.

Растения выращивали в теплице в течение двух месяцев. Учет урожайности люцерны проводили в фазу ветвления перед началом бутонизации, а волоснеца — в фазу колошения. В. П. Николаенко [5] отмечает, что солеустойчивость растений на первом году жизни более целесообразно определять в фазу колошения.

При уборке учитывались урожайность абсолютно сухой массы, структура урожая и развитие растений. После уборки урожая трав в почве из вегетационных сосудов определяли: 1) рН почвенного раствора и его электропроводность, 2) содержание водно-растворимых солей по данным водной вытяжки, 3) концентрацию солей в почвенном растворе. Для анализов почву из сосудов вынимали полностью, тщательно перемешивали и отбирали средний образец.

Исследованиями установлено, что между количеством солей, переходящих в водную вытяжку и находящихся в почвенном растворе, существует тесная прямолинейная зависимость как для хлоридно-сульфатного, так и для сульфатно-хлоридного засоления (рис. 1). Поэтому при изучении солеустойчивости растений содержание солей в почве можно определять по данным водной вытяжки.

Результаты графической обработки материалов исследований показали, что исследуемые виды трав в условиях засоления под влиянием возрастающих концентраций имеют свои особенности в формировании биомассы. У волоснеца сибирского между урожайностью и содержанием солей в почвенном растворе отмечается криволинейная зависимость при обоих типах засоления (рис. 2, б).

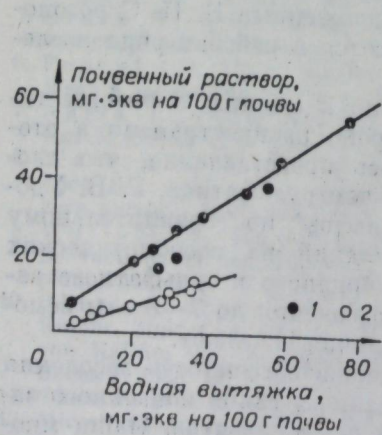


Рис. 1. Зависимость между содержанием солей в почвах по данным почвенного раствора и водной вытяжки. 1 — сульфатно-хлоридное, 2 — хлоридно-сульфатное засоление.

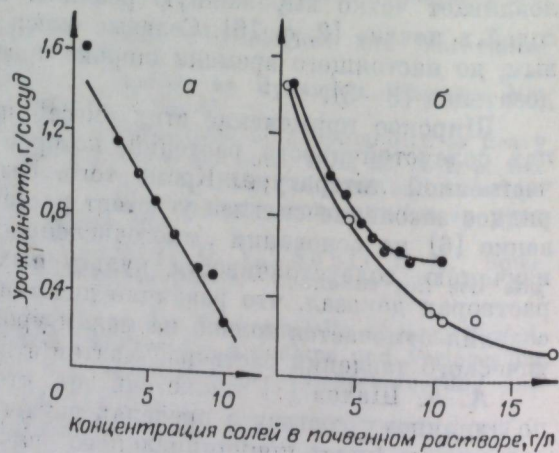


Рис. 2. Зависимость между урожайностью трав (люцерна — а, волоснец сибирский — б) и содержанием солей в почвенном растворе. Обозначения те же, что на рис. 1.

Урожайность люцерны от содержания хлоридно-сульфатных солей в почве находится в обратной, прямолинейной зависимости (рис. 2, а). В условиях сульфатно-хлоридного засоления гибель люцерны наблюдается при содержании солей 0,6%, поэтому четко тип зависимости урожайности от засоления не установлен.

Различная зависимость урожайности от засоления у люцерны (прямолинейная) и волоснеца сибирского (криволинейная), по-видимому, связана с биологическими особенностями трав. При нарастающем сульфатного засоления волоснец сибирский еще растет при 2%, а при сульфатно-хлоридном погибает уже при содержании солей 1%. Люцерна в опыте оказалась менее солеустойчивой культурой, чем волоснец сибирский. При содержании солей 0,6% сульфатно-хлоридного засоления происходит задержка всходов в условиях хлоридно-сульфатного засоления при содержании солей 0,8%, а сульфатно-хлоридного — 0,2—0,4%. Причем растения при одинаковом уровне засоления сульфатно-хлоридного типа были более низкорослые и с меньшим количеством листьев, чем на хлоридно-сульфатном засолении.

В чем же причина столь различного влияния этих двух типов засоления при одинаковой концентрации солей на продуктивность исследуемых видов трав? Если рассматривать количество солей, извлекаемых водной вытяжкой, то из почв сульфатно-хлоридного засоления их извлекается несколько больше, чем из почв хлоридно-сульфатного засоления (табл. 1, 2).

Более значительное различие наблюдается в концентрации солей, переходящих в почвенный раствор (табл. 3). При содержании солей в почве 1% и влажности 80% от полной влагоемкости при сульфатно-хлоридном засолении в почвенном растворе содержится солей 30,4 мг экв на 100 г почвы, а хлоридно-сульфатом — 7,6, или соответственно 23,28 и 7,03 г на 1 л почвенного раствора, т. е. концентрация солей при

Таблица 1  
Засоление почв вегетационного опыта по данным водной вытяжки

| Количество солей, внесенных в почву, % от веса | Ионы, % от веса почвы |       |                   |                  |                  |       | сумма ионов |
|--|-----------------------|-------|-------------------|------------------|------------------|-------|-------------|
|  | HCO <sub>3</sub> '    | Cl'   | SO <sub>4</sub> ' | Ca <sup>..</sup> | Mg <sup>..</sup> | Na'   |             |
| <i>Хлоридно-сульфатное засоление</i>           |                       |       |                   |                  |                  |       |             |
| 0,2  | 0,006                 | 0,021 | 0,099             | 0,037            | 0,008            | 0,007 | 0,178       |
| 0,4  | 0,008                 | 0,033 | 0,152             | 0,049            | 0,011            | 0,018 | 0,271       |
| 0,6  | 0,008                 | 0,035 | 0,251             | 0,063            | 0,019            | 0,042 | 0,418       |
| 0,8  | 0,009                 | 0,098 | 0,343             | 0,090            | 0,034            | 0,065 | 0,639       |
| 1,0  | 0,009                 | 0,109 | 0,525             | 0,120            | 0,039            | 0,109 | 0,911       |
| 1,2  | 0,008                 | 0,088 | 0,702             | 0,138            | 0,053            | 0,133 | 1,122       |
| 1,4  | 0,007                 | 0,115 | 0,781             | 0,159            | 0,057            | 0,159 | 1,278       |
| 1,6  | 0,007                 | 0,133 | 0,930             | 0,167            | 0,079            | 0,190 | 1,506       |
| 1,8  | 0,009                 | 0,186 | 0,986             | 0,179            | 0,092            | 0,212 | 1,664       |
| <i>Сульфатно-хлоридное засоление</i>           |                       |       |                   |                  |                  |       |             |
| 0,2  | 0,008                 | 0,061 | 0,053             | 0,034            | 0,004            | 0,020 | 0,180       |
| 0,4  | 0,007                 | 0,134 | 0,124             | 0,070            | 0,014            | 0,049 | 0,398       |
| 0,6  | 0,007                 | 0,170 | 0,196             | 0,092            | 0,024            | 0,055 | 0,544       |
| 0,8  | 0,007                 | 0,301 | 0,229             | 0,103            | 0,023            | 0,145 | 0,808       |
| 1,0  | 0,007                 | 0,408 | 0,316             | 0,134            | 0,035            | 0,198 | 1,098       |
| 1,2  | 0,011                 | 0,500 | 0,341             | 0,161            | 0,041            | 0,251 | 1,305       |
| 1,4  | 0,007                 | 0,603 | 0,334             | 0,154            | 0,040            | 0,347 | 1,485       |
| 1,6  | 0,009                 | 0,716 | 0,328             | 0,172            | 0,050            | 0,371 | 1,646       |
| 1,8  | 0,011                 | 0,798 | 0,406             | 0,173            | 0,055            | 0,409 | 1,852       |

Т а б л и ц а 2

Засоление почвенного раствора, его pH и электропроводность в почвах вегетационного опыта

| Количество солей, внесенных в почву, % от веса | Ионы, г на литр почв. раствора |                 |                               |                  |                  |       |       |             | pH   | Электропроводность, $1/Rx \cdot 10^4$ ом <sup>-1</sup> |
|--|--------------------------------|-----------------|-------------------------------|------------------|------------------|-------|-------|-------------|------|--|
|  | НСО <sub>3</sub> <sup>''</sup> | Cl <sup>'</sup> | SO <sub>4</sub> <sup>''</sup> | Ca <sup>..</sup> | Mg <sup>..</sup> | Na    | K     | сумма ионов |      |  |
| <i>Хлоридно-сульфатное засоление</i>           |                                |                 |                               |                  |                  |       |       |             |      |  |
| Чернозем незасоленный (контроль)               | 0,165                          | 0,040           | 0,356                         | 0,180            | 0,022            | 0,008 | 0,004 | 0,856       | 7,90 | 10,6   |
| 0,2  | 0,049                          | 0,439           | 1,697                         | 0,720            | 0,120            | 0,058 | 0,007 | 3,085       | 6,66 | 37,8   |
| 0,4  | 0,027                          | 0,953           | 2,056                         | 0,812            | 0,223            | 0,247 | 0,007 | 4,325       | 6,75 | 57,0   |
| 0,6  | 0,049                          | 1,265           | 2,252                         | 0,764            | 0,223            | 0,636 | 0,007 | 5,168       | 6,88 | 61,5   |
| 0,8  | 0,034                          | 1,738           | 2,676                         | 0,736            | 0,296            | 1,007 | 0,008 | 6,495       | 7,07 | 70,1   |
| 1,0  | 0,073                          | 1,749           | 3,023                         | 0,768            | 0,338            | 1,073 | 0,008 | 7,032       | 7,13 | 74,8   |
| 1,2  | 0,092                          | 2,460           | 3,177                         | 0,800            | 0,408            | 1,414 | 0,013 | 8,364       | 7,21 | 83,4   |
| 1,4  | 0,098                          | 2,589           | 3,460                         | 0,708            | 0,492            | 1,605 | 0,016 | 9,028       | 6,99 | 91,2   |
| 1,6  | 0,103                          | 3,065           | 4,210                         | 0,728            | 0,588            | 2,071 | 0,013 | 10,778      | 7,05 | 94,0   |
| 1,8  | 0,024                          | 2,312           | 4,752                         | 0,624            | 0,568            | 2,665 | 0,013 | 10,958      | 6,70 | 100  |
| <i>Сульфатно-хлоридное засоление</i>           |                                |                 |                               |                  |                  |       |       |             |      |  |
| 0,2  | 0,067                          | 2,344           | 1,420                         | 1,044            | 0,149            | 0,735 | 0,006 | 5,769       | 6,66 | 73   |
| 0,4  | 0,092                          | 5,779           | 1,110                         | 1,920            | 0,273            | 1,569 | 0,014 | 10,757      | 6,90 | 114  |
| 0,6  | 0,085                          | 6,951           | 1,501                         | 1,960            | 0,336            | 2,357 | 0,014 | 13,204      | 6,52 | 122  |
| 0,8  | 0,073                          | 10,231          | 1,681                         | 2,640            | 0,552            | 3,355 | 0,021 | 18,553      | 6,69 | 130  |
| 1,0  | 0,061                          | 13,277          | 1,665                         | 2,560            | 0,864            | 4,803 | 0,032 | 23,282      | 7,04 | 145  |
| 1,2  | 0,110                          | 14,164          | 1,730                         | 2,760            | 0,864            | 5,204 | 0,035 | 24,867      | 7,08 | 159  |
| 1,4  | 0,055                          | 16,948          | 1,925                         | 2,940            | 0,976            | 6,877 | 0,040 | 29,761      | 6,96 | 171  |
| 1,6  | 0,051                          | 18,939          | 1,909                         | 3,160            | 0,715            | 8,216 | 0,051 | 32,985      | 7,05 | 181  |
| 1,8  | 0,049                          | 20,274          | 1,920                         | 3,156            | 1,001            | 8,495 | 0,050 | 34,945      | 7,01 | 191  |

одинаковом их внесении в почву при хлоридно-сульфатном засолении в 3,5 раза ниже, чем при сульфатно-хлоридном, что, по-видимому, связано с различной растворимостью солей и продуктов их взаимодействия с почвенным поглощающим комплексом. Вследствие этого и ионная сила этих растворов будет различная.

Ионная сила  $\mu$  раствора [8] определяется по формуле  $\mu = 1/2 \sum C z^2$ , где  $C$  — концентрация ионов, моль/л;  $z$  — валентность ионов.

Наши расчеты показали, что ионная сила почвенного раствора чернозема южного на контроле составляет 0,0587, а при добавлении 1% хлоридно-сульфатных солей — 0,5328, а сульфатно-хлоридных — 1,2749, т.е. почти в 2,4 раза выше. Электропроводность почвенного раствора

Т а б л и ц а 3

Соотношение солей в искусственной смеси перед внесением их в почву и почвенном растворе (в % от общего количества солей)

| Состояние солей                      | Соли |                   |                   |                                 |                   |                   |
|--------------------------------------|------|-------------------|-------------------|---------------------------------|-------------------|-------------------|
|                                      | NaCl | MgCl <sub>2</sub> | CaCl <sub>2</sub> | Na <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> | MgSO <sub>4</sub> | CaSO <sub>4</sub> |
| <i>Сульфатно-хлоридное засоление</i> |      |                   |                   |                                 |                   |                   |
| Исходное перед внесением             | 43,0 | 18,0              | —                 | 22,0                            | 10,0              | 5,0               |
| В почвенном растворе . . .           | 52,5 | 14,6              | 21,6              | —                               | —                 | 10,6              |
| <i>Хлоридно-сульфатное засоление</i> |      |                   |                   |                                 |                   |                   |
| Исходное перед внесением             | 3,0  | 5                 | —                 | 25                              | 62                | 3                 |
| В почвенном растворе . . .           | 38,0 | 1,7               | —                 | —                               | 21,2              | 37,6              |

П р и м е ч а н и е. В таблице не приведены данные по соотношению KCl, Ca(HCO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, NaHCO<sub>3</sub> и Mg(HCO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> из-за малого их содержания в составе солей.

при сульфатно-хлоридном засолении также в несколько раз больше, чем при хлоридно-сульфатном на всех уровнях засоления (см. табл. 2).

Соотношение гипотетических солей, перешедших в почвенный раствор, сильно отличается от соотношения солей, которые были внесены при внесении в состав солей почвенного раствора исчезают Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и MgSO<sub>4</sub>, а дей почвенного раствора, по-видимому, связано с вытеснением его из почвенного поглощающего комплекса.

В условиях хлоридно-сульфатного засоления в почвенном растворе по сравнению с внесенными солями резко возрастает доля гипса с 3 до 37,6%, что, вероятно, снижает токсичность других солей вследствие антагонизма ионов.

Одной из важных характеристик почвенного раствора является величина pH. Однако при обоих типах засоления pH является почти нейтральным, поэтому и благоприятным для выращивания многолетних трав.

## ВЫВОДЫ

1. Тип зависимости урожайности многолетних трав от засоления почв определяется биологическими особенностями вида.
2. Почвенные культуры с искусственным засолением почв хлоридно-сульфатными и сульфатно-хлоридными солями в изопроцентном количестве для изучения реакции растений на эти типы засоления применять не следует из-за резкого различия получаемых концентраций солей в почвенном растворе.

Алтайский сельскохозяйственный институт,  
Барнаул

Поступила в редакцию  
29/V 1979

## ЛИТЕРАТУРА

1. Удовенко Г. В., Семушина Л. А., Синельникова В. И. Особенности различных методов оценки солеустойчивости растений.— В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л., Колос, 1976, с. 228—238.
2. Строгонов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М., 1962. 366 с.
3. Азизбекова З. С. Повышение солеустойчивости хлопчатника, кукурузы и люцерны. Баку. Изд-во АН АзССР, 1964. 216 с.
4. Гусейнова Г. С. Некоторые особенности минерального питания хлопчатника и солероса в условиях разнокачественного засоления. Автореф. канд. дис. Баку, 1970 (АН АзССР, Ин-т ботаники).
5. Николаенко В. П. Влияние засоления на рост, особенности морфогенеза и продуктивность многолетних злаковых трав. Автореф. канд. дис. Л., 1976. 26 с.
6. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л., Колос, 1977. 215 с.
7. Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. 324 с.
8. Галингер И. С., Медведев П. И. Физическая и коллоидная химия. М., Высшая школа, 1972. 304 с.
9. Методические рекомендации по мелиорации солонцов и учету засоленных почв. М., Колос. 112 с.

I. T. Trofimov

## INFLUENCE OF SOIL SALINISATION ON THE YIELD OF PERENNIAL GRASS

The yield of perennial grass in pot experiment at the same salinisation level in percent from the soil weight much more decreases at sulphate-chloride than at chloride-sulphate salinisation.

One of the main reasons of this phenomenon is the higher salts concentration passing into the soil solution at the sulphatechloride salinisation as compared with chloride-sulphate salinisation.



И. В. ЛУКЬЯНОВ, А. Ф. ФИНЧЕНКО, Р. А. МАРТЫНЮК

### ИЗОФЕРМЕНТЫ ПОДЖЕЛУДОЧНОГО СОКА В НОРМЕ И ПРИ ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ПАНКРЕАТИТЕ

Известно большое количество диагностических методов, основанных на определении активности панкреатических ферментов в крови, моче и дуоденальном содержимом [1—4]. Исследование внешней секреции является наиболее информативным методом оценки функциональной деятельности поджелудочной железы [5—10].

Цель данной работы — изучение изменения изоферментного спектра и ферментативной активности сока у собак в норме и при различных структурных нарушениях в панкреатической ткани от незначительных воспалительных изменений до грубого разрастания соединительной ткани, характерного для хронического панкреатита. Работа выполнена на 12 беспородных собаках весом от 10 до 20 кг. Поджелудочный сок получали из панкреатических фистул. Хронический панкреатит у собак вызывали ежедневным введением этионина в дозе 0,05 на 1 кг веса. Животным первой группы этионин вводился в течение 5 дней, второй — 10, третьей — 15, четвертой — 20, пятой группе — 28 дней.

Наряду с экспериментальными животными исследовали группу контрольных собак. Животных забивали на разных стадиях развития хронического панкреатита, что позволило получить функциональную и морфологическую характеристику при различных структурных нарушениях в ацинарной ткани поджелудочной железы. Изучали ферментативную активность в крови и поджелудочном соке, трипсин определяли по методу Erlanger [11], липазу — с использованием субстрата эфира флюоресценцидилауриновой кислоты [12], амилазу — по Smith et Poe [12], бикарбонатную щелочность исследовали методом обратного титрования, в сыворотке крови определяли содержание ингибитора трипсина по Хавербеку [13].

Для изучения изоферментных спектров нами использован метод зонального электрофореза в полиакриламидном геле [14]. Полученные гели после разделения белков панкреатического сока сканировали на денситометре фирмы IOYCE LOEBL SKAN-400. Были проведены гистологические и электронно-микроскопические исследования тканей поджелудочной железы экспериментальных животных с разным сроком введения этионина. Парафиновые срезы панкреатической ткани для гистологического исследования окрашивали гематоксилин-эозином по ван Гизону и методом — коллоидное железо-PAS-гематоксилин-оранж. Кусочки ткани для электронно-микроскопического исследования фиксировали в 4%-ном параформальдегиде на 0,1 М фосфатном буфере pH-8 с последующей дофиксацией в 1%-ном  $OSO_4$ . Образцы заливали в смесь стирол-метакрилата [5]. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе «Тесла-500» при ускоряющем напряжении 90 кВ.

У всех экспериментальных животных отмечено увеличение содержания панкреатических ферментов на 3—4-й день исследования, возрастание липолитической, амилолитической и триптической активности происходило параллельно. Гистологическое строение ткани железы почти не отличалось от панкреатической ткани контрольных животных. Однако результаты электронно-микроскопического исследования показали, что в структуре ацинарной клетки имеются существенные изменения. В большинстве ацинарных клеток отмечалась выраженная вакуолизация гра-

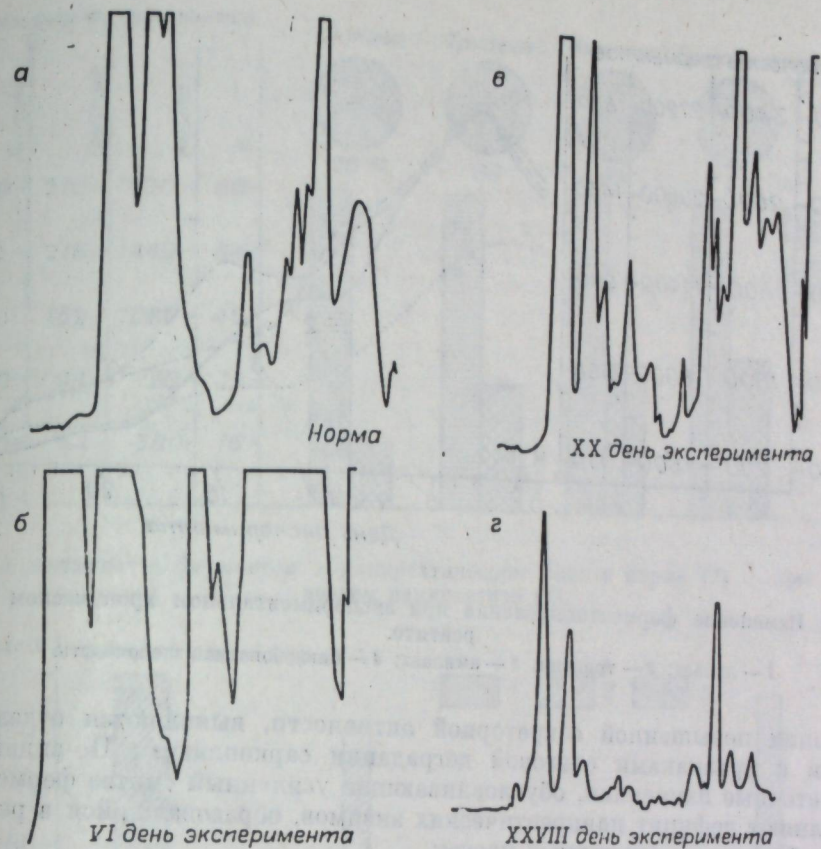


Рис. 1. Изоферментные констелляции панкреатического сока при различной степени развития хронического панкреатита.  
а — норма; б — 6-й день эксперимента; в — 20-й день эксперимента; г — 28-й день эксперимента.

нулярного эндоплазматического ретикулума, заметное расширение цистерн аппарата Гольджи и появление обильного количества свободных рибосом. Эти субмикроскопические изменения свидетельствуют о повышенном синтезе белка в ацинарной клетке [16]. Анализ данных, полученных при денситометрии акриламидных гелей после электрофоретического разделения белков панкреатического сока, позволяет отметить резкое возрастание абсолютного количества белковых фракций поджелудочного сока. После сканирования установлено, что площади пиков ферментных белков по сравнению с контрольным уровнем увеличились на 40% (рис. 1, б).

Полученные изменения говорят об усиленной ферментосинтезирующей функции ацинарных клеток на этапе первичных изменений хронического панкреатита. При дальнейшем развитии патологического процесса с разрастанием соединительной ткани в поджелудочной железе происходит уменьшение объема выделяемого панкреатического секрета при снижении активности основных ферментов поджелудочной секреции при динамическом изучении показателей панкреатической секреции при хроническом панкреатите нами отмечено, что изменение концентрации бикарбонатной щелочности происходит на самых ранних этапах развития заболевания, а наиболее значительно снижалась активность липазы (рис. 2). В этой фазе развития панкреатита при гистологическом исследовании ткани поджелудочной железы выявляются дистрофические и атрофические изменения ацинарных клеток, продуктивное воспаление по ходу выводных протоков и прогрессирующий склероз междольковой соединительной ткани. Данные электронно-микроскопического исследования показали, что наряду с ацинарными клетками, находящимися в

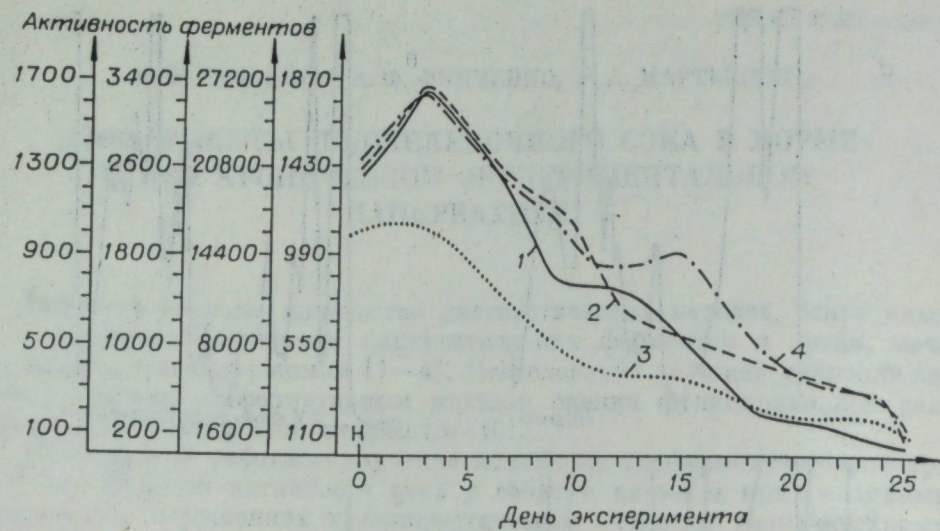


Рис. 2. Изменение ферментовыделения при экспериментальном хроническом панкреатите.

1 — липаза; 2 — трипсин; 3 — амилаза; 4 — бикарбонатная щелочность.

состоянии повышенной секреторной активности, выявляются отдельные клетки с признаками очаговой дегенерации саркоплазмы. По-видимому, субклеточные изменения, обуславливающие усиленный синтез ферментов, восполняют дефицит панкреатических энзимов, образовавшийся в результате гибели части ацинарных клеток.

В предыдущих работах [17—20] нами идентифицированы и рассчитаны Rf панкреатических ферментов, показано существование изоферментов в поджелудочном соке. Для идентификации ферментных констелляций сока поджелудочной железы применяли следующие методы: 1) параллельный электрофорез чистого фермента и панкреатического сока с последующим сопоставлением полученных дисков; 2) добавление чистого фермента в сок поджелудочной железы и сравнение его с дисками, полученными при разгонке чистого фермента вместе с панкреатическим секретом; 3) определение зон активности ферментов с применением субстратов; 4) биологическое действие [18]. При заболеваниях поджелудочной железы с различной степенью тяжести патологического процесса в железе происходит изменения ферментных и изоферментных констелляций с изменением их электрофоретической подвижности [17, 18].

При сканировании гелей нами после электрофоретической разгонки панкреатического сока выявлено значительное увеличение числа ферментных фракций и их пиков (см. рис. 1, в). С увеличением длительности эксперимента и при прогрессировании хронического панкреатита продолжает нарастать количество изоферментных фракций [17, 19]. Так, нами установлено появление следующих изоэнзимов: A<sub>0</sub>, A<sub>5</sub>, A<sub>6</sub>, D<sub>0</sub>, TP<sub>2</sub>, X<sub>6</sub>, X<sub>7</sub>. По мере увеличения количества абсолютная величина их снижается. Установлено появление изоамилоз, которые не обнаружены в норме [19]. Развитие дистрофических процессов в железе ведет к увеличению числа изоферментов, количество появившихся новых изоэнзимов коррелирует с тяжестью хронического панкреатита и степенью деструкции ткани. В панкреатическом соке у группы контрольных собак было идентифицировано три изофермента α-амилазы, в то же время у собак с длительно текущим экспериментальным панкреатитом зарегистрировано до 6 изоамилоз. Нами обнаружены изоферменты α-амилазы с Rf 0,22—24, Rf 0,25—0,26. На этом этапе заболевания поджелудочная железа выделяет ряд белковых компонентов, несвойственных нормальной секреции.

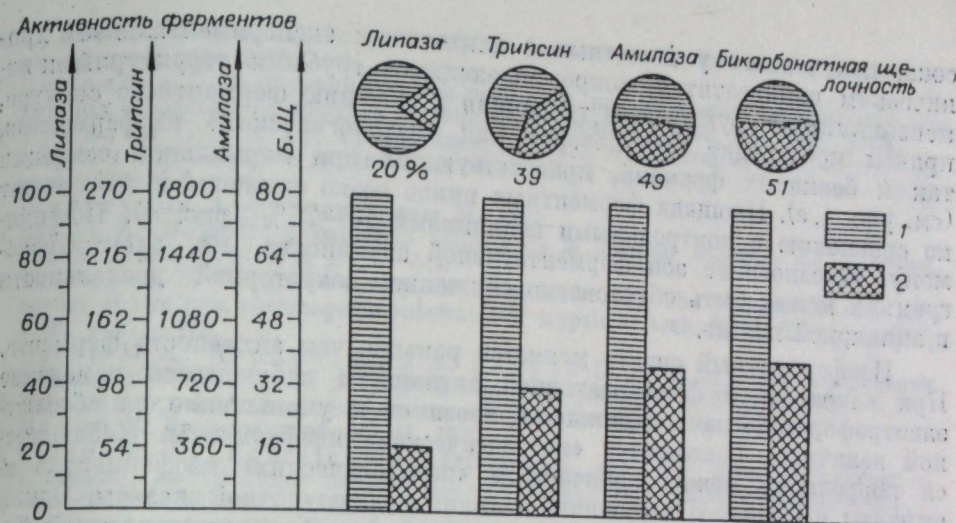


Рис. 3. Активность ферментов в панкреатическом соке в норме (1) и при хроническом панкреатите (2).

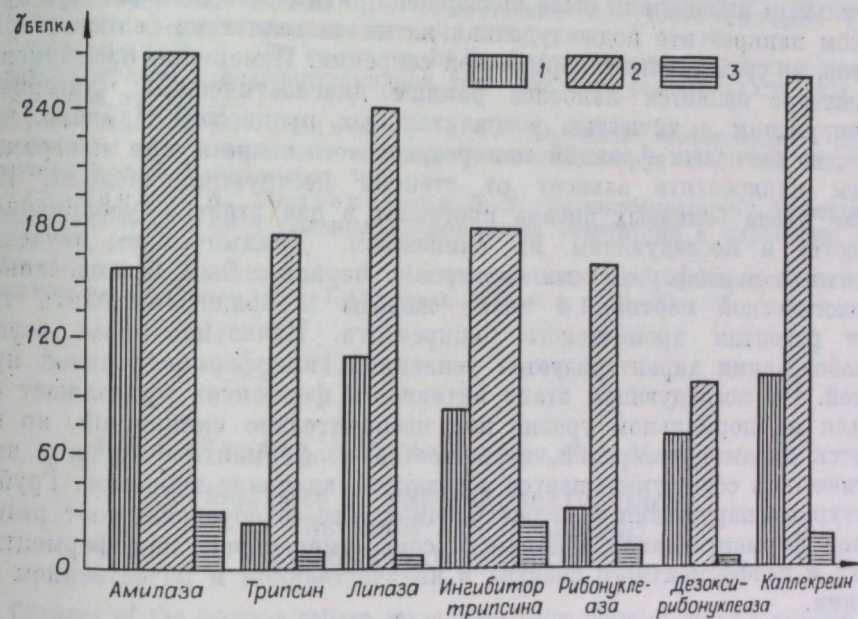


Рис. 4. Соотношение ферментовыделения панкреатических энзимов на разных фазах развития хронического панкреатита.

1 — 1-й день эксперимента; 2 — 6-й день эксперимента; 3 — 28-й день эксперимента.

Дальнейший этап развития хронического панкреатита характеризуется грубыми изменениями в панкреатической железе: происходит диффузное разрастание соединительной ткани в дольках и между дольками с частичным и полным склерозированием долек железы, при этом наступает резкое снижение объема секрета, с уменьшением активности всех ферментов (см. рис. 2). Отмечена диссоциация ферментовыделения основных панкреатических энзимов при прогрессирующем хроническом панкреатите, с увеличением длительности экспериментальных исследований степень диссоциирующего энзимовыделения увеличивалась. Так, липолитическая активность снизилась на 80%, активность амилазы и трипсина — на 50 и 60% соответственно, бикарбонатная щелочность уменьшилась в 2 раза (рис. 3). На электрофореграмме панкреатического

сока, полученного у животных с длительным экспериментальным хроническим панкреатитом, сопровождающимся грубыми структурными изменениями, обнаруживается тенденция к сужению ферментного спектра, причем происходит исчезновение как «патологических» изоферментов, так и белковых фракций, присутствующих при нормальной секреции (см. рис. 1, а). Площади ферментных пиков резко снижены и составляют по сравнению с контрольными величинами 10—20% (рис. 4). По-видимому, исчезновение зон ферментативной активности на электрофореграммах может быть обусловлено снижением секреторной деятельности в ацинарной клетке.

Изоферментный спектр меняется раньше, чем активность фермента. При сохраненной ферментативной активности наблюдается изменение электрофоретической подвижности изозимов и уменьшение их абсолютной величины, появляются «патологические» изоферменты. Наблюдается корреляция между количеством «патологических» изоферментов  $\alpha$ -амилазы и степенью нарушений в ткани поджелудочной железы. Одним из первых показателей внешнесекреторной функции поджелудочной железы, реагирующим на прогрессирование хронического панкреатита, является уменьшение концентрации бикарбонатной щелочности, наиболее значительным изменениям была подвержена активность липазы. При хроническом панкреатите поджелудочная железа выделяет ряд белковых компонентов, не свойственных нормальной секреции. Изменение изоферментного спектра является наиболее ранним диагностическим критерием, коррелирующим с тяжестью воспалительных процессов. Найдено, что количество белковых фракций панкреатического секрета при прогрессирующем панкреатите зависит от степени деструкции железы. Изменение числа белковых дисков протекает в два этапа с увеличением количества и последующим их снижением. Динамическое изучение ферментных и изоферментных спектров с параллельным исследованием морфологической картины в ткани железы позволяет выделить три стадии развития хронического панкреатита. Начальная фаза развития заболевания характеризуется усиленной гиперферментативной продукцией. На последующем этапе активность ферментов продолжает оставаться на нормальном уровне или незначительно сниженной, но изменяется характер секреции, извращается изоферментный спектр панкреатического сока, уменьшается абсолютное значение изозимов. Грубые структурные нарушения в поджелудочной железе обуславливают резкое падение ферментативной активности сока, уменьшение как ферментного, так и изоферментного спектра в количественном и качественном отношении.

Таким образом, изучение изменения ферментного и изоферментного спектра панкреатического сока открывает новые перспективы ранней диагностики панкреатитов и позволяет дополнить наши представления об особенностях секреции и синтеза белковых продуктов при хроническом панкреатите.

Новосибирский государственный  
медицинский институт

Поступила в редакцию  
14/IX 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Абасов И. Т. Диагностика заболеваний поджелудочной железы. Баку, 1972.
2. Бондарь З. А. и др. Клиническое значение современных методов диагностики заболевания поджелудочной железы.— Тер. арх., 1969, № 10.
3. Логинов А. С. К вопросу о методе исследования внешнесекреторной функции поджелудочной железы.— Тер. арх., 1974, № 3.
4. Шатерников В. А. Современные биохимические методы диагностики хронического панкреатита.— В кн.: Материалы конф. по патологии, клинике и терапии заболеваний поджелудочной железы. М., 1965.
5. Абасов И. Т. Клиническое значение исследования панкреатического сока при заболеваниях поджелудочной железы.— Азербайджан. мед. журн., 1965, № 5.

6. Губергриц А. Я. Некоторые вопросы диагностики хронического панкреатита.— Врачеб. дело, 1971, № 9.
7. Смирнова З. В. Функциональное состояние поджелудочной железы при некоторых заболеваниях желудка и двенадцатиперстной кишки. Кемерово, 1965.
8. Тужилин С. А. и др. Сравнительная оценка стимуляторов панкреатической секреции в диагностике хронических заболеваний поджелудочной железы.— Лаб. дело, 1970, № 6.
9. Шелагуров А. А. Панкреатиты. М., 1967.
10. Ribet A. Méthodes d'évaluation actuelle de la fonction exocrine du pancreas. Concours rued, 1975, 97, 3, p. 337—344.
11. Erlanger B. F., Kokowsky N., Cochen W. The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin.— Arch. Bioch. Biophys., 1964, v. 95, p. 271—278.
12. Богер М. М., Корнилова В. А., Дикуль Н. М. К методике определения активности липазы крови и дуоденального содержимого. Лаб. дело, 1973, № 8.
13. Покровский А. А. Биохимические методы исследования. М., 1969.
14. Мауер Г. Диск-электрофорез. М., 1970.
15. Staskem W., Komnick H. Erfahrungen mit der Styrol-Methakrylat—Einbettung als Routine—methode für die Licht— und Elektronenmikroskopie.— Mikroscopie, 1970, v. 26, p. 199—203.
16. Wollenberger K., Onnen U., Hinterborger L., Rabitzsch L., Kleitke B. Myocardial protein synthesis in Acute Myocardial Hypoxia and Ischemia — Cardiology, 1971/1972, v. 56, p. 48—64.
17. Лукьянов И. В., Финченко А. Ф. Ферментные и изоферментные спектры поджелудочной железы при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. II Всесоюз. съезд гастроэнтерологов. Л., 1978.
18. Лукьянов И. В., Лукьянов В. В. Идентификация ферментов поджелудочной железы в полиакриламидном геле. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1979, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
19. Лукьянов И. В., Финченко А. Ф. Изменение изоферментного спектра  $\alpha$ -амилазы панкреатического сока при различной степени патологии в поджелудочной железе. Калининград, 1979.
20. Лукьянов И. В., Долгополова Л. И. Внешнесекреторная функция поджелудочной железы у больных алкогольными гепатитами и циррозами. Калининград, 1979.
21. Dreiling D. A., Bordalo O. Secretory patterns in minimal pancreatic inflammatory pathologies.— Amer. J. Gastroent., 1973, v. 1, p. 60—90.

I. V. Lukyanov, A. F. Finchenko, K. A. Martyniuk

#### ISOZYMES OF THE PANCREATIC JUICE IN THE NORM AND IN CHRONIC EXPERIMENTAL PANCREATITIS

Changes of the isozyme pattern takes place before those of enzyme activity. The enzyme activity being unchanged, there occur some changes in the electrophoretic mobility of isozymes, reduction of its absolute value, and there appear some "pathological" isozymes. The disturbances in the isozymic constellations of the pancreatic secretion are one of the earliest diagnostic criteria which correlate with the gravity of inflammatory alterations. The number of protein fractions of the pancreatic juice in progressive chronic pancreatitis changes as a function of gland tissue destruction. Dynamic studies of enzyme and isozyme patterns with a parallel study of pathomorphologic alterations in the gland permit to determine three stages of chronic pancreatitis. The initial stage is characterized by an increased production of enzymes. At the next stage, the enzyme activity continues to be normal or slightly decreased, but the secretion characteristics change, the isozyme pattern of the pancreatic juice is altered, and the absolute value of isozymes is reduced. The rough structural disturbances in the pancreas bring about a sharp decrease of the enzymatic activity of the secretion and of both enzyme and isozyme patterns in qualitative and quantitative respects.

Полетаев П. А. О формуле роста Шмальгаузена.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Параболическая зависимость от времени биомассы развивающегося растения, отмеченная И. Шмальгаузенем, продемонстрирована на математической модели роста, включающей в себя несколько поколений клеток. Вторая модель демонстрирует, кроме того, энергетический обмен, остановку роста и переход к цветению. Рис. 6, библиогр. 6.

УДК 535.343

Терсков И. А., Лопатин В. И., Сидько Ф. Я. Моделирование клеток и других биологических частиц трехслойными и однородными шарами.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

На основе трехслойного шара — модели клеток — рассмотрена возможность моделирования биологических частиц однородными шарами с усредненным по объему показателем преломления. Предложена модель однородной частицы с некоторым эффективным показателем преломления для описания оптических свойств клеток и других биологических частиц. Рис. 3, библиогр. 5.

УДК 631.432

Онищенко В. Г., Яшихин Г. П. Обобщенная характеристика коэффициентов влагопереноса в почвах ненарушенного сложения.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

На целинных и окультуренных темно-серых лесных слабоподзоленных почвах Кемчугской возвышенности определялись коэффициенты влагопереноса в образцах ненарушенного сложения по генетическим горизонтам. На основе принципа подобия, предложенного Б. Н. Мичурным и В. Г. Онищенко, получены обобщенные характеристики коэффициентов влагопроводности в виде зависимости между абсолютными и относительными значениями влагопроводности. Проведено сравнение обобщенных кривых  $K(v)$  в почвенных образцах ненарушенного и нарушенного сложения. Табл. 1, рис. 3, библиогр. 9.

УДК 634.0.165.5

Абаимов А. П., Коропачинский П. Ю. О полиморфизме листовницы Гмелина и Каландера.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

На популяционном уровне осуществлена сравнительная оценка полиморфизма исследуемых видов. Установлено, что наиболее надежными диагностическими признаками являются степень отклонения семенных чешуй от оси, ширина и форма зрелых шишек. Выявленное наличие географической закономерности в изменчивости основных диагностических признаков позволяет считать листовницы Гмелина и Каландера географически и морфологически хорошо обособленными видами, образующими в зоне контакта полосу гибридных переходных форм. Табл. 4, рис. 1, библиогр. 9.

УДК 581.844 : 582.623

Бакулин В. Т. Анатомическое строение древесины у индуцированных полиплоидов тополя.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Приводятся данные по анатомии древесины 7-летних диплоидных и экспериментально полученных тетраплоидных растений тополя лавролиственного, осины и гибрида т. бальзамический × т. душистый. Показано, что растения тетраплоидного типа характеризуются по сравнению с диплоидными особями более крупными клетками тканей древесины. Кроме того, у полиплоидных растений уменьшаются высота и слоистость древесных лучей, частота встречаемости их на 1 мм, а также численность сосудов на 1 мм<sup>2</sup> поперечного среза древесины. Выделены анатомические признаки, наиболее пригодные для идентификации полиплоидных растений. Табл. 3, рис. 3, библиогр. 16.

Науменко Ю. В. Фитопланктон р. Оби ниже г. Новосибирска в связи с компенсационными мероприятиями при дноуглубительных работах.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

В работе изложены результаты наблюдений 1978 г. за развитием фитопланктона в двух искусственно созданных заливах в прибрежье Оби ниже г. Новосибирска. Выявлено, что в заливе, имеющем некоторую степень пропускности, количественное развитие фитопланктона осталось на уровне речного, а в заливе со стоячей водой численность фитопланктона возросла в два раза по сравнению с контролем. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 3.

УДК 577.472 : 576.80

Ковров Б. Г., Фиштейн Г. П. Распределение биомассы в синтетических замкнутых микробиоценозах в зависимости от видовой структуры.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Исследовалась роль отдельных видов гетеротрофных микроорганизмов и различных их сочетаний в распределении биомассы в микробном биоценозе с помощью анализа пирамид биомасс биоценозов, построенных по данным, полученным в результате исследования микроекосистем (МЭС), находящихся в стационарном состоянии.

Показано, что видовая структура МЭС влияет на распределение биомассы в МЭС между ее отдельными компонентами: биомассой продуцентов, биомассой редуцентов, биомассой мертвых клеток водорослей и детритом, которое зависит как от качественного и количественного состава гетеротрофных звеньев биоценозов МЭС, так и от сочетания определенных видов микроорганизмов.

Обнаружено изменение некоторых биохимических признаков гетеротрофных микроорганизмов в МЭС, что может свидетельствовать о наличии в них микроэволюционного процесса. Табл. 2, рис. 1, библиогр. 7.

УДК 595.773.1

Виолович Н. А. Краткий обзор палеарктических видов рода *Triglyphus* Loew, 1840 (Diptera, Syrphidae).— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Приводятся диагноз рода *Triglyphus* Lw., описание нового вида с Дальнего Востока — *T. aureus* sp. n., определительная таблица. Рис. 2.

УДК 595.773.1

Виолович Н. А. Обзор палеарктических видов рода *Lejota* Rondani, 1875 (Dipt., Syrphidae).— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Дается обзор трех палеарктических видов рода *Lejota* Bd., в том числе описание нового вида — *L. femorata* Violovitsh., sp. n. по трем самкам из Приморья. Рис. 3.

УДК 595.773.1

Виолович Н. А. Новые палеарктические виды рода *Psilota* Meigen, 1822 (Dipt., Syrphidae) фауны Сибири. Сообщение 36.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Приводятся краткий диагноз рода *Psilota* Mg., определительная таблица для двух новых видов этого рода, обнаруженных в Сибири, и их описание, иллюстрированное оригинальными рисунками. *Psilota sibirica* sp. n. имеет широкое распространение — от г. Новосибирска до о. Сахалина, *P. dersi* sp. n. описано по экземплярам из Южного Приморья. Рис. 4.

Кривошвенна Н. П. Новые данные о распространении редких дальневосточных насекомых-ксилобионтов.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Рассматривается 11 видов жесткокрылых и 10 видов двукрылых, принадлежащих к фаунистическим комплексам Юго-Восточной Азии. Первоначально эти виды были найдены только в Южном Приморье. Их обнаружение в Хабаровском крае и Амурской области свидетельствует о значительном протяжении их ареалов в северо-западном направлении. Библиогр. 13.

УДК 619 : 616.995.773.4 : 636.1

Растегаев Ю. М. Экологические особенности оводов лошадей на территории Бурятской АССР.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

В Бурятии оводы лошадей распространены широко: пораженность полостным составом составляет 99,2 и желудочными — 98,9% при интенсивности инвазии 34—721 и 55—1198 личинок. Полостной овод представлен одним, а желудочных оводов начинается со второй декады июня, заканчивается во второй декаде сентября; полостного овода — в третьей декаде июня и заканчивается в первой декаде сентября. Стадия куколки в зависимости от температуры почвы продолжается 20—61 день. Табл. 2.

УДК 576.858.77

Бахвалов С. А., Деветьярова С. В. Особенности морфогенеза бакуловirusов при генерализованных полидрозах у некоторых чешуекрылых в динамике инфекционного процесса.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Исследовался морфогенез политропных бакуловirusов, поражающих монашенку и непарного шелкопряда. Выявлено, что по мере генерализации инфекционного процесса увеличивается число клеток, в ядрах которых происходит отклонения от типичного морфогенеза, выражающиеся либо в нарушении количественных соотношений между субполидренными компонентами на различных стадиях синтеза, либо в смещении пространственной локализации формирующихся структур. Вследствие этого в таких ядрах формируются aberrantные полидры с незначительным количеством вирионов или же свободные от них. Размеры этих полидров сильно варьируют как по величине, так и по форме. Табл. 1, рис. 5, библиогр. 15.

УДК 591.9(571.1)+591.526

Равкин Ю. С., Шадрин В. П. Факторная классификация птиц по характеру их пространственного распределения.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

В зоогеографии и экологии животных анализ сопряженности видов проводится, как правило, сугубо глазомерно. Однако высокое разнообразие животного мира и необходимость классификации видов именно в тех случаях, когда охват территории относительно велик, затрудняет использование простых способов анализа. Для этих целей в настоящей работе применен метод автоматической (факторной) классификации. Использован алгоритм, который позволяет проводить расчеты по матрицам связи значительного объема и экономичен в работе.

Основой для расчетов послужили материалы по распределению 159 видов птиц в Северо-Восточном Алтае. В качестве меры сходства распределений взят коэффициент ранговой корреляции Кендала. Он отражает сходство по широте распространения, зонам предпочтения и в качественном виде учитывает степень совпадения пространственных изменений в численности птиц.

Получена иерархическая классификационная схема — названия выделенных групп по сочетаниям факторов среды, характерным для территории, где в основном распределены птицы данной группы. Предлагаемая классификация позволяет не только дать обобщенное представление о распределении видов, но и выделить природные режимы, определяющие неоднородность размещения птиц. Библиогр. 3.

Исаева Н. А., Шумный В. К., Першина Л. А. Изучение особенностей каллусогенеза у разных видов ячменя.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Изучались особенности образования и дальнейшего роста каллуса пяти видов диких ячменных трав: *H. maritimum* ( $2n=14$ ), *H. geniculatum* ( $2n=28$ ), *H. jubatum* ( $2n=28$ ), *H. marinum* ( $2n=28$ ), *H. leporinum* ( $2n=14$ ) и двух видов ячменя зернового типа: *H. vulgare* ( $2n=14$ ) и *H. spontaneum* ( $2n=14$ ) на среде В-5 Гамборга и модифицированной среде Крузе.

В результате культивирования обнаружены различия у разных видов ячменя по скорости роста каллусной ткани, по ее способности расти на двух питательных средах и по способности к спонтанному органогенезу. Полученные данные обсуждаются в свете филогенетических взаимоотношений рассматриваемых видов. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 12.

УДК 633.16 : 581.19

Гольшева М. И., Аксенович А. В., Солоненко Л. П. Экспрессивность гена *lys<sub>1</sub>* у гибридов между линией *Hiproly CI 3947* и разными сортами ярового ячменя.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Измеряли количество лизина в зерне сортов ярового ячменя Вилер, Омский 13709, Неполегающий 1, Красноярский 1 и гибридов этих сортов с линией *Hiproly*. Показано, что экспрессивность гена *lys<sub>1</sub>* (оцененная по количеству лизина в зерне) в  $BC_2F_2$  и  $BC_4F_2$  существенно выше у рекомбинантов *lys<sub>1</sub>/lys<sub>1</sub>*, полученных на основе сортов Неполегающий 1 и Красноярский 1, чем у рекомбинантов, полученных на основе сортов Вилер и Омский 13709. Схема 1, табл. 2, библиогр. 7.

УДК 591.147.516

Юрисова М. Н., Ключков Д. В., Юрлова З. П., Акимова Н. В. Морфофункциональная характеристика гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной и половой систем в осенний и весенний периоды у норки (*Lutreola vison Schreber*).— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Проведен морфофункциональный анализ пептидергической гоморни-положительной гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (ГНС) порок в различные сезоны года. Выявлены четкие различия в функционировании ГНС порок осенью и весной. Установлена однонаправленность сезонных изменений во всех ее звеньях. Осенью активность ГНС порок снижается. Весной выявлены достоверные морфологические признаки усиления функции ГНС. Наибольшие сдвиги отмечены в области супраоптического ядра и срединного возвышения. Усиление и спад функционирования ГНС совпадает с периодами максимальной и минимальной половой активности порок. Табл. 1, рис. 4, библиогр. 14.

УДК 576.851.13 : 577.150.6

Шендеров А. И., Попова Л. Ю. Зависимость максимального уровня свечения *Photobacterium belozerskii* и степени глюкозной репрессии люминесценции от концентрации в среде источника минерального азота.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Максимальный уровень люминесценции *Photobacterium belozerskii* линейно возрастает при увеличении в минимальной среде концентрации  $(NH_4)_2HPO_4$  от 0,5 до 2 г/л. Дальнейшее увеличение концентрации фосфорнокислого аммония не приводит к увеличению максимальной интенсивности свечения. Глюкозная репрессия люминесценции, индуцируемой аргинином, возрастает с увеличением концентрации  $(NH_4)_2HPO_4$  и при концентрации 4 г/л максимальный уровень люминесценции такой же, как и на минимальной среде. Предполагается, что у *Ph. belozerskii* существует фактор, ответственный за активность люциферазного оперона в зависимости от концентрации источника азота в среде. При недостатке азота данный фактор не дает глюкозе полностью репрессировать синтез люциферазы, индуцируемой аргинином, и увеличивает скорость синтеза люциферазы на минимальной среде. Рис. 3, библиогр. 6.

Шендеров А. Н., Попова Л. Ю., Виделец П. Ю. Влияние глюкозы на развитие биолюминесценции, индуцированной аминокислотами, у *Photobacterium belozerskii* — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Динамика развития люминесценции *Ph. belozerskii* в процессе периодического культивирования проходит три стадии: латентный период, в течение которого интенсивность свечения падает или не изменяется; синтез люциферазы; уменьшение активности люциферазы или ее деградация. Аргинин, пролин и аспарагин уменьшают время латентного периода, но глюкоза снимает действие аминокислот на синтез индуктора люминесценции. Предполагается, что процесс синтеза индуктора является регулируемым, т. е. индуцируется аминокислотами и подвержен катаболической репрессии.

Глюкоза в 10 раз уменьшает скорость синтеза люциферазы при индукции люминесценции аргинином и в 4 раза при индукции пролином. Предполагается, что люцифераза входит в оперон катаболической репрессии, независимо индуцируемой пролином и аргинином. Аргинин продлевает время синтеза люциферазы. Глюкоза снимает пролонгирующее действие аргинина на синтез люциферазы, уменьшая время синтеза и увеличивая скорость падения интенсивности свечения. Проллин одновременно индуцирует синтез люциферазы и уменьшает время синтеза люциферазы. Глюкоза и аспарагин продлевают время синтеза люциферазы, при индукции люминесценции пролином. Предполагается, что в момент достижения максимума люминесценции начинается синтез репрессора люциферазного оперона и имеется оперон, ответственный за синтез данного репрессора, в регуляции которого участвуют аспарагин, пролин, аргинин и глюкоза. Вероятно, за развитие биолюминесценции *Ph. belozerskii* ответственны по крайней мере три оперона, связанные между собой взаимной регуляцией. Рис. 3, библиогр. 13.

УДК 582.26 : 581.1.036

Заворуева Е. Н., Терешкова Г. М., Белянин В. П. Сравнительное изучение темноустойчивости пигментной системы зеленых и синезеленых водорослей. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Работа посвящена изучению динамики пигментного состава клеток водорослей (двух зеленых и двух синезеленых) в темноте при различных температурах. Представлены данные об изменении жизнеспособности клеток. Табл. 3, рис. 1, библиогр. 19.

УДК 535.243 : 535.247.4

Сидько Ф. Я., Соколов В. П., Сидько А. Ф., Филимонов В. С. Изучение спектральной яркости некоторых сельскохозяйственных культур. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Описываются методика и результаты измерений спектральных коэффициентов яркости посевов пшеницы, ячменя и овса, выращиваемых на полях центральных районов Красноярского края. Проведен анализ сезонных изменений спектральной яркости исследуемых культур. Показана возможность идентификации данных культур по их спектрам яркости во второй половине вегетации растений. Установлена зависимость спектральной яркости растений от высоты стояния Солнца. Определено время дня, наиболее благоприятное для съемки спектров яркости. Рис. 5, библиогр. 8.

УДК 633.11+633.16 : 631.811

Климашевский Э. Л., Дедов В. М. Свойства растягивающихся клеточных оболочек корня в связи с генетической вариабельностью устойчивости растений к  $Al^{3+}$ . — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Изучали взаимодействие  $Al$ -ионов с галактуронозойной кислотой и пектином, генотипические различия в содержании пектинов и количество связанных с ними свободных карбоксильных групп в растягивающихся клеточных оболочках, особенности в изменении под влиянием  $Al$  их механических свойств.  $Al$ -ионы в кислой среде реагируют с пектинами, образуя комплексные соединения через взаимодействие с гидроксильными и свободными карбоксильными группами. Содержание последних в растущих оболочках корня устойчивого генотипа гороха существенно ниже, чем у чувствительного сорта. Это, по-видимому, является причиной меньшего изменения под влиянием  $Al$  механических свойств оболочек толерантного сорта по сравнению с чувствительным. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 15.

Кузьменко В. А. Обратимое торможение роста побега, транспорт метаболитов и формирование клубней картофеля. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

В лабораторных и полевых деляночных опытах исследовали возможность управления транспортом веществ трофического назначения и клубнеобразованием картофеля путем искусственного торможения роста надземных вегетативных органов. Растения опрыскивали раствором 30%-ного двойного суперфосфата в смеси с 0,05%-ным 2,4-Д в фазу начала цветения (размер клубней 3—4 см в диаметре). После опрыскивания в течение 12 дней отмечено сокращение прироста сухого вещества у листьев и стеблей, длины стебля, числа листьев, площади листовой поверхности. В листьях уменьшается содержание крахмала, суммы сахаров, белкового азота, органического кислоторастворимого фосфора. Противоположную картину наблюдали в клубнях: увеличение количества сухого вещества, приток углеводов, белкового азота, органического кислоторастворимого фосфора. Увеличивается количество и вес клубней на растении. Табл. 6, рис. 1, библиогр. 31.

УДК 581.1 : 577.3

Войников В. К., Лузова Г. Б., Лемзяков В. П. Количество свободных жирных кислот митохондрией озимой ржи при гипотермии. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Методом газохроматографии изучали состав и количество свободных жирных кислот в митохондриях охлажденных ( $-4^{\circ}$ , 1 ч) этилированных побегов 2,5-суточных проростков озимой ржи зимостойкого сорта Тулунская зеленозерная. Контролем служил неохлажденный растительный материал. Идентифицированы жирные кислоты, содержащиеся в молекуле от 10 до 20 углеродных атомов, среди них были как насыщенные, так и ненасыщенные кислоты. В контроле их количество было 25 нг/мг белка митохондрий, из них 80% кислоты  $C_{16}$ — $C_{20}$ , среди которых количество ненасыщенных кислот было в 1,8 раза больше, чем насыщенных. Охлаждение стимулировало увеличение количества отдельных кислот и всей суммарной фракции в целом. Причем ненасыщенные свободные жирные кислоты выросли более значительно, чем насыщенные. Среди кислот  $C_{16}$ — $C_{20}$  ненасыщенных стало в 2,8 раза больше, чем насыщенных, первые после охлаждения выросли с 13,9 до 30,9 нг/мг белка. Показано, что после охлаждения митохондрии содержат 50 нг свободных жирных кислот на 1 мг белка. Обсуждается возможная роль стимулируемого кратковременным охлаждением возрастания количества свободных жирных кислот митохондрий зимостойких растений. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 27.

УДК 547.814.5+577.15+631.553

Минаева В. Г., Жанаева Т. А., Волхонская Т. А. Влияние температуры сушки на количество флавонолов и активность расщепляющих их ферментов в растениях володушки. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Изучали содержание флавонолов и активность флавонолрасщепляющих ферментов (гликозидаз и пероксидаз) у свежих и высушенных при разной температуре проростков и листьев взрослых растений володушки многожилчатой *Vulpurum multnerve* DC. Установили, что количество флавонолов снижается при сушке растений тем больше, чем выше температура сушки. Активность флавонолрасщепляющих ферментов у растений, высушенных при  $20$ — $22^{\circ}C$ , изменяется мало по сравнению с той же активностью свежего материала. При температуре сушки  $70^{\circ}$  растения еще сохраняют активность флавонолрасщепляющих ферментов, но эта активность резко падает, причем в большей степени у гликозидаз, чем у пероксидаз. Показано изменение электрофоретических спектров пероксидазы при сушке растений. Рис. 1, табл. 1, библиогр. 15.

УДК 591.13.133.8+628.516

Степанова М. Д. Состояние и элементный химический состав пшеницы, выращенной на почвах, загрязненных свинцом и кадмием. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Тяжелые металлы (Pb и Cd), присутствующие в почве в высоких концентрациях, изменяют соотношение химических элементов в растении и приводят к снижению урожая и изменению его качества. Табл. 2, рис. 2, библиогр. 15.

УДК 631.411.5 : 633.2/3

Трофимов П. Т. Влияние засоления почв на урожайность многолетних трав.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Урожайность многолетних трав в условиях вегетационного опыта при одинаковом уровне засоления, в процентах от веса почвы, сильнее снижается при сульфатно-хлоридном, чем при хлоридно-сульфатном засолении. Одна из главных причин этого явления — более высокая концентрация солей, переходящих в почвенный раствор при сульфатно-хлоридном засолении. Табл. 3, рис. 2, библиогр. 9.

УДК 616.37.002 — 036.12

Лукьянов Н. В., Финченко А. Ф., Мартынюк Р. А. Изоферменты поджелудочного сока в норме и при хроническом экспериментальном панкреатите.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1980, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

Изучали функции поджелудочной железы в динамике при прогрессирующем хроническом панкреатите. Показано изменение уровня ферментовыведения на разных стадиях развития заболевания. Отмечено, что изменение изоферментного спектра происходит раньше, чем меняется активность самого фермента. При хронических панкреатитах сохраненной ферментативной активностью наблюдается изменение электрофоретической подвижности изозимов. Изменения в изоферментных констелляциях панкреатического секрета являются наиболее ранним диагностическим критерием, коррелирующим с тяжестью воспалительных изменений. Найдено, что количество белковых фракций панкреатического секрета при панкреатите изменяется в зависимости от степени деструкции железы. Динамическое изучение ферментных и изоферментных спектров с параллельным исследованием патоморфологических изменений в поджелудочной железе позволило выделить три основные стадии развития хронического панкреатита. Рис. 4, библиогр. 21.