

П-167/2

И

ISSN 0134—2428
ISSN 0568—6547

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
ВЫПУСК 2

1980

№ 10

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

СИБ

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Просмотрев издание,
укажите номер
читательского билета
и код категории
читателя.

(Пример: 325/3E1)

4609/3E-1. - 25/III-81г.

ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

И СССР М. Ф. Жуков

г.-кор. АН СССР В. Г. Дулов

III БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

АН СССР И. А. Терсков

г. Д. К. Беляев, д-р биол. наук
С. Исаев, д-р с.-х. наук Р. В. Ко-
серин), д-р биол. наук И. Ю. Ко-
(), д-р биол. наук Л. И. Малышев,
биол. наук Р. И. Салганик, канд.
С. Юдин.

сибирск, 99, ул. Советская, 18,
22-00-44.

Писать разборчиво

Шифр

Корректор

Сдано в набор 27.05.80. Подписано в печать 01.09.80. МН-05574. Формат 70×108¹/₁₆. Высокоточная печать. Усл. печ. л. 14,7. Уч.-изд. л. 14,7. Тираж 1529 экз. Заказ № 171.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука», 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 10(325) Вып. 2.	Август 1980
--	---	----------------------	----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Г. Е. Паничева, Л. К. Цыцарева. Водопроницаемость автоморфных и полугидроморфных почв юга Томской области	3
Д. Бицок. Количественное описание процесса обеспечения растений кальцием в условиях вегетационного опыта	10
А. А. Киселева. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. Сообщение 2	20
А. А. Гаас. Поросль и живой напочвенный покров в сосново-березовых молодняках, изреженных рубками ухода	23
С. Д. Артамонов. Ландшафтно-биотопическая приуроченность и трофические связи дальневосточных саркофагид	29
А. П. Крюков, Е. Я. Фриеман. Фенетическая система мелких палеарктических сорокопутов	35
Т. А. Конотева. Продуктивность болотных фитоценозов бассейна оз. Эворон	40
Н. Г. Коломнец. Принципы использования энтомофагов в интегрированной защите лесов Сибири	48
Н. М. Махова, М. Ц. Ракшанина. Паразитические грибы сем. Entomophthoraceae, выделенные из тлей <i>Acyrtosiphon pisum</i> Hagb. и <i>Rhopalosiphum padi</i> L.	52
Р. Д. Санжигитинова, Т. К. Кальвин. Влияние источников углерода и азота на рост и развитие возбудителей микозов облепиховой моли (<i>Gelechia hipporhaella</i> Schrk.)	57
А. П. Маташов, В. И. Барановский, А. И. Пахтуев. Новые бактериальные препараты и их использование в лесозащите	63
К. П. Куценогий, А. Б. Кискин, А. Н. Анкилов. Вопросы оптимизации аэрозольной технологии применения инсектицидов при борьбе с летающими насекомыми	68
А. В. Аксенович. Связь между количеством лизина и питательной ценностью зерна lys-линий ячменя	78
Ф. П. Леонтьев. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов, полученных от скрещивания <i>Triticum aestivum</i> L. с <i>Triticum timopheevi</i> Zhuk.	82
П. И. Степочкин, Н. С. Владимиров. Перспективы скрещиваний мягкой пшеницы с сибирскими формами тетраплоидной ржи	88
П. М. Бородин, А. О. Рувинский. Новая мутация в W-локусе у домашней мыши	93
Н. Д. Луценко. Влияние доместикации на морфофункциональное состояние коры надпочечников у серебристо-черных лисиц в различные периоды постнатального развития	94
М. Н. Юрисува, Л. Н. Иванова. Функциональная активность гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в осенний период у лисиц с различным детерминированным поведением	99
В. И. Глазко, Г. А. Стакан, Г. Г. Гончаренко. Распределение аллелей трансферринового локуса у чистопородных и кроссбредных овец	102
В. Ф. Альтергот, О. П. Зубкус, Л. А. Игнатьев. Жароустойчивость интактного и отделенного листа яровой пшеницы	109
В. Л. Осановский, Т. И. Соломонова. Возрастные изменения функциональной активности хлоропластов у яровой пшеницы	117
В. К. Войников. К вопросу о выделении интактных растительных митохондрий	121
Ю. Н. Ильичев. Морфолого-анатомическая характеристика хвои кедрового сибирского у деревьев различной смолопродуктивности	126
Н. Е. Михайловская, Р. И. Салганик. Эффективность аденозинтрифосфорной кислоты в лечении наследственной пигментной дегенерации сетчатки	129
Н. И. Лобачева. Катаболизм серотонина мозга и реактивность гипофизарно-надпочечниковой системы при разных видах стресса	131
Н. Н. Кудрявцева, Н. К. Попова. Новая модель с дополнительным источником эндогенного серотонина	136

Л. Г. Князькова. Микродиссекционное исследование почки водяной полевки в постнатальном онтогенезе	139
Е. К. Бахтин. О динамике дегенеративных изменений рецепторных ольфакторных клеток	146
Л. Д. Сидорова, И. В. Лукьянов. Изучение активности панкреатических ферментов в крови как показатель функционального состояния поджелудочной железы	153

CONTENTS

G. E. Pashneva, L. K. Tsytsareva. Water permeability of automorphic and semi-terrestrial soils in the south of Tomsk region	3
Gy. Biczók. A quantitative description of calcium supplying process in soil-plant system under the conditions of pot experiments	10
A. A. Kiseleva. New and rare plants at foothills of the Eastern Sayan mountain chain, 2	20
A. A. Haas. Shoots and living soil-cover in pine-birch young stands, thinned by cleaning-cuttings	23
S. D. Artamonov. Landscape-biotope arrangement and food relations of far eastern sarcophagid flies	29
A. P. Kryukov, E. Ya. Frisman. Phenetic classification of the small palearctic shrikes	35
T. A. Kopoteva. Swamp phytocenoses productivity of Evoron area	40
N. G. Kolomietz. The principles of use of entomophagous insects in integrated forest protection in Siberia	48
N. M. Machova, M. C. Rakshaina. Parasitic fungi fam. Entomophthoraceae isolated from aphids <i>Acyrtosiphon pisum</i> Harr. and <i>Rhopalosiphum padi</i> L.	52
R. D. Sanzhimitupova, T. K. Kalvish. Effect of carbon and nitrogen sources on the growth and development of <i>Gelechia hippophaella</i> Schrk. mycosis agents	57
A. I. Mashanov, V. I. Baranovsky, A. I. Pakhtuev. New bacterial preparation and their use in forest protection	63
K. P. Koutzenogii, A. B. Kiskin, A. N. Ankilov. Problems of optimization of flying pest control by aerosol insecticides	68
A. V. Aksenovich. Correlation between lysine content and nutritive value of grain of 4 spring barley lys-lines	78
F. P. Leontjev. Cytogenetical studies in interspecific hybrids from crosses of <i>Triticum aestivum</i> L. × <i>Triticum timopheevi</i> Zhuk.	82
P. I. Stepochkin, N. S. Vladimirov. The perspectives of crosses between common wheat and siberian strains of tetraploid rye	88
P. M. Borodin, A. O. Ruvinsky. New mutation in W-locus of laboratory mouse	93
N. D. Lutsenko. Effect of domestication on the morphofunctional state of the adrenal cortex in silver foxes in different periods of the postnatal development	94
M. N. Yurissova, L. N. Ivanova. Functional activity of the hypothalamo-hypophysial neurosecretory system in autumn in foxes with different determined behaviour	99
V. I. Glazko, G. A. Stakan, G. G. Goncharenko. Distribution of alleles of transferin locus in the cleanbreed and crossbreed sheep	102
V. F. Altergot, O. P. Zubkus, L. A. Ignatiev. The heatstability of intact and separated leaf of wheat	109
V. L. Osakovskiy, T. N. Solomonova. Age alterings of functional activity of chloroplasts in spring corn	117
V. K. Vojnikov. On the problem of isolation of intact plant mitochondria	121
U. N. Ilyichov. Anatomico-morphological characteristics of needles of pinus sibirica du tour wich trees of different resin-productivity	126
I. E. Mikhailovskaya, R. I. Salganik. Efficiency of adenosine triphosphate administration in treatment of inherited degeneration of the retina	129
I. I. Lobatcheva. Brain serotonin catabolism and hypophyseal-adrenal reactivity under conditions of different kinds of stress	131
N. N. Kudryavtseva, N. K. Popova. A new model with an additional serotonin source	136
L. G. Knyazkova. Microdissection Study of the kidney in the water rat during postnatal ontogenesis	139
E. C. Bachtin. On the dynamics of degenerating changes of the olfactory receptor cells	146
L. N. Sidorova, I. V. Lukyanov. Experimental studies of the activity of pancreatic enzymes in blood as an index of functional state of the pancreas	153

Г. Е. ПАШНЕВА, Л. К. ЦЫЦАРЕВА

ВОДОПРОНИЦАЕМОСТЬ АВТОМОРФНЫХ И ПОЛУГИДРОМОРФНЫХ ПОЧВ ЮГА ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Виды и способы мелиорации (осушение, орошение) во многом определяются водопроницаемостью почв. Поглощение почвой атмосферных осадков, талых вод, проникновение их по профилю, запасы продуктивной влаги связаны с водопроницаемостью почв. Почвы юга Томской области слабо изучены по водно-физическим свойствам, а имеющиеся данные характеризуют только гумусовый горизонт и грунты. В связи с этим изучение водопроницаемости представляло большой интерес.

Исследования водопроницаемости почв юга Томской области проводили методом заливаемых площадок с помощью прибора Нестерова ПВН-00. Скорость впитывания рассчитывали по формуле [1, 2] $V = 10 \cdot Q/tS$, где V — скорость впитывания, мм/мин; Q — расход воды, см³; t — время опыта, мин; S — площадь фильтрующей колонки, см². Полученные данные приводили к $t = 10^0$ по формуле Хазена [1].

Результаты исследований обрабатывали статистически по Н. А. Плехинскому [3] и Б. А. Доспехову [4].

Коэффициент корреляции рассчитывали по формуле

$$r = \frac{\Sigma XY - (\Sigma X \cdot \Sigma Y) : n}{\sqrt{[\Sigma X^2 - (\Sigma X)^2 : n] [\Sigma Y^2 - (\Sigma Y)^2 : n]}}$$

где X и Y — значение признаков.

Корреляционное отношение (η) определяли по формуле

$$\eta_{y/x} = \sqrt{\frac{\Sigma(Y - \bar{y})^2 - \Sigma(Y - \bar{y}_x)^2}{\Sigma(Y - \bar{y})^2}}$$

где $\Sigma(Y - \bar{y})^2$ — сумма квадратов отклонений индивидуальных значений Y от общей средней арифметической \bar{y} ; $\Sigma(Y - \bar{y}_x)^2$ — сумма квадратов отклонений вариантов от частных средних \bar{y}_x , соответствующих определенным, фиксированным значениям независимой переменной x .

Под водопроницаемостью почв понимается способность почвы впитывать воду, что количественно выражается мощностью слоя воды, поступающей в почву, через ее поверхность в единицу времени. Коэффициент фильтрации определяется по формуле [5] $K = Q/F$, где Q — установленный расход воды, см³; F — площадь сечения, см².

Анализ экспериментальных данных с помощью дисперсионного и корреляционного методов [3] позволил: а) дать характеристику водопроницаемости различных типов почв в зависимости от степени развития дернового и элювиально-глеевого процессов; б) выяснить направление и степень связи между водопроницаемостью почв, содержанием гумуса, влажностью, объемом веса.

В почвенном покрове юга Томской области распространены черноземы выщелоченные и оподзоленные, темно-серые, светло-серые дерново-подзолистые почвы, формирующиеся в плакорных позициях рельефа.

В бессточных и полусточных депрессиях образуются полугидроморфные темно-серые лесные поверхностно-глеевые почвы, светло-серые поверхностно-глеевые, дерново-подзолистые поверхностно-глеевые и дерново-глеевые.

Водопроницаемость автоморфных и полугидроморфных почв зависит от генезиса почв и является функцией величины вероятности проявления глеевого процесса. В горизонте А автоморфных почв наиболее вероятные значения скорости впитывания составляют в 1-й час опыта 4,2—9,4 мм/мин и в 6-й час опыта 1,93—0,6 мм/мин, в горизонте АВ—1,0—2,9 и 0,1—0,7, в горизонте В—1,1—2,0 и 0,6—0,17 мм/мин соответственно.

В почвах, временно избыточно переувлажненных в горизонте А, наиболее встречаемые значения скорости впитывания колеблются от 0,8 до 2,7 мм/мин в 1-й час и от 0,01 до 0,41 мм/мин в 6-й час опыта; в горизонте АВ отмечены значения 0,5—1,1 и 0,24—0,001 мм/мин; в горизонте В—0,001—0,8 и от 0,001 до 0,16 мм/мин в 1-й и 6-й час опыта соответственно.

При выяснении влияния оглеения и генезиса почв на водопроницаемость установлено, что с вероятностью 0,99 показатель силы влияния (η^2) типа почв составляет 26%, а оглеения—2,7%. Отличие водопроницаемости сравниваемых двух классов почв есть следствие литологической неоднородности, условий рельефа, что, в свою очередь, определяет вероятность оглеения и состояния увлажнения почв. Так, профиль исследуемых почв представляет собой чередование легкого, среднего и тяжелого суглинков.

Таблица 1

Механический состав почв юга Томской области

Почва	Разрез	Глубина, см	Содержание фракций в % на абс. сух. почву		
			0,05—0,01%	0,001	0,01
Иловато-пылеватый тяжелый суглинок	4	0—10	17,21	18,22	68,11
		35—45	40,42	30,40	52,95
Легкая глина	010	56—66	45,95	26,54	43,96
Иловато-пылеватый тяжелый суглинок		0—10	37,98	12,44	26,86
Песчано-крупнопылеватый легкий суглинок	18	57—67	48,74	23,36	37,28
Иловато-крупнопылеватый средний суглинок		76—86	49,15	25,86	39,00
Песчано-крупнопылеватый легкий суглинок	01	0—10	51,29	14,10	30,57
Песчано-крупнопылеватый средний суглинок		36—46	42,15	18,08	39,79
Песчано-крупнопылеватый легкий суглинок	1008	75—85	45,77	22,82	40,04
Песчано-крупнопылеватая легкая глина		0—10	52,46	10,94	27,87
Песчано-крупнопылеватый тяжелый суглинок	498	30—40	25,38	31,64	68,96
Песчано-крупнопылеватый легкий суглинок		75—85	47,71	29,54	45,51
Иловато-крупнопылеватый средний суглинок	018	0—10	51,06	11,31	29,66
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок		29—39	59,02	12,60	33,21
Песчано-крупнопылеватый легкий суглинок	17	45—55	52,28	17,37	34,82
Песчано-крупнопылеватый средний суглинок		0—10	58,55	10,20	27,62
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	1003	30—40	51,41	11,95	36,24
Иловато-крупнопылеватый легкий суглинок		50—60	48,38	33,44	47,84
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	326	0—10	48,05	7,24	25,29
Иловато-крупнопылеватый средний суглинок		46—56	49,00	13,59	31,45
Иловато-крупнопылеватый легкий суглинок	1003	84—94	36,96	16,03	38,39
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок		0—10	55,08	11,10	20,76
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	1003	30—40	42,29	9,98	28,84
Иловато-крупнопылеватый средний суглинок		50—60	45,61	9,95	29,13
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	326	72—82	40,30	29,38	45,58
Иловато-крупнопылеватый легкий суглинок		0—10	60,38	10,12	32,23
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	326	24—34	41,97	16,56	44,33
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок		50—60	45,57	16,48	45,89
Иловато-крупнопылеватый легкий суглинок	326	0—10	52,49	6,18	28,96
Иловато-крупнопылеватый средний суглинок		47—57	46,36	35,02	39,06
Иловато-крупнопылеватый тяжелый суглинок	60—70	35,32	33,94	43,67	

Таблица 2

Оценка разности свойств автоморфных и полугидроморфных почв

Горизонт	Достоверная разность средних						
	n	\bar{x}_a	\bar{x}_p	s_a^2	s_p^2	F _{факт}	F _{ст 0,95}
Водопроницаемость в 6-й час, мм/мин							
А	38	2,64	0,97	3,92	0,89	10,9	4,1
АВ	38	0,99	0,17	0,72	0,09	15,9	4,1
В	38	1,44	0,18	1,60	0,132	17,5	4,1
Водопроницаемость в 1-й час							
А	35	6,37	3,88	18,8	13,9	3,53	4,1
А ₁ В	35	3,06	1,12	3,49	0,40	17,5	4,1
В	33	2,84	1,05	2,20	0,83	18,8	4,2
Водопроницаемость в среднем за 6 ч							
А	37	3,13	2,04	4,84	3,53	2,8	4,1
А ₂ В	37	1,16	0,40	1,28	0,052	8,3	4,1
В	37	1,52	0,38	0,79	0,051	29,2	4,1
Содержание гумуса, %							
А ₂ В	30	2,34	1,43	1,84	1,12	4,39	4,2
В	30	0,66	0,62	0,06	0,06	0,3	4,2
Объемный вес, г/см ³							
АВ	25	1,21	1,34	0,033	0,032	43,7	4,3
В	25	1,33	1,43	0,02	0,05	23,6	4,3

Примечание. \bar{x}_a — среднее арифметическое значение показателя автоморфных почв; \bar{x}_p — среднее арифметическое значение полугидроморфных почв; s_a^2 — дисперсия, s_p^2 — дисперсия, а — автоморфные, р — полугидроморфные, n — объем выборки.

Анализ механического состава автоморфных и полугидроморфных почв свидетельствует о значительной неоднородности гранулометрического состава (табл. 1). Как правило, иллювиальные горизонты серых, темно-серых почв в 1,5—2 раза тяжелее, где содержание илистой фракции 17—25%. В иллювиальных горизонтах полугидроморфных почв количество частиц размером менее 0,001 в 2—5 раз больше, чем в гумусовом горизонте (16—39%).

Литологическая неоднородность находит свое отражение в физических свойствах этих почв. Элювиально-иллювиальный характер распределения илистой фракции по профилю исследуемых почв приводит к снижению инфильтрации влаги. Увеличение же содержания илистой фракции и крупной пыли в элювиально-иллювиальном горизонте уменьшает скорость впитывания в 2—4 раза в 1-й час и в 3,5—10 раз в 6-й час по сравнению с гумусовым горизонтом этих почв. В автоморфных почвах скорость впитывания влаги в гор. В в 3-й и 6-й час опыта колеблется от 0,6 до 0,17 мм/мин, даже возрастая до 1,4 мм/мин, что, вероятно, связано с крупно-ореховатой структурой гор. В, наличием трещин.

Установлена достоверная отрицательная криволинейная связь между содержанием илистой фракции и скоростью впитывания влаги как в автоморфных, так и в полугидроморфных почвах. (Корреляционное отношение (η) равно 0,42.)

Инфильтрация влаги в почве определяется также их физическими свойствами. В полугидроморфных почвах наблюдается увеличение объемного веса в горизонтах АВ и В по сравнению с аналогичными горизонтами автоморфных почв (табл. 2) на 0,10—0,13 г/см³. Влияние плотности

Таблица 3

Зависимость водопроницаемости почв от различных факторов

Почва	Час опыта	η	r	$F_{\text{факт}}$	$F_{st\ 0,95}$
<i>От содержания гумуса</i>					
Автоморфная	1-й	—	0,81	57,4	7,7
	6-й	0,86	0,56	17,11	7,7
Полугидроморфная	1-й	0,67	0,50	3,7	7,5
				6,13	2,7
	6-й	0,56	0,54	4,31	4,1
				16,2	4,1
				5,36	4,1
<i>От объемного веса</i>					
Автоморфная	1-й	—	—0,59	16,15	4,2
Полугидроморфная	1-й	—0,67	—0,58	7,64	4,2
				34,0	4,1
		—0,60		7,12	3,2
<i>От количества частиц размером менее 0,001 мм</i>					
		0,42		12,5	3,3

Примечание. η — корреляционное отношение, r — коэффициент корреляции, $F_{\text{факт}}$, $F_{st\ 0,95}$ — критерий Фишера (фактический, стандартный).

почв на их водопроницаемость проявляется в достоверной обратной прямолинейной зависимости между скоростью впитывания влаги в 1-й час опыта и величиной объемного веса. Коэффициент корреляции в автоморфных почвах равен (—0,67); в полугидроморфных равен (—0,60) (табл. 3).

Это позволяет объяснить присутствие кратко- и сезонно-избыточного увлажнения в полугидроморфных почвах и, как следствие его, проявление глеевого процесса.

Общезвестно, что с увеличением содержания органического вещества снижается объемный вес и возрастает водопроницаемость почв. Нами установлена достоверная положительная прямолинейная зависимость между скоростью впитывания влаги и содержанием гумуса в автоморфных почвах по профилю (коэффициент корреляции равен +0,86) и криволинейная положительная зависимость между фильтрацией и количеством гумуса (корреляционное отношение равно +0,67). Однако влияние содержания органического вещества в полугидроморфных почвах несколько слабее: коэффициент корреляции 0,50 и 0,54 в 1-й и 6-й час опыта соответственно, зависимость прямолинейная.

В автоморфных почвах наметился ряд от темно-серых лесных, серых лесных, светло-серых лесных до дерново-подзолистых со средней водопроницаемостью по профилю в 1-й час опыта в соотношении 5:2:1:1. Во временно избыточно увлажняемых почвах подобной четкой закономерности по водопроницаемости не выявлено.

Гумусовые горизонты автоморфных и полугидроморфных почв по впитыванию различаются слабо, а по фильтрации существенно различны. Так, в гумусовом горизонте автоморфных почв фильтрация влаги выше в 2,7 раза в 6-й час опыта, чем в аналогичном горизонте полугидроморфных почв. Скорость фильтрации влаги в элювиально-иллювиальном горизонте автоморфных почв достоверно в 4—8 раз выше, чем в тех же горизонтах полугидроморфных почв. Наиболее четкое различие наблюдается в горизонте В (см. табл. 2). Равновесие в данном горизонте — момент установления постоянной скорости фильтрации — наступает в полугидро-

Таблица 4

Водопроницаемость автоморфных и полугидроморфных почв юга Томской области

Разрез, почва, местоположение, угодье	Горизонт	Глубина, см	Гумус, %	Объемный вес, г/см ³	Частиц 0,001, %	Скорость впитывания, мм/мин			
						1-й час	3-й час	6-й час	в среднем за 6 ч
4. Чернозем выщелоченный среднесуглинистый, пологоволнистая равнина, луг в лесу	A _{пах}	0	7,2	1,2	18,22	1,28	0,32	0,35	—
	A	35	5,2	1,08	13,48	1,72	0,79	0,63	—
	B ₁	56	0,59	1,36	26,54	1,58	0,51	0,52	—
010. Темно-серая лесная оподзоленная легкосуглинистая, равнина, кедряч	A	0	9,85	0,88	12,24	8,25	3,30	2,80	2,83
	A ₂ B	57	2,09	1,46	23,36	5,20	0,75	0,25	0,98
	B	76	0,34	1,40	25,86	2,50	0,60	0,33	1,07
18. Серая лесная оподзоленная суглинистая, понижение, пащия	A	0	5,63	1,06	14,10	5,76	1,45	1,02	1,43
	A ₂ B	36	1,94	1,20	18,08	2,37	1,04	0,04	1,12
	B	75	1,17	1,38	22,82	1,88	0,43	0,04	0,50
01. Серая лесная слабооподзоленная легкосуглинистая, равнина, луг в лесу	A	0	8,17	0,78	10,94	6,6	4,1	4,6	3,88
	A ₂ B	30	3,52	1,05	31,64	2,3	2,1	2,2	2,2
	B ₁	75	0,62	1,18	29,54	1,1	0,0	1,4	0,95
1008. Светло-серая лесная среднесуглинистая, пащия	A	0	3,89	1,13	—	2,00	0,67	0,67	1,03
	A ₂ B	29	2,07	1,19	—	2,70	0,65	0,66	0,95
	B	45	0,70	1,34	—	2,00	0,21	0,00	0,43
498. Дерново-подзолистая, суглинистая, равнина, луг в лесу	A	0	3,81	1,10	10,20	1,54	0,50	0,17	0,49
	A ₂ B	30	1,49	1,21	11,95	0,75	0,71	0,17	0,17
	B	50	1,19	1,33	33,44	4,80	2,40	—	1,68
018. Темно-серая лесная поверхностно-глееватая легкосуглинистая, понижение, кедряч	A	0	9,40	0,76	7,24	11,50	6,80	1,71	4,73
	A ₂ B	46	2,17	1,07	13,59	5,00	0,00	0,00	1,04
	B	84	0,52	1,40	16,03	2,70	1,10	0,30	0,82
17. Серая лесная оподзоленная поверхностно-глееватая, среднесуглинистая, суффозионное понижение, пащия	A	0	5,61	1,17	11,10	0,25	0,04	0,33	0,31
	A ₁ A ₂	30	3,46	1,28	9,95	0,70	0,00	0,00	0,28
	A ₂ B	50	0,67	1,41	9,95	3,12	0,00	0,00	0,33
	B	72	0,49	1,50	29,38	1,63	0,00	0,00	—
1003. Светло-серая лесная поверхностно-глееватая, среднесуглинистая, суффозионное понижение, пащия	A	0	3,88	1,17	10,12	4,56	2,80	0,98	1,03
	A ₂ B	24	3,05	1,14	16,56	1,33	2,90	0,00	0,26
	B	50	0,70	1,40	16,48	1,96	0,00	0,00	0,43
326. Дерново-подзолистая поверхностно-глеевая легкосуглинистая, суффозионное понижение, березово-осиновый колос	A	0	12,3	—	6,18	8,4	4,90	1,10	4,10
	A ₂ B	47	0,50	—	35,02	0,92	0,00	0,00	0,76
	B	60	0,38	—	33,94	2,37	0,08	1,21	0,72
5а. Дерново-глеевая слабооподзоленная среднесуглинистая, суффозионное понижение, пащия	A	0	18,43	1,27	6,72	0,94	—	0,0	—
	AB	19	0,77	1,44	25,75	0,36	—	0,07	—

морфных почвах раньше на 3 ч по сравнению с автоморфными почвами. Горизонты АВ и В являются водоупором, что ведет к избыточному увлажнению почв.

Следовательно, высокое содержание гумуса, низкое значение объемного веса, отсутствие глеевого процесса объясняет более высокую водо-

Таблица 5

Водопроницаемость целинных и пахотных почв юга Томской области

Разрез, почва, угодье	Глубина, см	Гумус, %	Объемн. вес, г/см ³	Водопроницаемость, мм/мин				Кол-во влаги в литрах
				1-й ч	3-й ч	6-й ч	в среднем за 6 ч	
01. Серая лесная оподзоленная легкосуглинистая, березово-осиновый лес	0	8,17	0,88	6,6	4,1	4,61	3,88	55,9
	30	3,5	1,16	2,5	2,10	2,20	2,16	31,2
	75	0,6	1,26	1,1	0,0	1,46	0,95	13,2
18. Серая лесная легкосуглинистая, среднеоккультуренная, водораздел, пашня	0	5,63	1,06	5,76	1,45	1,02	1,43	20,7
	36	1,94	1,20	2,37	1,04	0,04	1,12	16,2
	75	1,17	1,38	1,88	0,43	0,04	0,52	7,5
275. Светло-серая лесная среднесуглинистая, водораздел, березово-осиновый лес	0	4,91	1,16	4,08	1,90	1,30	3,18	46,5
	30	1,60	1,37	1,33	1,04	1,25	1,33	19,3
	45	1,09	1,51	0,42	0,08	0,0	0,26	3,4
1008. Светло-серая лесная среднесуглинистая, среднеоккультуренная, пашня	0	3,8	1,13	2,0	0,67	0,67	1,03	14,7
	29	2,07	1,19	2,77	0,33	0,66	0,95	13,5
7. Светло-серая лесная среднесуглинистая, слабооккультуренная, пашня	0	2,89	1,32	1,90	0,23	0,58	0,54	7,8
	37	0,99	1,38	0,96	0,08	0,12	0,25	3,6
	64	0,64	1,41	—	0,04	0,04	0,43	6,3

проницаемость автоморфных почв по сравнению с полугидроморфными (табл. 4).

Распашка, использование органических и минеральных удобрений интенсивно влияют на инфильтрацию почвенной влаги как в профиле почв, так и на отдельные генетические горизонты.

Впитывание влаги более равномерно и в большем количестве происходит в лесу, чем на пашне (табл. 5). Так, в 1-й час опыта поглощение влаги в серой оподзоленной легкосуглинистой почве (разрез 01 расположен в березово-осиновом лесу) составляет 6,6 мм/мин., а в 6-й час — 4,6 мм/мин. Снижение структурности серой лесной почвы в результате распашки (разрез 18) ведет к снижению водопроницаемости в 1,5—4 раза с поверхности в различное время опыта. Еще более существенно различие в скорости поступления влаги в целинной и пахотной светло-серой лесной почве.

Применение органических и минеральных удобрений на пашне по-разному влияет на водопроницаемость почв. На серой лесной почве после уборки пшеницы в контроле скорость впитывания влаги с поверхности в 1-й час составила 2,7, а в 6-й час — 1,2 мм/мин. В гор АВ скорость впитывания влаги — 2,8 и 0,8 мм/мин соответственно.

Внесение минеральных удобрений в дозе N₉₀P₆₀K₆₀ (в течение трех лет) не увеличило скорость поступления влаги по сравнению с контролем. Внесение твердого навоза в дозе 30 т/га с добавлением P₆₀K₆₀ улучшает в 2 раза скорость впитывания влаги на глубине 30 см в 1-й час опыта по сравнению с контролем, не изменяя коэффициента фильтрации.

В варианте опыта 120 т/га жидкого навоза плюс P₆₀K₆₀ впитывание влаги в 1-й час в 1,5—2 раза выше, чем в контроле, как с поверхности, так и в горизонте АВ, а фильтрация не изменяется.

Увеличение впитывания влаги почвой способствует расширению диапазона активной влаги и улучшает водно-воздушный режим почв. Одним из путей регулирования водного режима автоморфных и полугид-

роморфных почв является внесение высоких доз органических удобрений совместно с минеральными, что способствует оструктуриванию почв, повышению их гумусности, уменьшению плотности пахотных и подпахотных горизонтов.

Правильная мелиорация сельскохозяйственных угодий с неоднородным почвенным покровом (в блюдцах формируются избыточно увлажненные почвы) требует не только создания мощного плодородного слоя у полугидроморфных почв, но и применения кротования, щелевания для разрушения водоупорного горизонта.

При орошении и расчете норм полива следует учитывать различные скорости впитывания, а не только скорости фильтрации автоморфных и полугидроморфных почв, чтобы избежать избыточного увлажнения почв и создать оптимальное увлажнение в корнеобитаемом слое.

ВЫВОДЫ

1. Выявлено достоверное различие водопроницаемости автоморфных и полугидроморфных почв в элювиально-иллювиальном и иллювиальном горизонтах.

2. Скорость впитывания влаги и фильтрация ее находится в прямой зависимости от содержания гумуса, обратной прямой зависимости от величины объемного веса, и отрицательной криволинейной от количества илстой фракции.

3. Внесение твердого и жидкого навоза на фоне фосфорно-калийных удобрений в 1,5—2 раза повышает скорость впитывания влаги в перегнойно-аккумулятивном горизонте, не изменяя коэффициента фильтрации.

4. Особенности инфильтрации влаги автоморфных и полугидроморфных почв требуют дифференцированного подхода к мелиорации сельхозугодий с неоднородным почвенным покровом.

Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики при ТГУ,
Томск

Поступила в редакцию
9/VII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Агрофизические методы исследования почв. М., Наука, 1966.
2. Роде А. А. Толковый словарь по почвоведению. М., Наука, 1975.
3. Плехинский Н. А. Биометрия. М., 1971.
4. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., Колос, 1979.
5. Седенко М. В. Основы гидрологии и инженерной геологии. М., Недра, 1979.

G. E. Pashneva, L. K. Tsyt sareva

WATER PERMEABILITY OF AUTOMORPHIC AND SEMITERRESTRIAL SOILS IN THE SOUTH OF TOMSK REGION

The water permeability of eluvial and agric horizons of semiterrestrial soils has been estimated to be 2—8 times less than that of analogous horizons of automorphic soils.

The water permeability is directly proportional to the humic content and inversely proportional to the value of specific weight and the amount of clay fraction in a series of the following soils: leached, dark gray, gray, light gray, soddy podzolic, chernozems.

The peculiarities of moisture infiltration, connected with genesis of horizons, require the use of different methods of their reclamation.

Д. БИЦОК

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ ПРОЦЕССА ОБЕСПЕЧЕНИЯ РАСТЕНИЙ КАЛЬЦИЕМ В УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИОННОГО ОПЫТА

Основой интенсивного растениеводства является полное обеспечение растений элементами минерального питания, что достигается внесением удобрений, дополняющих эффективное почвенное плодородие. Следовательно, рациональная система применения удобрений должна основываться на познании механизмов биологических и физико-химических процессов, протекающих в почве. В целом эти особенности определяются переносом вещества и энергии, который складывается из множества элементарных процессов, протекающих как одновременно, так и последовательно. Количественная характеристика этих процессов — важнейшая задача современного почвоведения. Ее решение стало возможным благодаря широкому применению новейших аналитических методов и вычислительной техники, позволяющих создавать математические модели, описывающие сложные процессы с точностью, приемлемой для практических целей. Динамические модели, появившиеся на смену уравнениям регрессии, позволяют более полно понять сущность связи между причиной и следствием и тем самым перейти от эмпирического подхода к обоснованному прогнозу потребности в элементах минерального питания и, следовательно, более эффективному управлению питанием растений.

Ясно, что в системе почва — растение поступление элементов минерального питания в растения при достаточной интенсивной фотосинтетической деятельности последних будет определяться способностями почвы поставлять усвояемые формы их соединений. Это означает, что для какого-либо момента вегетации t количество элемента, усвоенного определенными растениями, начиная с момента прорастания до момента t (A^t), близко к величине, равной доступному для данных растений запасу этого элемента. Если известна функция, описывающая временную зависимость накопления растениями элемента, то ее производная будет характеризовать изменения во времени скорости (v) его усвоения. Экстраполируя значение функции до момента появления всходов, находим потенциальную скорость (k), с которой почва могла бы обеспечивать растения элементом в начале вегетации. Эта скорость и характеризует стартовый запас в почве доступного растениям элемента (в нашем случае кальция), который может быть усвоен данной культурой. В процессе вегетации часть этого запаса используется растениями и какое-то количество поступает из валового запаса почвы. Следовательно, доступный запас кальция Q_{Ca} — величина, изменяющаяся во времени. Для того, чтобы оценить его в момент t , необходимо знать, какое количество кальция усвоено растениями (A_{Ca}^t) с момента прорастания.

Рассмотрим, от чего зависит это количество, т. е. мобилизационная способность системы почва — растение по отношению к кальцию. Показано [1], что основным процессом, обеспечивающим поступление ионов кальция к поглощающей поверхности корней, является конвективный поток почвенного раствора, обусловленный транспирацией. Абсолютное количество переносимых таким образом ионов кальция будет зависеть от их активности в почвенном растворе и количества переместившегося раствора. Роль других факторов (диффузия, освоение новых объемов почвы) незначительна [1]. Следовательно, если бы растения удаляли из почвенного раствора ионы кальция беспрепятственно, то обеспечение растений этим элементом линейно зависело бы от его активности в почвенном растворе ($a_{Ca^{2+}}$).

Экспериментальные данные показывают, что это далеко не так [2—4], поскольку усвоение кальция растениями определяется также активностью всех находящихся в почвенном растворе катионов (Σa_i). Поэтому способность почвы обеспечивать растения кальцием при неизменном конвективном потоке и составе почвенного раствора (что справедливо для относительно небольших интервалов времени) можно характеризовать отношением $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$.

В свою очередь, исследование изменения этого соотношения под влиянием тех или иных факторов (влага, удобрения и т. д.) может дать дополнительную информацию о почве, которая может быть использована для построения системы сбалансированного питания растений при применении высоких доз NPK. Изучение причин, обуславливающих разницу между потенциальной и фактической продуктивностью растений или каким-либо другим относительным параметром их роста, выявило существенную роль отношения $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$: при снижении его до величины 0,15—0,20 растения могут испытывать недостаток кальция, что показано в многочисленных полевых опытах, а также в песчаных и водных культурах [2—4]. Полагают [5], что эта, найденная эмпирически, зависимость отражает общие закономерности взаимосвязи растений и почвы.

Цель настоящей работы — на основании данных вегетационного опыта дать количественное описание процесса обеспечения растений кальцием в связи с ролью отношения $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$ и сопоставить значения $a_{Ca^{2+}}$, полученные расчетным и аналитическим методами.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для получения экспериментального материала нами в 1974 г. был проведен вегетационный опыт (рис. 1). В качестве объектов были использованы райграсс (*Lolium perenne* L.) и коварванная бурая лесная почва. Почва для вегетационного опыта была отобрана (горизонт 0—25 см) с участков многолетнего полевого опыта, заложенного в госхозе Нирлугон в 1962 г. [6], со следующих вариантов (фактор А): (∅) — контроль (без удобрений), [N₃] — 200 кг/га азота, [N₃PK] — 200 кг/га азота, 125 кг/га P₂O₅, 300 кг/га K₂O; все удобрения вносились ежегодно в течение 12 лет (ФОН₁). В вегетационном опыте на каждый из этих вариантов полевого опыта были наложены 2 новых варианта (ФОН₂, фактор Б): N₅₀₀ и

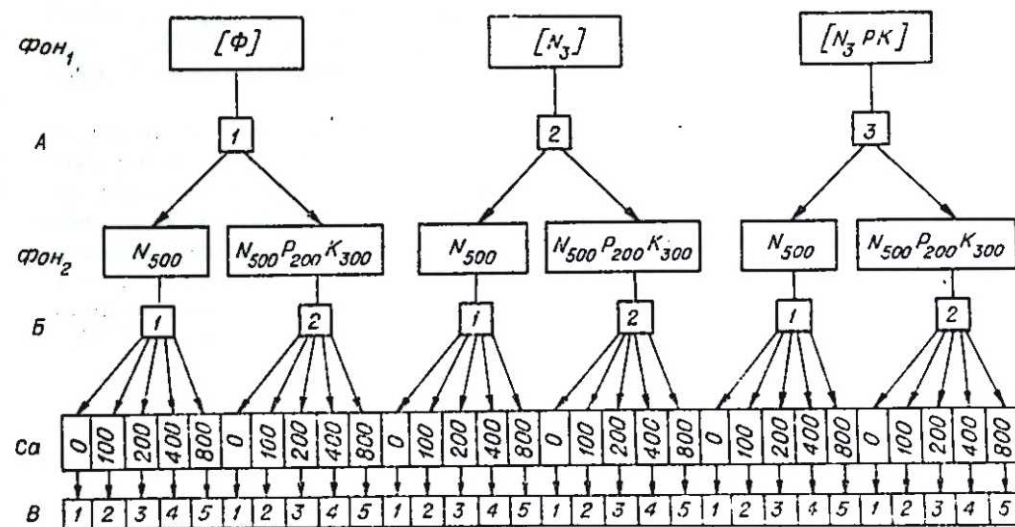


Рис. 1. Схема опыта.

N₅₀₀P₂₀₀K₃₀₀ (дозы даны в мг N, P₂O₅ и K₂O на сосуд, содержащий 2 кг воздушно-сухой почвы). На полученные таким образом фойы удобрения накладывали 5 вариантов доз кальция: 0, 100, 200, 400 и 800 мг Са на сосуд (фактор В). Азот вносили в виде NH₄NO₃ (в пять приемов перед посевом и каждым укосом), фосфор в виде K₂HPO₄, калий в виде K₂HPO₄ и KCl и кальций в виде СаСО₃. Кроме сосудов с растениями, каждый вариант опыта был представлен сосудами без растений. Опыт был проведен в четырехкратной повторности. В таблицах варианты даны в виде кода АБВ, значение которого видно на рис. 1.

Для определения подвижных катионов 150 г воздушно-сухой почвы насыщали водой до полной влагоемкости, настаивали 2 ч и отсасывали полученный таким образом почвенный раствор с помощью воронки Бюхнера и водоструйного насоса согласно методикам, описанным в работах [7, 8]. Концентрацию элементов в растениях и почвенных растворах определяли методом атомной абсорбции, спектрофотометрии, потенциометрии и титрометрии.

Коваранная бурая лесная почва, образовавшаяся на бескарбонатной, слабокислой песчаной породе, обладает слабой буферностью. В связи с этим после 12-летнего внесения удобрений в почвенном растворе варианта [N₃] рН понизился настолько, что при определении активности катионов мы вынуждены были бы учитывать влияние воднорастворимого алюминия. Поэтому при рассмотрении функций, связанных с активностью кальция в почвенном растворе, мы ограничились контрольным и (N₃PK) вариантами полевого опыта.

Активность ионов определялась двумя методами: расчетным, основанном на приемах, описанных в работах [9—10], и приборным — с помощью конселективного электрода фирмы ОРИОН. Химико-математическая модель, реализованная на ЭВМ с помощью языка Фортран, позволяла рассчитывать содержания ионов пар, индивидуальную активность 10 катионов (K⁺, Na⁺, Ca²⁺, Mg²⁺, Mn²⁺, Fe³⁺, Zn²⁺, Cu²⁺, NH₄⁺, H⁺) и анионов (НСО₃⁻, Н₂РО₄⁻, SO₄²⁻, NO₃⁻, Cl⁻).

Метод расчета, примененный в нашей модели, отличается от метода Ф. Адамса [10] тем, что не учитывает роль СО₃²⁻, которая, как было показано Н. И. Горбуновым [11], при рН < 7,0 невелика в сравнении с НСО₃⁻. Согласно работе [12], в условиях нашего опыта невелика значение и аниона НРО₄²⁻ и ошибка, связанная с учетом концентрации только Н₂РО₄⁻ при расчете его активности, не превышает 5%. Кроме того, в нашей модели учитывалось, что не все воднорастворимые соединения в одинаковой степени усваиваются растениями (например, ионы и ионные пары).

Для того чтобы убедиться в достоверности полученных с помощью модели величин, мы сопоставили их с данными, приведенными в работе [13], и экспериментальными результатами, полученными с помощью селективного к кальцию электрода фирмы ОРИОН, который имеет сменный чувствительный модуль с ионнообменным раствором, который находится в специальной губке и потому не пуждается в смее. Свойства электрода характеризует рис. 2, а связь между концентрацией и активностью ионов кальция (с_{Са²⁺} и а_{Са²⁺} соответственно) и потенциалом электрода (мВ) — следующие уравнения регрессии:

$$(мВ) = 33,54 \cdot \lg c_{Ca^{2+}} + 104,1 \quad r = 0,999^{xxx} \quad (1)$$

$$(мВ) = 29,63 \cdot \lg a_{Ca^{2+}} + 79,18 \quad r = 0,999^{xxx} \quad (2)$$

где r — коэффициент корреляции (здесь и далее уровни вероятности 99,9%; 99; 95 и 90% соответственно обозначены: xxx; xx; x; +).

Как показывает рис. 3, между расчетными а_{Са²⁺} (расч.) и измеренными а_{Са²⁺} (изм.) значениями имеется устойчивая линейная корреляция

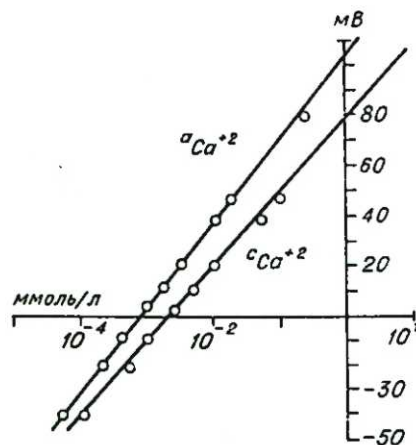


Рис. 2. Калибровочные графики Ca²⁺ — селективного электрода со сменным чувствительным модулем. (Обозначения в тексте).

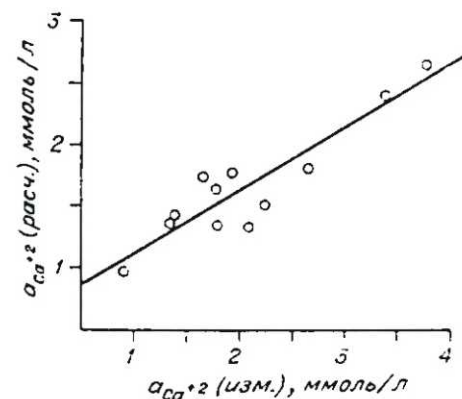


Рис. 3. Зависимость между значениями а_{Са²⁺} (расч.) и а_{Са²⁺} (изм.) полученными путем измерения неспецифическим электродом а_{Са²⁺} (изм.).

На рис. 3—7 каждое значение соответствует среднему из четырех повторений.

лятивная связь, описываемая следующим уравнением:

$$a_{Ca^{2+}}(\text{расч.}) = 0,522 \cdot a_{Ca^{2+}}(\text{изм.}) - 1,099 \cdot 10^{-1} r = 0,924^{xxx} \quad (3)$$

Отсутствие прямой пропорциональности между а_{Са²⁺} (расч.) и а_{Са²⁺} (изм.) могло быть следствием действия различных факторов, например, фульвокислот или коллоидных частиц, присутствующих в почвенном растворе, однако обсуждение механизма их влияния выходит за рамки настоящего сообщения (рис. 3). Как следует из уравнения (3), расхождение между расчетными и измеренными значениями а_{Са²⁺} не может существенно изменить формы функций при замене одних значений другими.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Экспериментальные данные, полученные при проведении вегетационного опыта, обнаружили тесную зависимость между относительным усвоением кальция (A_{Са}/A_{Са^{max}}) и отношением а_{Са²⁺}/Σa_i (рис. 4):

$$A_{Ca}/A_{Ca}^{max} = 1 - \exp \left[0,283 - 6,970 \cdot \frac{a_{Ca^{2+}}}{\sum a_i} \right], \quad r = 0,940^{xxx}, \quad (4)$$

где A_{Са} — суммарное количество кальция, усвоенного растениями за весь вегетационный период при какой-либо дозе кальция; A_{Са^{max}} — максималь-

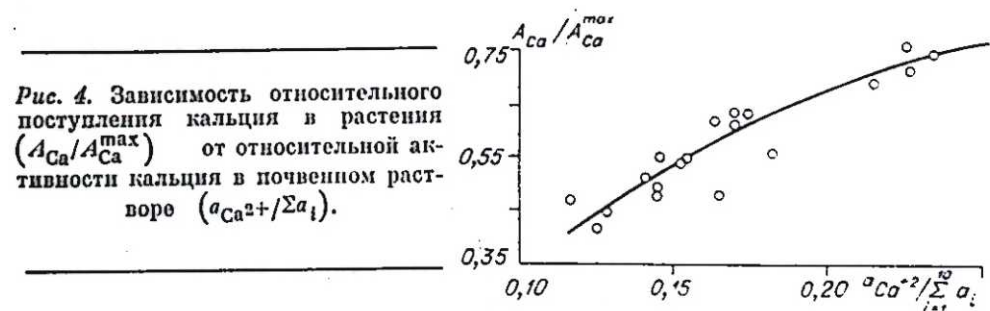


Рис. 4. Зависимость относительного поступления кальция в растения (A_{Ca}/A_{Ca^{max}}) от относительной активности кальция в почвенном растворе (a_{Ca²⁺}/Σa_i).

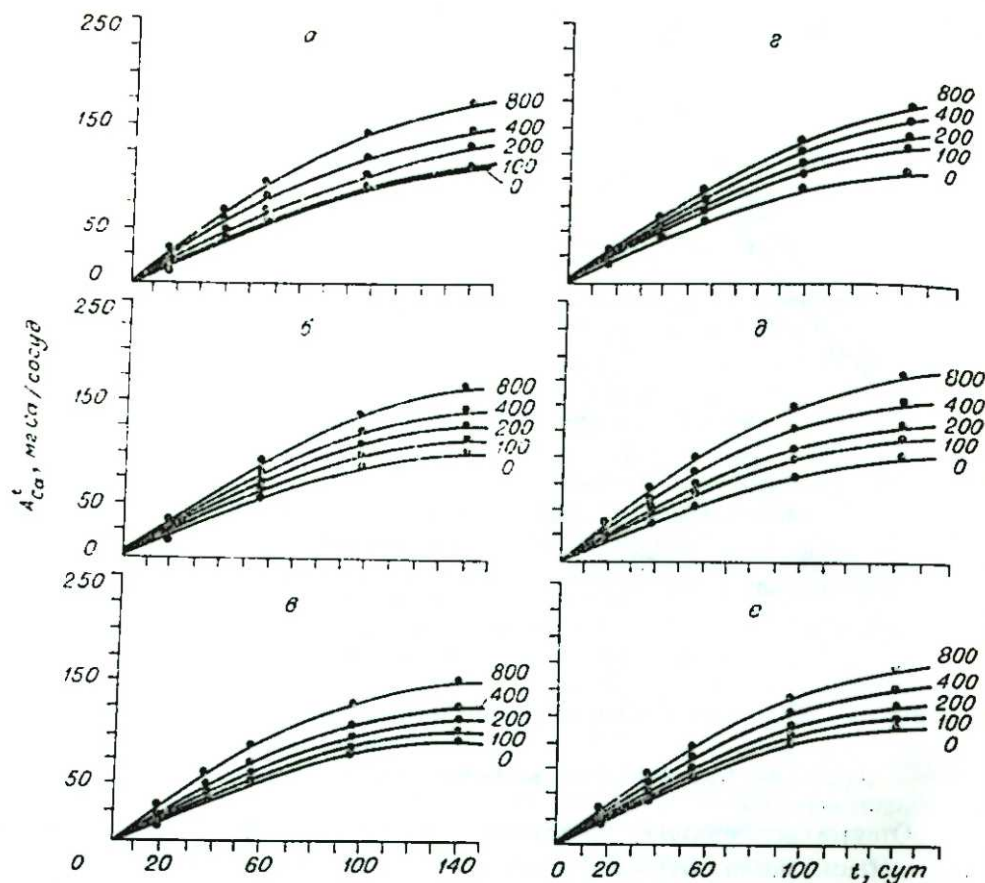


Рис. 5. Количество кальция, усвоенного растениями в зависимости от уровня удобрения. а — 11, б — 12, в — 21, г — 22, д — 31, е — 32, цифры возле кривых — дозы кальция. Расшифровка кода дана на рис. 1.

ное количество кальция, которое может быть вынесено растениями при любом увеличении дозы кальция; A_{Ca}^{max} может быть найдена путем экстраполяции кривой Митчерлиха [14], характеризующей снижение эффекта действия фактора, в нашем случае $A_{Ca}^{max} = 236,0$ мг Са/сосуд. Ясно, что максимум функции (4) равен единице.

Уменьшение величины $a_{Ca^{2+}}/\sum a_i$ ниже 0,2 в исследованных нами условиях снижало примерно на 65% в сравнении с максимумом поглощения растениями кальция, что полностью соответствует упомянутым выше литературным данным [2—4]. С увеличением отношения $a_{Ca^{2+}}/\sum a_i$ в диапазоне 0,12—0,20 возрастало усвоение кальция на 30% (рис. 5).

Следовательно, изучение изменений соотношения $a_{Ca^{2+}}/\sum a_i$ путем постановки лабораторных опытов может дать информацию, необходимую для выявления требуемой активности кальция в почвенном растворе, что особенно важно при интенсивном применении удобрений.

Хотя обеспеченность почвы доступными соединениями кальция в начале вегетации можно охарактеризовать, как сказано выше, с помощью уравнения (4), однако без соответствующей модели невозможно выявить динамические характеристики потенциальных возможностей системы почва — растение обеспечивать растения кальцием. Нами были исследованы следующие типы эмпирических функций, получивших широкое распространение при описании различных процессов:

$$A_{Ca}^t = u_0 + \sum_1^i u_i t^i \quad (5) \quad A_{Ca}^t = l \cdot \exp |t| + m, \quad (8)$$

$$A_{Ca}^t = \frac{w}{t} + d, \quad (6) \quad A_{Ca}^t = n \cdot q^t + z, \quad (9a)$$

$$A_{Ca}^t = f \cdot \ln t + g, \quad (7a) \quad A_{Ca}^t = Q_{Ca} (1 - \exp [s_{Ca} + B_{Ca} \cdot t]). \quad (9b)$$

$$A_{Ca}^t = h \cdot \lg t + j, \quad (7b) \quad A_{Ca}^t = \frac{Q_{Ca}}{\Gamma \cdot \exp [s_{Ca} + B_{Ca} \cdot t]}, \quad (10)$$

где $u_0, u_i, w, d, f, g, h, j, l, m, n, q, z$ — константы, $i = 1, 2, 3, 4$.

Параметры $A_{Ca}^t, s_{Ca}, B_{Ca}, Q_{Ca}$ уравнений (9б) и (10) приведены в табл. 1, 2 и на рис. 4, Q_{Ca} оценена на ЭВМ итерационным методом с ошибкой 5%. Данные табл. 1 и 2 свидетельствуют о существенном влиянии последствие удобрений ($[N_3]$ и $[N_3PK]$) и действия удобрений РК и доз Са на динамику обеспечения райграсса кальцием в условиях нашего опыта.

Если за шаг времени принять сутки, исключив тем самым из модели суточную ритмику поглощения кальция, и проводить укось с

Таблица 1
Параметры уравнения (9б) для кальция

Код АБВ	$\frac{Q_{Ca}}{\text{мг Са}} \left(\frac{\text{сосуд}}{\text{сосуд}} \right)$	s_{Ca}	B_{Ca} (сут ⁻¹)	r	$\frac{h_{Ca}}{\text{мг Са}} \left(\frac{\text{сосуд}}{\text{сосуд} \cdot \text{сут}} \right)$
111	158,3	$2,08 \cdot 10^{-3}$	$-8,87 \cdot 10^{-3}$	0,999***	1,41
112	157,9	$8,56 \cdot 10^{-3}$	$-8,90 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,42
113	191,3	$1,11 \cdot 10^{-3}$	$-8,27 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,58
114	201,2	$5,13 \cdot 10^{-3}$	$-9,54 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,93
115	245,2	$3,29 \cdot 10^{-3}$	$-8,83 \cdot 10^{-3}$	0,998***	2,17
121	136,6	$5,46 \cdot 10^{-6}$	$-1,04 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,42
122	162,2	$1,29 \cdot 10^{-4}$	$-9,54 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,55
123	162,3	$8,22 \cdot 10^{-3}$	$-1,15 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,88
124	187,3	$5,10 \cdot 10^{-3}$	$-1,05 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,97
125	210,3	$1,02 \cdot 10^{-2}$	$-1,04 \cdot 10^{-2}$	0,999***	2,31
211	123,3	$6,83 \cdot 10^{-3}$	$-8,99 \cdot 10^{-3}$	0,999***	1,20
212	135,8	$6,73 \cdot 10^{-3}$	$-9,67 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,32
213	150,9	$1,19 \cdot 10^{-2}$	$-9,74 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,49
214	152,4	$1,39 \cdot 10^{-2}$	$-1,16 \cdot 10^{-2}$	0,998***	1,79
215	177,0	$1,71 \cdot 10^{-2}$	$-1,28 \cdot 10^{-2}$	0,999***	2,31
221	140,0	$1,25 \cdot 10^{-2}$	$-9,81 \cdot 10^{-3}$	0,997***	1,39
222	181,2	$6,72 \cdot 10^{-3}$	$-9,12 \cdot 10^{-3}$	0,997***	1,66
223	192,8	$1,25 \cdot 10^{-2}$	$-9,03 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,76
224	214,3	$1,58 \cdot 10^{-2}$	$-9,19 \cdot 10^{-3}$	0,996***	2,00
225	240,8	$1,35 \cdot 10^{-2}$	$-8,38 \cdot 10^{-3}$	0,998***	2,04
311	133,5	$4,13 \cdot 10^{-3}$	$-9,74 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,31
312	151,9	$3,71 \cdot 10^{-3}$	$-1,05 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,60
313	172,2	$8,97 \cdot 10^{-3}$	$-9,66 \cdot 10^{-3}$	0,998***	1,68
314	186,7	$1,63 \cdot 10^{-2}$	$-1,16 \cdot 10^{-2}$	0,998***	2,19
315	232,6	$5,05 \cdot 10^{-3}$	$-1,03 \cdot 10^{-2}$	0,998***	2,42
321	143,7	$7,37 \cdot 10^{-3}$	$-1,04 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,51
322	156,1	$-1,75 \cdot 10^{-3}$	$-1,04 \cdot 10^{-2}$	0,999***	1,61
323	161,4	$8,41 \cdot 10^{-2}$	$-1,15 \cdot 10^{-2}$	0,998***	1,87
324	175,2	$1,33 \cdot 10^{-2}$	$-1,28 \cdot 10^{-2}$	0,999***	2,27
325	211,9	$8,42 \cdot 10^{-3}$	$-1,05 \cdot 10^{-2}$	0,999***	2,24

Таблица 2

Вариационный анализ данных по суммарному выносу кальция					
Фактор	F	НСР _{вс} (мг Са/сосуд)	Фактор	F	НСР _{вс} (мг Са/сосуд)
Уровень Са(В)	291,580***	4,0	А×Б	41,257***	4,4
ФОН ₂ (Б)	25,633***	2,5	Б×В	3,541*	5,7
ФОН ₁ (А)	17,222***	3,1	А×Б×В	2,767**	9,8
А×В	1,475	6,9			

периодичностью, исключая влияние фаз развития и опада, то форма, как это видно на рис. 6, и параметры регрессионных кривых, характеризующих накопление кальция надземной частью растений будут зависеть только от характеристик процесса обеспечения растений кальцием (сравнивая варианты, мы исключали корневые системы, так как из-за небольшого объема вегетационных сосудов возможные различия не могли проявиться).

Что же отражает уравнение (9б)?

Если допустить, что доступный запас кальция Q_{Ca} (мг/сосуд), состоит из нескольких фракций, участвующих в обеспечении растений этим элементом с различными скоростями, то в процессе вегетации будет снижаться роль наиболее доступной фракции и повышаться менее доступной, следствием чего может быть падение удельной (в нашем случае в расчете на сосуд) скорости отчуждения кальция из почвы (dA_{Ca}^t/dt), которая находится в прямой зависимости от остатка доступного запаса:

$$\frac{dA_{Ca}^t}{dt} = B_{Ca} \cdot (Q_{Ca} - A_{Ca}^t), \quad (11)$$

где B_{Ca} — характеризует изменение скорости поглощения кальция при изменении запаса доступного кальция на единицу;

Следовательно, B_{Ca} также, как и G_{Ca} [5], характеризует буферность почвы по отношению к кальцию. По нашему мнению, показатель B_{Ca} интегрирует факторы, определяющие интенсивность потока кальция из почвы в растения (dA_{Ca}^t/dt), в том числе и такой фактор, как активность ионов кальция в почвенном растворе, который обычно [5] используют в качестве основной характеристики этого потока.

Решая уравнение (11), находим

$$\frac{dA_{Ca}^t}{Q_{Ca} - A_{Ca}^t} = B_{Ca} \cdot dt. \quad (12)$$

В результате интегрирования получаем

$$\ln(Q_{Ca} - A_{Ca}^t) = B_{Ca} \cdot t + C_n, \quad (13)$$

где C_n — константа интегрирования. Если $C_n = \ln Q_{Ca} \cdot p$, то

$$Q_{Ca} - A_{Ca}^t = Q_{Ca} \cdot p \cdot \exp[B_{Ca} \cdot t] \quad (14)$$

и

$$A_{Ca}^t = Q_{Ca} - Q_{Ca} \cdot p \cdot \exp[B_{Ca} \cdot t]. \quad (15)$$

Приняв $p = \exp[s_{Ca}]$, находим

$$A_{Ca}^t = Q_{Ca} (1 - \exp[s_{Ca} + B_{Ca} \cdot t]), \quad (16)$$

т. е. мы получили уравнение, равнозначное уравнению (9б), где s_{Ca} — константа.

По-видимому, при выращивании в полевых условиях таких растений, как пшеница или кукуруза, кривые роста которых имеют сигмоидаль-

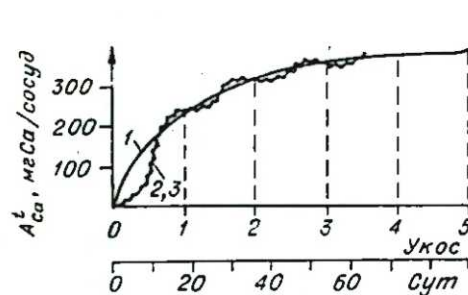


Рис. 6. Изменение во времени способности почвы обеспечивать растения кальцием (1) и суточной и онтогенетической ритм поглощения кальция растениями (2, 3).

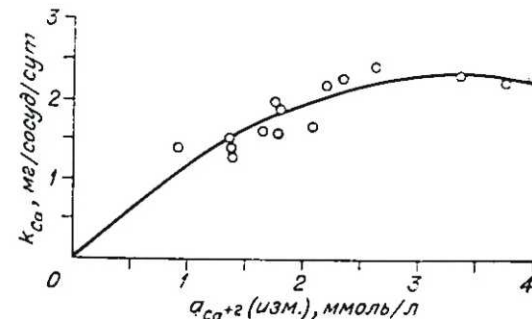


Рис. 7. Зависимость скорости поступления кальция в растения k_{Ca} от активности кальция в почвенном растворе, определенной Ca^{2+} — селективным электродом при насыщения почвы водой до полной влагоемкости.

ную форму, более приемлемым будет уравнение (10). Кроме того, необходимо будет учитывать движение кальция в других блоках агрофитоценоза, в том числе и в подземных органах растений, так как это движение определяет интересующую нас часть биологического круговорота питательных веществ [15]. Учитывая, что в настоящее время разработаны методы количественной оценки параметров биологического круговорота элементов в биогеоценозах [16] и решены технические вопросы анализа почвенного раствора, можно полагать, что обсуждаемые здесь динамические модели минерального питания растений в перспективе могут быть использованы в качестве основы для оперативного расчета оптимальных доз удобрений с помощью ЭВМ. Например, уравнение (9б) можно использовать и для характеристики калийного питания растений. Закономерности поведения калия можно проследить по данным табл. 3 и 4.

Дифференцируя уравнения типа (9б) по времени, можно найти v , удельную скорость усвоения растениями различных элементов минерального питания из почвы с момента прорастания до какого-либо момента t . В частности, для кальция

$$dA_{Ca}^t/dt = -Q_{Ca} B_{Ca} \cdot \exp[s_{Ca}] \cdot \exp[B_{Ca} \cdot t]. \quad (17)$$

Если $dA_{Ca}^t/dt = v_{Ca}$ (в нашем случае [мг Са/сосуд/сут]), то:

$$v_{Ca} = k_{Ca} \cdot \exp[B_{Ca} \cdot t]. \quad (18)$$

В случае калия имеем

$$v_K = k_K \cdot \exp[B_K \cdot t]. \quad (19)$$

Величины k_{Ca} и k_K даны в табл. 1 и 3. В момент прорастания, когда $t=0$, $v_{Ca} = k_{Ca}$ и $v_K = k_K$, т. е. k_{Ca} и k_K — начальная потенциальная удельная скорость отчуждения этих элементов из почвы (рис. 7). Зависимость k_{Ca} от $a_{Ca^{2+}}$ (изм.) в почвенном растворе видна на рис. 7, соответствующее уравнение регрессии имеет следующий вид:

$$k_{Ca} = 1,38^{xxx} \cdot a_{Ca^{2+}} - 0,21^{xxx} \cdot (a_{Ca^{2+}})^2, \quad r = 0,992^{xxx}. \quad (20)$$

Необходимо отметить, что чрезмерное увеличение $a_{Ca^{2+}}$ может, как показано ранее [17], снизить проницаемость мембран клеток корня, что приведет, в частности, к снижению темпа усвоения кальция растениями. Как следует из уравнения (20), нет линейной зависимости k_{Ca} от

Таблица 3

Параметры уравнения (9б) для калия

Код АБВ	Q_K (мг K_2O сосуд)	s_K	B_K [сут ⁻¹]	r	$\frac{h_K}{\text{сут}}$ (мг K_2O сосуд сут)
111	345,5	-3,85·10 ⁻²	-1,40·10 ⁻²	0,995***	4,66
115	376,2	-4,01·10 ⁻²	-1,39·10 ⁻²	0,993***	5,03
121	485,2	-3,49·10 ⁻²	-1,66·10 ⁻²	0,994***	7,75
125	537,4	-3,19·10 ⁻²	-1,67·10 ⁻²	0,994***	8,70
211	256,3	-3,20·10 ⁻²	-2,08·10 ⁻²	0,996***	5,16
215	260,6	-3,19·10 ⁻²	-2,12·10 ⁻²	0,996***	5,35
221	411,9	-4,95·10 ⁻²	-2,13·10 ⁻²	0,995***	8,35
225	446,0	-4,48·10 ⁻²	-2,08·10 ⁻²	0,994***	9,24
311	349,9	-4,20·10 ⁻²	-2,08·10 ⁻²	0,996***	6,99
315	418,2	-5,12·10 ⁻²	-1,67·10 ⁻²	0,993***	6,63
321	553,5	-1,42·10 ⁻²	-2,11·10 ⁻²	0,994***	11,52
325	580,9	-4,24·10 ⁻²	-1,68·10 ⁻²	0,994***	9,34

$a_{Ca^{2+}}$ (изм.), k_{Ca} линейно зависит от $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$:

$$k_{Ca} = 8,001 \cdot \frac{a_{Ca^{2+}}}{\Sigma a_i} + 4,889 \cdot 10^{-1} \quad r = 0,791^{***} \quad (21)$$

Можно полагать, что уравнение (21) количественно отражает в исследованных нами условиях некоторые стороны взаимоотношения между ионами, получившего в литературе [18, 19] название конкурентного.

Таблица 4

Вариационный анализ данных по суммарному выносу калия

Фактор	F	НСР ₀₅ (мг K_2O / сосуд)	Фактор	F	НСР ₀₅ (мг K_2O / сосуд)
Уровень Ca (B)	10,467***	8,5	A×B	0,297	9,4
ФОН ₂ (B)	3528,436***	5,4	B×B	1,424	12,1
ФОН (A)	607,879***	6,6	A×B×B	3,357**	20,9
A×B	1,887+	14,8			

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Разработка математических моделей, описывающих процесс обеспечения растений элементами минерального питания, может быть осуществлена на базе относительно несложного математического аппарата. Соответствие поведения моделей обстановке *in situ* в значительной степени зависит от корректности цифрового материала, использованного для их параметризации. Так обеспеченность райграсса кальцием в вегетационных сосудах на коварванной бурой лесной (слабокислой песчаной) почве можно с высокой точностью охарактеризовать отношением фактического выноса элемента к расчетному максимальному выносу A_{Ca}/A_{Ca}^{max} через отношение активности ионов кальция к суммарной активности всех катионов в почвенном растворе ($a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$ с помощью уравнения:

$$A_{Ca}/A_{Ca}^{max} = 1 - \exp \left[0,283 - 6,970 \cdot \frac{a_{Ca^{2+}}}{\Sigma a_i} \right], \quad (r = 0,999^{***}),$$

а процесс обеспечения кальцием — с помощью уравнения:

$$A_{Ca}^t = Q_{Ca} (1 - \exp [s_{Ca} + B_{Ca} \cdot t]).$$

Зависимость начальной потенциальной удельной скорости обеспечения райграсса кальцием k_{Ca} (или k_K в случае калия) от его активности в почвенном растворе ($a_{Ca^{2+}}$) имеет вид

$$k_{Ca} = 1,38^{***} \cdot (a_{Ca^{2+}}) - 0,21^{***} \cdot (a_{Ca^{2+}})^2, \quad (r = 0,992^{***}),$$

а от $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$: $k_{Ca} = 8,001 \cdot (a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i) + 4,889 \cdot 10^{-1}$, ($r = 0,791^{***}$), т. е. носит уже линейный характер.

Хотя верификация модели была сделана только по отношению к кальцию, посылки, использованные при разработке модели, и дополнительный материал по калию дают основание считать, что она может быть применена для описания процессов обеспечения растений и другими элементами. Кроме того, результаты исследования зависимости питания растений кальцием от величин Q_{Ca} , B_{Ca} , k_{Ca} и отношения $a_{Ca^{2+}}/\Sigma a_i$ позволяет, по нашему мнению, используя математические модели, рассчитывать сбалансированные дозы удобрений, что особенно важно при применении высоких доз NPK на почвах с относительно небольшой буферностью.

Научно-исследовательский институт
почвоведения и агрохимии
Венгерской Академии наук,
Будапешт

Поступила в редакцию
12/X 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Barber S. A., Walker J. M., Vasey E. H.— J. Agr. Food Chem., 1963, 11.
2. Howard D. D., Adams F.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1965, 29.
3. Adams F.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1966, 30.
4. Bennet A. C., Adams F.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1970, 34.
5. Khaswneh F. E.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1971, 35.
6. Láng I. Akadémiai doktori értekezés. Budapest, 1973.
7. Woodruff C. M.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1955, 19.
8. Conyers E. S., Lean E. O. Mc— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1969, 33.
9. Авакян Н. О.— Агрохимия, 1970, 9.
10. Adams F.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1971, 35.
11. Горбунов Н. И. Минералогия и физическая химия почв. М., Наука, 1978.
12. Lindsay W. L., Moreno E. C.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1960, 24, 177—182.
13. Darab K., Csillag J., Pintér I.— Agrokémia és Talajtan, 26, 219—250.
14. Mitscherlich E. A. Die Ertragsgesetze. Berlin, Acad. Berl., 1954.
15. Шаохина Н. Г.— Почвоведение 1979, 2.
16. Титлянова А. А. Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука, 1979.
17. Marschner H., Mengel K.— Z. Pfl. nahr. Dung. Bdk., 1966, 112, 39.
18. Epstein E., Hagen C. E.— Plant Physiol., 1952, 27.
19. De Wit C. T., Dijkshoorn W., Noggle J. C. Vers. Landbouwk Onderz., 1963, 69, 15.

Gy. Biczók

A QUANTITATIVE DESCRIPTION
OF CALCIUM SUPPLYING PROCESS
IN SOIL-PLANT SYSTEM UNDER THE CONDITIONS
OF POT EXPERIMENTS

A simple phenomenological model has been verified — in both statistical and theoretical way — as the equation:

$$A_{Ca}^t = Q_{Ca} (1 - \exp [s_{Ca} + B_{Ca} \cdot t]).$$

where t — time [days] passed from germination, B_{Ca} — calcium buffer capacity of soil

[days⁻¹], s_{Ca} — constant, Q_{Ca} — available calcium quantity in soil [mg Ca/pot], A_{Ca}^t — calcium quantity accumulated in shoot upto the moment t [mg Ca/pot].

Concludely, it is suggested, that the investigation of the similar models (not only for the case of the calcium) and functional relations between their parameters and nutrient availability indexes gived by chemical methods must lead to the formation of a biomathematical model, which can practically recommendate a well-balanced fertilizing.

УДК 581.9 (571.5 : 285.2)

А. А. КИСЕЛЕВА

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ПРЕДГОРЬИ ВОСТОЧНОГО САЯНА

Сообщение 2*

В 1978 г. нами были продолжены работы в предгорьях Восточного Саяна. Флористическими сборами охвачена центральная часть указанной территории в пределах Черемховского (долины рек Малой и Большой Белой) и Зиминского (долина р. Оки) районов Иркутской области. В результате обработки собранной коллекции, а также просмотра гербария Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР и литературных источников обнаружены интересные растения, не известные ранее для Восточного Саяна и прилегающих к нему территорий; кроме того, выявлены новые местонахождения редко встречающихся видов в исследуемом районе.

Флористические находки представляют интерес в ботанико-географическом отношении. Местонахождения *Scleranthus annuus* и *Galeopsis speciosa* являются крайне восточными в Сибири; сборы растений *Digitaria ischaetum*, *Trifolium sparsicum*, *Heracleum sibiricum* и других дополняют известные сведения о распространении этих видов на территории Восточного Саяна.

Гербарные образцы цитируются без указания коллектора. Названия новых и отдельно редких видов растений в списке даны в алфавитном порядке латинских наименований.

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

1. *Digitaria ischaetum* (Schreb.) Muehl. Циркумполярный вид с дизъюнктивным распространением в Сибири. Ближайшие известные местонахождения — юг Красноярского края и Юго-Восточное Забайкалье. Нами собран в одном пункте.

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, луг, 16/VII.

2. *Galeopsis speciosa* Mill. Евросибирское сорное растение. Восточнее р. Енисей не указывалось. В нашем районе, видимо, является заносным, так как растет вблизи жилья.

Долина р. Малой Ирети (правого притока р. Малой Белой), с. Мото-Бадары, обочина дороги, 19/VIII.

3. *Heracleum sibiricum* L. Имеет евразийское распространение. Восточная граница сплошного ареала вида проходит в Западной Сибири. Изолированное местонахождение его отмечено на юго-восточном побережье оз. Байкал [1]. В исследуемом районе встречается как сорное.

Долина р. Олот (левого притока р. Малой Белой), с. Промываловка, проселочная дорога, 18/VII.

4. *Leontodon autumnalis* L. Преимущественно европейский вид, занесенный в Восточную Сибирь, на Дальний Восток и в Северную Америку.

Долина р. Малой Ирети, с. Мото-Бадары, проселочная дорога, 19/VII.

5. *Scleranthus annuus* L. Преимущественно европейский вид. В Сибири встречается редко, доходя на востоке до р. Енисей. На нашей территории растет в качестве сорняка в местах выпаса.

Долина р. Малой Ирети, с. Мото-Бадары, луг, 18/VIII.

6. *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gray. Евразийское сорное растение. Местонахождения в Центральной Сибири немногочисленны и изолированы: р. Ангара (с. Кудская) и юго-восточное побережье Байкала (ст. Посольск).

Долина р. Большой Белой, с. Голуметь, сухой склон, 21/VII.

7. *Viola arvensis* Murr. Циркумполярный сорный вид. Для Центральной Сибири известен с юго-восточного побережья Байкала (ст. Мишиха). Нами собран дважды.

Долина р. Оки, с. Масляногорск, мусорное место, 18/VIII; долина р. Малой Ирети, с. Мото-Бадары, посево, 4/VII.

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ

1. *Amaranthus retroflexus* L. Циркумполярный сорный вид, редко встречающийся в Центральной Сибири. Ближайший пункт сбора в районе — окрестности г. Иркутска (с. Хомутово). Нами собран западнее.

Долина р. Большой Белой, с. Голуметь, посево, 21/VII.

2. *Bothyrium virginianum* (L.) Sw. Циркумполярный вид. Редок в Сибири и на Дальнем Востоке. Наша находка дополняет известные сведения о его распространении в предгорьях Восточного Саяна.

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, березово-осиновый лес, 10/VIII.

3. *Carex appropinquata* Schum. Европейско-южносибирский вид; на востоке достигает Прибайкалья. В предгорьях Восточного Саяна этот вид встречается только к западу от р. Бирюсы. Нами собран восточнее.

Долина р. Оки, с. Успенск, болото, 8/VII.

4. *C. disperma* Dewey. Имеет циркумполярное распространение. В Сибири редок.

Долина р. Малой Ирети, с. Верхняя Иреть, заболоченный лес, 22/VII.

5. *C. pallescens* L. Циркумполярный вид. Показан И. М. Красноровым [2] и Л. М. Черепнинным [3] для западной окраины Восточного Саяна. Нами встречен гораздо восточнее.

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, березовый лес, 9/VIII.

6. *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt. Восточноазиатский вид. На восточной окраине Восточного Саяна находится у крайнего западного предела распространения, где встречается довольно редко. Нами собран в центральной части гор.

Долина р. Оки, с. Ново-Летники, берег озера, 1/VII; с. Сарам, болото, 26/VII.

7. *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. Циркумполярное растение, довольно редко встречающееся в Восточной Сибири.

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, смешанный лес, 25/VI.

8. *Centaurea scabiosa* L. Имеет евросибирский ареал. Редкое сорное растение Центральной Сибири, вероятно, занесенное. Ближайшее местонахождение — окрестности г. Иркутска.

Долина р. Малой Ирети, с. Мото-Бадары, мусорное место, 18/VIII.

9. *Fumaria officinalis* L. Евросибирское сорное растение, на востоке достигает окрестностей г. Иркутска (с. Пивовариха). Наши местонахождения более западные.

Долина р. Оки с. Масляногорск, посево, 4/VII; долина р. Малой Ирети, с. Верхняя Иреть, посево, 26/VII.

* Сообщение 1 — см. Изв. СО АН СССР. 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

NEW AND RARE PLANTS AT FOOTHILLS
OF THE EASTERN SAYAN MOUNTAIN CHAIN, 2

The investigation carried out at the foothills of the central zone of the Eastern Sayan were continued in 1978. A number of interesting findings of the flora of the territory has been revealed based on our investigation as well as on literature data. In addition new localities for rare species have been found.

УДК 630.24 : 630.182.47 - 630.231.4

А. А. ГААС

ПОРОСЛЬ И ЖИВОЙ НАПОЧВЕННЫЙ ПОКРОВ
В СОСНОВО-БЕРЕЗОВЫХ МОЛОДНЯКАХ,
ИЗРЕЖЕННЫХ РУБКАМИ УХОДА

Рубки ухода изменяют густоту, состав, структуру древостоев, влияют на формирование всего насаждения, способствуют появлению поросли, изменяют видовой состав и обилие живого напочвенного покрова. Установлена прямая зависимость порослеобразования от количества света и тепла.

После рубки березы бородавчатой лишь незначительная часть крупных пней образует поросль, а у березы пушистой — поросль почти у всех пней. Четкой зависимости количества поросли от диаметров пней не обнаружено [1]. С увеличением возраста вырубленных берез порослеобразовательная способность ухудшается [2]. Количество поросли березы и осины зависит от сезона рубки. Мало березовой поросли образуется после рубки весной во время сокодвижения [3], а у осины, наоборот, после весенней рубки появляется в 2—3 раза больше отпрысков, чем после рубки в другие сезоны. Чем больше образуется отпрысков, тем больше их отмирает [4]. Наибольшее количество отпрысков появляется на лесосеках с минерализованной почвой, но если корни не обнажены [5]. Образование собственной корневой системы у отпрысков осины заканчивается на пятый год. Осина может образовывать в небольшом количестве пневую поросль. У молодых осин она появляется главным образом из спящих, а в возрасте старше 35 лет — из придаточных почек [6]. При подрезке материнского корня с обоих концов у *Populus grandidentata* Michx. оказалось, что отпрыски к 5-летнему возрасту почти полностью отмирали, а при подрезке только в одном месте сохранялись на 80—100%. В 4—5-летнем возрасте отпрыски от подрезанных корней прирастали по диаметру на 60%, а в высоту в 2 раза меньше контрольных [7]. Пол материнского дерева не влияет на обилие, размеры и качество корневых отпрысков [8].

Интенсивность роста и долговечность березовой поросли и осиновых отпрысков зависят от типа леса (лесорастительных условий), сезона, способа, сезона и интенсивности рубки, возраста и жизнеспособности вырубленных деревьев [9].

Видовой состав, обилие и масса трав и кустарничков также зависят от экологической обстановки под пологом леса. Травянистая растительность при любой степени развития отрицательно влияет на рост молодых деревьев. Это влияние тем сильнее, чем богаче почва. Вейник, кипрей, люпин и другие травы обогащают почву, однако при комплексной оценке отмечается преобладание отрицательного воздействия [10]. Про-

10. *Lathyrus pisiformis* L. Евразийское растение, изредка встречающееся в Центральной Сибири.

Долина р. Оки, с. Ново-Летники, лесная поляна, 1/VII; долина р. Большой Белой, с. Голуметь, смешанный лес, 21/VII.

11. *Malva rotundifolia* L. Евразийский сорный вид. Для предгорий Восточного Саяна известно одно местонахождение — ст. Залари. Приводим еще одну находку из этого района.

Долина р. Олот, с. Промываловка, проселочная дорога, 17/VII.

12. *Nuphar lutea* (L.) Smith. Евросибирский вид. Восточносаянские местонахождения этого вида довольно редки.

Долина р. Оки, с. Верхняя Ока, озеро, 23/VI; с. Ново-Летники, озеро, 20/VII

13. *Nymphaea candida* J. Presl. Имеет евразийское распространение, доходя на востоке до Байкала. В Восточной Сибири встречается редко. Ближайшее местонахождение — р. Китой (с. Китой). Нами собран западнее.

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, озеро, 13/VIII.

14. *Panicum miliaceum* L. Евразийское растение. На территории Восточной Сибири изредка встречается как сорное растение на посевах.

Долина р. Большой Белой, с. Голуметь, посева, 21/VII.

15. *Rubus idaeus* L. Евразийский вид, на востоке достигает юго-восточного побережья Байкала. Обычен на территории Восточного Саяна в пределах Красноярского края, к востоку встречается довольно редко.

Долина р. Оки, с. Сарам, лесная поляна, 26/VII; долина р. Малой Белой, устье р. Олот, смешанный лес, 14/VIII.

16. *Sparganium erectum* L. Азиатский вид, редко встречающийся в Сибири. Известно одно местонахождение в нашем районе — окрестности г. Иркутска (с. Хомутово). Нами собран западнее.

Долина р. Большой Белой, с. Голуметь, берег озера, 7/VIII.

17. *Trifolium spadicum* L. Имеет евразийское распространение. Местонахождения этого вида на юго-восточном побережье Байкала, ст. Мишиха и Выдрино, — самые восточные в Сибири. Показан для западных отрогов Восточного Саяна в пределах Красноярского края [4].

Долина р. Малой Белой, с. Тальники, суходольный луг, 8/VIII.

18. *Vicia angustifolia* L. Преимущественно европейско-среднеазиатский сорный вид. Для нашей территории в Центральной Сибири в целом известно лишь одно местонахождение этого вида — окрестности г. Иркутска (с. Олха). Нами обнаружен западнее.

Долина р. Большой Белой, с. Голуметь, у дороги, 21/VII.

19. *V. seripum* L. Евразийский вид. В Центральной Сибири редок. Долина р. Оки, с. Сарам, лесная поляна, 26/VII.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/XII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Киселева А. А. Флористические находки на южном побережье озера Байкал. — Изв. СО АН СССР, 1977, № 5. Сер. биол. наук, вып. 3.
2. Красноборов И. М. Интересные флористические находки в южной части Красноярского края. — В кн.: Растительный покров Красноярского края, вып. 2. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1965.
3. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края, вып. 2. Красноярск, 1959.
4. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. — В кн.: Уч. зап. Красноярск. гос. пед. ин-та, т. XXIV, вып. 4. Красноярск, 1963.

Таблица 1

Микроклимат в июне — июле 1976 г. в древостоях различной густоты

Элементы микроклимата	В куртинах сосен на участке очень сильной куртинной прочистки	В древостоях после равномерной прочистки	В контрольном древостое
Освещенность, % к полной дневной	40—55	16—27	14—25
Температура, °С			
среднесуточная	17,9±0,4	17,0±0,3	16,8±0,3
средняя максим.	24,7±0,5	22,0±0,6	21,8±0,7
средняя миним.	11,8±0,3	11,6±0,3	12,1±0,4
Влажность воздуха среднесуточная, %	67,7±1,3	74,5±0,8	74,1±1,5
Влажность почвы, %	20—30	18—23	18—25

дуктивность нижних ярусов растительности зависит от сомкнутости кроны древостоя и отличается неоднородностью как по видовому составу, так и по массе. Масса трав в 83-летнем сосняке разнотравно-брусничном на 60% больше, чем в 30-летнем, а в 63-летнем сосняке осочково-разнотравном на 77% больше, чем в 35-летнем. Между массой живого напочвенного покрова и сомкнутостью кроны древостоев наблюдается корреляционная зависимость [11]. Масса живого напочвенного покрова зависит от многих таксационных характеристик древостоев и изменяется в зависимости от их состава, густоты и возраста.

Особенности образования и роста пнейвой поросли березы и корневых отпрысков осины, а также зависимость массы надземных частей растений живого напочвенного покрова от интенсивности рубок ухода в сосново-лиственных древостоях I—II классов возраста в разнотравной группе типов леса мы изучали в зоне южной тайги Красноярского края [12, 13]. Освещенность, температура воздуха и влажность почвы — наиболее важные элементы микроклимата — неодинаковы в древостоях после различных рубок ухода (табл. 1). В сравнении с контрольным древостоем (6БЗС10 с, 23 года, полнота 1, запас 98 м³/га) наиболее сильно микроклимат изменился после куртинной прочистки очень сильной интенсивности (7СЗБ + Ос, 22 года, полнота 0,3, запас 27 м³/га). Меньше отличия в равномерно изреженном древостое (10Сед. Б, 23 года, полнота 0,7, запас 40 м³/га). Больше всего изменились режимы температуры и влажности воздуха. Различия этих показателей микроклимата в контрольном древостое и на участке сильной куртинной прочистки существенны ($r = 4,4$ и $4,2$). Элементы микроклимата в равномерно изреженном древостое меньше отличаются от контроля.

Наблюдения показали, что после рубок ухода слабой интенсивности порослевая и корнеотпрысковая способность лиственных проявляется слабо, поросль и отпрыски, все же появившиеся, через несколько лет отмирают. Чем интенсивнее рубка лиственных, тем больше появляется поросли и отпрысков (табл. 2) и тем выше их жизнеспособность. Значение имеет также метод рубки: после куртинных рубок ухода вследствие неодинаковой освещенности порослевая способность лиственных проявляется сильнее на лучше освещенных участках.

В пределах единого древостоя возраст берез несколько различается только у деревьев крайних ступеней толщины. В основном же березы одновозрастны. В связи с этим представляется возможность выяснить, как зависят количество и размеры поросли от диаметров одновозрастных вырубленных берез. Оказалось, что чем больше диаметр вырубленных деревьев, тем больше появляется поросли и тем она крупнее (табл. 3). Особенно заметно различие количества и диаметров поросли у пней тоньше 12 см в сравнении с этими же показателями у пней, диаметры которых 12—20 см. Количество же и размеры поросли на пнях толще

Таблица 2

Количество вырубленных деревьев и густота поросли в 1977 г. на участках рубок ухода различной интенсивности (тыс. шт. на 1 га)

Диаметры пней вырубленных деревьев, см	Равномерная прочистка 1973 г. Интенсивность 60%. Мининский лесхоз		Куртинная прочистка 1972 г. Интенсивность 72%. Мининский лесхоз				Куртинное прореживание 1974 г. Интенсивность 44%. Большемуралинский лесхоз							
	береза		береза		осина		итого		береза		осина		итого	
	пни	поросль	пни	поросль	пни	отпрыски	пни	отпр. и поросль	пни	поросль	пни	отпр.	пни	отпр. и поросль
Менее 12,0	1,5	3,9	3,0	9,6	0,8	12,6	3,9	22,2	0,8	2,2	0,04	4,6	0,8	6,8
12,1—16	0,4	2,0	0,2	1,2	—	—	0,2	1,2	0,1	0,5	0,03	0,3	0,2	0,8
16,1—20	0,2	1,2	0,3	2,5	—	—	0,3	2,5	0,01	0,1	—	—	0,01	0,1
Итого	2,1	7,1	3,5	13,3	0,8	12,6	4,4	25,9	0,9	2,8	0,07	4,9	1,0	7,7

20,1 см лишь незначительно больше, чем у пней предыдущей категории крупности. Для уточнения основных закономерностей образования берез поросли определена зависимость между количеством вырубленных берез и количеством поросли, между диаметрами берез и диаметрами, а также высотами поросли. По данным 1977 г., коэффициенты корреляции количества поросли с количеством и диаметрами вырубленных берез в Мининском лесхозе после куртинного прореживания 1976 г. высоки ($r = 0,87 \pm 0,5 - 0,90 \pm 0,4$). После куртинных прочисток 1972 г. мера связи в 1977 г. была ниже, хотя и характеризовалась как значительная ($0,58 \pm 0,15 - 0,63 \pm 0,11$). Еще слабее связь между названными признаками после равномерной прочистки 1973 г. Связь размеров березовой поросли с диаметрами вырубленных берез во всех вариантах рубок ухода практически одинакова — от $0,51 \pm 0,12$ до $0,69 \pm 0,10$.

В отличие от березовой поросли корневые отпрыски осины не размещаются непосредственно около пней. В 1977 г. лишь на двух участках куртинных рубок ухода 1972 г. и 1973 гг. мы смогли выполнить необходимые учетные работы. Оказалось, что количество отпрысков пропорционально количеству вырубленных осин (мера корреляции высокая —

Таблица 3

Характеристика поросли в 1977 г. в зависимости от диаметра вырубленных берез на участке куртинного прореживания, выполненного в 1976 г. в Мининском лесхозе

Статистические показатели	Количество поросли у одного пня, штук	Высота двухлетней поросли, м	Диаметры оснований двухлетней поросли, м
Диаметр вырубленных деревьев, см	Менее 12 12,1—20,0 Более 20,1	14,5±1,3 23,0±1,1 26,1±2,6	0,58±0,03 0,72±0,02 0,74±0,07
Существенность различия	Между порослью от пней $d < 12$ и $d = 12,1 - 20,1$ см	4,4	10,7
	Между порослью от пней $d = 12,1 - 20,0$ и $d > 20,1$ см	0,7	1,0

$r = 0,90 \pm 0,05$). Связь количества и размеров отпрысков с диаметрами вырубленных осин значительная — от $0,55 \pm 0,14$ до $0,63 \pm 0,12$. Все названные коэффициенты корреляции достоверны.

Как видно из рассмотренных данных, количество поросли и отпрысков корреляционно тесно связано с количеством вырубленных лиственных деревьев, особенно в начальный период после рубки. В дальнейшем характер зависимости становится иным из-за отмирания части поросли и отпрысков и появления новых, но в меньшем количестве. Теснота связи количества поросли и отпрысков с диаметрами вырубленных деревьев во многом обусловлена возрастом и размерами деревьев: у топкомерных экземпляров связь теснее, чем у более крупных и старых деревьев. Зависимость размеров побегов и отпрысков от диаметров пней объясняется тем, что крупные деревья имели большую площадь питания и мощно развитую корневую систему. Теснота связи с возрастом ослабевает в результате отмирания части побегов.

После выполнения рубок ухода в смешанных хвойно-лиственных молодняках, особенно когда размеры деревьев главной породы невелики, значение имеет не только количество, но и высота поросли, темпы ее роста (табл. 4).

Через 5 лет после куртинных рубок ухода, выполненных в 1972 г, высота наиболее крупной поросли березы превысила 3, а осиновых отпрысков — 2,0—2,5 м. Следовательно, среднегодовой прирост в высоту достиг у березы 0,6—0,7, а у осины — 0,5 м. В Большемуртинском лесхозе через 3 года после очень сильного куртинного прореживания среднегодовой максимум прироста в высоту составил у березы 0,8—0,9, а у осины — 0,7—0,8 м. Преобладающая же часть поросли березы прирастала по 0,3—0,5, а осины — по 0,2—0,4 м в год. Все рассмотренные показатели, характеризующие поросль и отпрыски лиственных, как правило, сильно изменчивы. Менее изменчивы высоты и диаметры поросли и отпрысков у пней определенных ступеней толщины, коэффициенты изменчивости их колеблются в пределах 5—20%. Размеры одновозрастной поросли в каждом варианте опыта, отличающемся интенсивностью изреживания древостоев, различаются существенно.

Изменение экологической обстановки в лесу после рубок ухода различной интенсивности приводит к неординарному накоплению массы живого напочвенного покрова. Видовой состав кустарников, кустарничков и трав, их обилие и степень покрытия поверхности почвы после рубок ухода становятся иными. Под пологом нетронутого рубками ухода сосново-березового древостоя осочково-разнотравного типа леса кустарниковый ярус развит слабо, он состоит из редких кустов спиреи средней и шиповника. Обилие брусники и черники не превышает ср. Травяной покров состоит из осоки стоповидной ($сор^1 - сор^2$), вейника туноколоскового ($сор^1$), мятлика однолетнего, майника двулистного, горюшка мышиного, кислички, клевера, костяники, чины приземистой; кошачьей лапки, обилие их колеблется от sol до sp . Кроме того, единично встречаются папоротник орляк, костяника, вечерин банмачок, купальница европейская, кровохлебка лекарственная и другие виды. Степень задернения почвы примерно 60%.

После прочисток разрастаются осоки и вейник, обилие которых достигает $сор^3$, появляются представители высокотравья — борщевик, борец высокий, обилие которых $сор^1$. Задернение возрастает пропорционально интенсивности изреживания древостоев, достигая на прогалинах после крупных рубок и в окнах крои древесного полога очень сильной степени.

Изменчивость массы растений живого напочвенного покрова в воздушно-сухом состоянии под пологом древостоев различной густоты колеблется от умеренной до значительной. Масса живого напочвенного покрова на единице площади в древостоях, изреженных рубками ухода,

Таблица 4

Высота пнейвой поросли березы и корневых отпрысков осины в 1977 г. на участках куртинных рубок ухода различной интенсивности

Порода	Ступени толщины оснований стволиков, см	Количество поросли, тыс. шт. на 1 га	Высота поросли, м	Существенность различий высоты
<i>Мининский лесхоз, 1972</i>				
Береза	Менее 1,0	9,5	$1,60 \pm 0,15$	3,1 3,3
	1,1—2,0	2,7	$2,40 \pm 0,07$	
	Более 2,1	1,1	$3,20 \pm 0,03$	
	Итого . . .	13,3		
Осина	Менее 1,0	9,9	$1,10 \pm 0,09$	6,5 5,0
	1,1—2,0	2,2	$1,80 \pm 0,06$	
	Более 2,1	0,5	$2,60 \pm 0,15$	
	Итого . . .	12,6		
Всего	25,9			
<i>Большемуртинский лесхоз, 1974</i>				
Береза	Менее 1,0	1,7	$1,50 \pm 0,05$	20,0 2,4
	1,1—2,0	0,8	$2,10 \pm 0,08$	
	Более 2,1	0,3	$2,68 \pm 0,20$	
	Итого . . .	2,8		
Осина	Менее 1,0	4,0	$1,17 \pm 0,10$	8,1
	1,1—2,0	0,9	$2,30 \pm 0,10$	
	Итого . . .	4,9		
	Всего	7,7		

существенно отличается от массы растений в соответствующем контрольном древостое. За вегетационный период на 1 га накапливается воздушно-сухой массы живого напочвенного покрова в контрольном древостое 0,8 т (100%), под пологом равномерно изреженного до полноты 0,7 древостоя — 1,1 т (142%), в древостое, сильно изреженном куртинными рубками ухода, — 1,3 т (162%) и на полянах среди леса — 2,0 т (245%).

ВЫВОДЫ

1. Изменение микроклимата — одна из главных причин перемен, происходящих в нижних ярусах растительности после рубок ухода. Величина изменений зависит от интенсивности и метода изреживания древостоев. Наиболее существенно изменяется температура и влажность воздуха, а также освещенность. В сравнении с другими методами самое сильное влияние на микроклимат и процессы под пологом древостоев оказывают интенсивные куртинные рубки ухода.

2. В сильно изреженных древостоях образование березовой поросли и осиновых отпрысков протекает интенсивно, после незначительного изреживания оно слабее или вовсе не проявляется. Жизнеспособность, продолжительность роста и величина прироста у поросли и отпрысков тем больше, чем сильнее изрежен древостой.

3. В одинаково изреженных древостоях образование поросли и отпрысков зависит от диаметра вырубленных деревьев. Количество порос-

ли и отпрысков увеличивается лишь до определенного возраста и размеров вырубленных деревьев. При дальнейшем повышении возраста эта способность стабилизируется и затем затухает. От крупных деревьев образуется более мощная поросль, чем от мелких деревьев того же возраста.

4. Березовая поросль за год прирастает в высоту на 0,3—0,5, а осинные отпрыски — на 0,2—0,4 м. Изменчивость размеров поросли и отпрысков на одной и той же вырубке очень велика по причине ее разнокачественности и разновозрастности.

5. В период наибольшего развития масса живого напочвенного покрова зависит от густоты древостоя и освещенности под пологом. Изреживание древостоев приводит к разрастанию трав, изменению их видового состава и задержанию поверхности почвы.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
механизации лесного хозяйства, Красноярск

Поступила в редакцию
26/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Денисов С. А. Порослевая способность и придаточное корнеобразование у берез бородавчатой и пушистой.— ИВУЗ, Лесной журн., 1974, № 4.
2. Шандор В. Д. Влияние сезона и возраста рубки на порослевое возобновление чистых березняков Северного Казахстана.— В кн.: Научные основы восстановления лесного фонда и повышения продуктивности лесов Казахстана. Кокчетав, 1970.
3. Андерссон О. Об образовании пневой поросли у березы.— Sver. Skogsvårdstorbunds tidskr., 1966, 64, № 5.
4. Ильин А. М., Федотов Н. Е. Влияние сезона рубки на корнеотпрысковое возобновление осины и формирование молодняков.— ИВУЗ, Лесной журн., 1972, № 5.
5. Глазырин В. М. Вегетативное (корнеотпрысковое) возобновление осины.— Науч. тр. Казах. с.-х. ин-та, 1971, 14, № 2.
6. Цилюрк А. В. О пневой поросли осины.— В кн.: Лесоводство и агролесомелиорация, вып. 2. Киев, Урожай, 1965.
7. Цанер Р., де Виле Н. Влияние подрезки материнских корней на рост осинной поросли.— Ecology, 1965, 46, № 3.
8. Данилин М. А. Изменчивость возраста и высоты корнеотпрысковых осин под пологом.— В кн.: Лесная таксация и лесоустройство. Межвуз. науч. тр. по лесному хозяйству. Разд. 3, вып. 3. Красноярск, 1974.
9. Асосков А. И. Порослевая способность наших древесных пород.— В кн.: Исследования по лесоводству. М.—Л., Сельхозгиз, 1931.
10. Новое в лесовыращивании. Сб. трудов ЛенНИИЛХ/Под ред. И. В. Шутова. М., Лесная промышленность, 1977.
11. Пашко В. И. Влияние сомкнутости кроны на продуктивность нижних ярусов сосняков Канской лесостепи.— В кн.: Средообразующая роль леса. Красноярск, ИЛиД СО АН СССР, 1974.
12. Гаас А. А., Забегалин Е. М., Ефимов Н. П. Исследование строения сосновых молодняков Сибири для обоснования куртинной технологии механизированных рубок ухода.— В кн.: Современные машины и механизмы в лесном хозяйстве. Красноярск, 1973.
13. Гаас А. А., Витальев А. П., Горбунов П. А. Куртинные рубки ухода.— Лесное хозяйство, 1977, № 2.

A. A. Haas

SHOOTS AND LIVING SOIL-COVER IN PINE-BIRCH YOUNG STANDS, THINNED BY CLEANING-CUTTINGS

It is given the results of investigation of cleaning-cuttings influence of different intensity to the change of microclimate, the formation of birch shoots and aspen suckers, depending on the age and sizes of felled trees, and also the influence of cutting to the change of species composition and abundance of living soilcover. The formation of

shoots and root suckers occurs more intensively in strongly thinned stands, than in weakly thinned stands. Large trees, to definite age, after cutting produce larger shoots and suckers. Birch shoots grow fast for year in height on 0,3—0,5 m, and aspen suckers grow on 0,2—0,4 m. Thinning of stands leads to the directly proportional growth of grass cover and, in consequence, to decline of conditions for regeneration of coniferous species.

УДК 595.773.4(571.64)

С. Д. АРТАМОНОВ

ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ САРКОФАГИД

Саркофагиды советского Дальнего Востока до последнего времени оставались малозученной группой двукрылых. Это касается не только инвентаризации фауны важного во многих отношениях семейства. Отсутствовали данные по географическому распространению видов, их стациональной приуроченности, фенологии. Не исследовались трофические связи саркофагид, что делало невозможным выяснение хозяйственного значения группы, роли отдельных представителей и их группировок в природных и окультуренных биоценозах.

Изучение семейства в условиях региона проводилось нами в 1973—1979 гг. В предыдущей работе мы показали итоги исследования фауны саркофагид Дальнего Востока [1]. Настоящее сообщение является краткой сводкой данных (см. таблицу) по трофическим связям личинок, распространению, встречаемости по основным местообитаниям и периоду лёта 111 видов семейства. В основу работы легли сборы и наблюдения автора, кроме того, привлечены сведения из литературных источников, дополняющих наши представления о границах ареалов ряда видов [2—6].

Основываясь на результатах изучения пищевых связей личинок, мы выделяем в фауне саркофагид региона следующие трофические группировки: I. Схизофаги (33 вида 15 родов), включающие облигатных некрофагов, копро-некрофагов и облигатных копрофагов. II. Полифаги (5 видов 3 родов). III. Трубно-хищные формы (6 видов 5 родов). IV. Энтомофаги (19 видов 7 родов), включающие хищников чешуекрылых, паразитов прямокрылых, паразитов яйцевых коконов пауков. V. Малакофаги (8 видов 2 родов). VI. Инквилины (26 видов 14 родов). VII. Паразиты позвоночных (1 вид). Для 13 видов 7 родов пищевые связи неизвестны.

Схизофаги составляют 29,1% видового состава саркофагид и имеют наиболее высокий удельный вес в фаунах всех изученных местообитаний. Основной биоценотической функцией схизофагов является утилизация трупов животных, экскрементов, пищевых отходов животного происхождения. Их деятельность предохраняет среду от загрязнения продуктами распада, вовлекая последние в круговорот веществ в экосистемах. Объединяемые в эту группу облигатные некрофаги (25 видов) в большинстве своем не специализированы в выборе пищевого субстрата, заселяя останки позвоночных и беспозвоночных независимо от их объема и таксономической принадлежности. Лишь для 6 представителей (см. таблицу № 6, 33—35, 45, 70) характерно питание исключительно трупами насекомых, а для № 73 — останками пресноводных ракообразных. Наибольшее деструктивное значение имеют виды № 60 и 82.

Копро-некрофаги (6 видов) заселяют как среды, свойственные облигатным некрофагам, так и экскременты позвоночных. Незначительное

значительную роль в подавлении численности массовых вредителей в лесопарковых зонах и фруктовых садах населенных пунктов. К примеру, личинками *Agria mamillata* (Pand.) в 1978 г. в агроценозах юга Приморья уничтожалось от 13,2 до 44% гусениц и куколок *Y. evonymella* L. (по нашим данным). Паразиты прямокрылых включают 12 видов. Нами отмечены 4 вида как энтомофаги опасного вредителя подроста лесных пород саранчового *Eirenephilus longipennis* (Shir.) (см. таблицу, № 12—14, 76). Один из них — *Blaesoxipha potanini* Rohd. уничтожает до 10% личинок хозяина в период их агрегации. Вероятно, саркофаги этой группировки служат одним из факторов, сдерживающих численность массовых саранчовых в условиях региона. Паразиты яйцевых коконов пауков представлены одним редким видом.

Облигатная или факультативная энтомофагия, в целом, характерна для 30 видов семейства, входящих в трофические группы полифагов, трупно-хищных форм и энтомофагов.

Малакофаги (7,2% в фауне) паразитируют на лесных видах моллюсков родов *Eulota* и *Succinea*. Представители группы в природе немногочисленны, исключение составляют лишь виды № 40 и 43.

Инквилины (23,4% видов) в качестве сред личиночного развития используют пищевые запасы жалающих перепончатокрылых, преимущественно Sphecidae. Воздействие их на популяции указанных насекомых не изучено. Наиболее обычны виды № 89, 92, 101, 102 (см. таблицу).

К паразитам позвоночных относится лишь один вид, на юге региона отмеченный нами для *Rana semiplicata* Nykolsky (Ranidae).

Таким образом, семейство в условиях Дальнего Востока характеризуется довольно широким трофическим диапазоном. Саркофаги (видовой состав фауны, удельный вес отдельных трофических группировок) могут служить одним из показателей степени сложности конкретного изучаемого биоценоза. Именно структурно насыщенные природные системы в пределах кедрово-широколиственных и долинных лиственных лесов региона обладают наиболее богатой фауной семейства и максимальным разнообразием пищевых связей видов.

Мы полагаем, что основными направлениями изучения саркофагид на Дальнем Востоке должны быть прогнозирование путей развития синантропизма видов и исследования возможности практического использования важнейших энтомофагов.

Отдел леса Института леса и древесины
им. В. И. Сивачева СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
26/XII 979

ЛИТЕРАТУРА

1. Артамонов С. Д. Саркофаги Дальнего Востока.— Изв. СО АН СССР, 1978, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.
2. Родендорф Б. Б. Семейство Sarcophagidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, т. 19, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937.
3. Родендорф Б. Б., Грунин К. Я. К фауне Sarcophaginae восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня.— Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника, вып. 2. М., 1938.
4. Петрова Б. К. Некро- и копрофильные саркофаги (Diptera, Sarcophagidae) Приморья.— Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, т. 19 (122), вып. 1. Владивосток, Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974.
5. Хицова Л. Н. К фауне саркофагид (Diptera, Sarcophagidae) некоторых регионов СССР. Воронеж, 1976. 26 с. Рукопись депонирована в ВНИИТИ.
6. Наконечный В. И. Роль двукрылых энтомофагов и вирусной эпизоотии в снижении численности шелкопряда-монашенки *Ocnertia monacha* L. (Lepidoptera) в светлых лесах Амуро-Зейского междуречья.— В кн.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке, вып. 2. Новосибирск, Наука, 1973.
7. Наконечный В. И. Значение двукрылых энтомофагов в различные фазы грации дендрофильных чешуекрылых.— Там же.
8. Колосинцев Н. Г., Гукасян А. Б. Роль мух-саркофагид в распространении сибирского шелкопряда.— Изв. СО АН СССР, 1960, № 2.

S. D. Artamonov

LANDSCAPE-BIOTOPICAL ARRANGEMENT AND FOOD RELATIONS OF FAR EASTEN SARCOPHAGID FLIES

Spreading over the territory of the Soviet Far East, distribution in the main habitats, the flying period of imago, larval food relations are shown for 111 species. Food groupings of sarcophagid flies larvae are distinguished and their role in biocenoses is discussed. As to specific composition schizophags, inquilins and entomophags prevale in the faune. The most specific and generic variety is a characteristic feature of structurely compound biocenosis within the bounds of vallei-leaved and cedar-broad-leaved forests of southern part of region.

УДК 598.815 : 001.4

А. П. КРЮКОВ, Е. Я. ФРИСМАН

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА МЕЛКИХ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ СОРОКОПУТОВ

Биологическая классификация, как филетическая, так и фенетическая, основывается на сходстве таксонов. Для оценки степени сходства в настоящее время наряду с классическими методами применяются также биохимические, серологические, молекулярно-генетические, сравнительно-этологические и др. Однако до сих пор нет общепринятого представления о том, какие признаки в таксономии более значимы. В настоящей работе сделана попытка построения фенетической системы одной из групп птиц именно на основе традиционно используемых в систематике признаков — размеров и окраски.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Объектом изучения выбрана так называемая «группа жуланов» — крайне запутанная в систематическом отношении группировка семейства сорокопутов. Для анализа взято 11 таксонов видового, подвидового и спорного статуса (вид — полувид — подвид), включая собственно жуланов и ряд близкородственных палеарктических видов. Материалом послужили коллекции Зоологического института АН СССР (123 экз.), Зоомузея МГУ (35 экз.), Ташкентского университета (21 экз.), Института зоологии АН КазССР (15 экз.), Биологического института института ДВНЦ АН СССР (13 экз.), Дальневосточного университета (12 экз.), Института зоологии АН УССР (8 экз.), Биологического института СО АН СССР (7 экз.), Томского университета (7 экз.) и Новосибирского университета (5 экз.) — всего 246 экз. Из имеющегося в перечисленных орнитологических хранилищах коллекционного материала для настоящей работы использованы только серии взрослых самцов, собранные в центральной части ареала каждого таксона. Особенно важен выбор такой контрольной географической популяции для интерградирующих форм; в этих случаях бралась столь удаленная от гибридной зоны популяция, что доля чуждых генов в ее генофонде минимальна.

От каждой особи взято 6 морфометрических показателей, применяемых при определении видов жуланов. Кроме того, использовано 5 окрасочных признаков, для чего у каждой тушки оценивалась визуально в баллах окраска головы, магии, пахвостья и рулевых, а также размер зеркальца (табл. 1). Затем баллы признаков каждой особи складывались и получалось значение индекса (от 5 до 25), характеризующее окраску в

Таблица 1

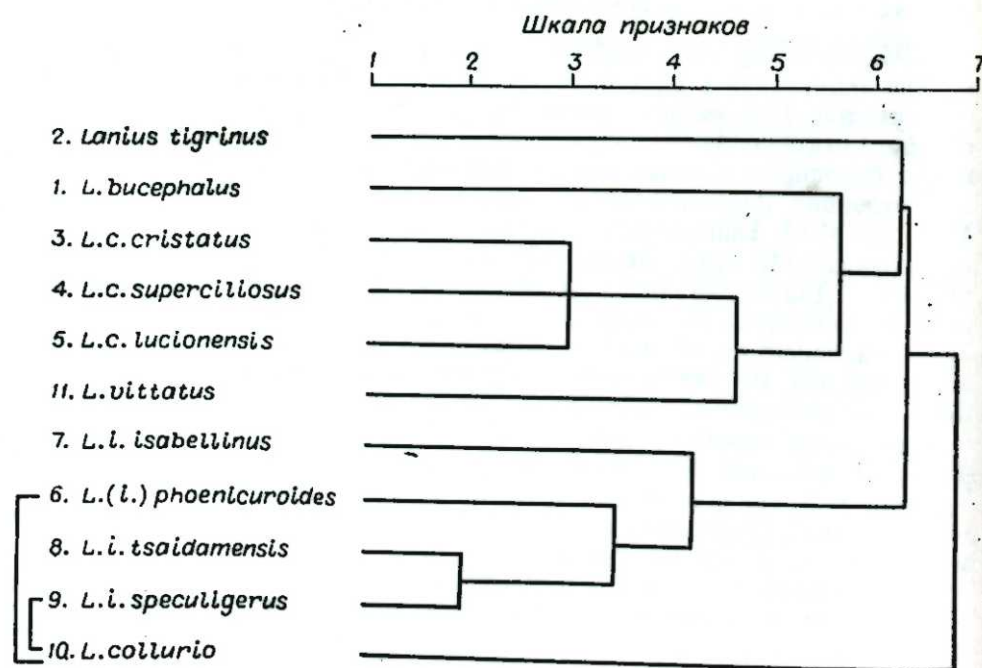
Индекс суммы признаков окраски				
Признак	Состояние	Балл	Состояние	Балл
Верх головы	Серый	1	Рыжий	5
Мантия	Рыжая	1	Серая	5
Надхвостье	Серое	1	Рыжее	5
Рулевые	Белые с черными вершинами	1	Рыжие	6
Зеркальце	Нет	1	Большое	4
Суммарный балл		5		25

целом. Подобная методика описана В. Мейзе [1] для анализа гибридирующих форм и в дальнейшем неоднократно применялась для описания гибридов, в том числе гибридов жуланов [2].

Статистическая обработка проведена Л. Е. Крюковой. Результаты представлены в табл. 2, порядок таксонов соответствует принятому в последних сводках [3].

При последующих операциях мы исходили из допущений о независимости и одинаковой таксономической ценности всех использованных признаков. Для каждого признака проверены достоверности попарных межтаксоновых различий по T -критерию Стьюдента. Результаты этой проверки представлялись для каждого из 7 признаков в виде симметричной матрицы, нумерация строк и столбцов которой соответствовала номерам таксонов. Нулевой элемент матрицы означал недостоверное различие средних значений данного признака для соответствующей пары таксонов при 95%-ном уровне вероятности, а единичный элемент — достоверность этого различия. Сложив все матрицы, мы получили итоговую матрицу показателей различий P_{ij} , где $0 \leq P_{ij} \leq 7$, а i, j — номера сравниваемых таксонов (табл. 3).

Дальнейшая процедура построения дихотомического дерева по мат-



Фенограмма 11 таксонов мелких палеарктических сорокопутов.

Таблица 2

Размерные и окрасочные характеристики 11 таксонов сорокопутов

Таксон, популяция	n	Индекс окраски		Длина крыла		Расстояние между концами II и V маховых перьев		Расстояние между концами I маховых и кроющих кистей		Длина хвоста		Расстояние между концами крайних рулевых и средних рулевых перьев		Ширина крайних рулевых перьев	
		M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m	M	m
1. Японский сорокопут <i>L. bucephalus</i> Temm. et Schleg., Приморье и Сахалин	19	22,0	0,14	84,9	0,32	10,35	0,31	11,18	0,30	88,1	0,72	21,76	0,69	8,54	0,18
2. Тигровый сорокопут <i>L. tigrinus</i> Drapiez., Приморье	15	14,0	0	84,3	0,52	5,28	0,29	7,17	0,53	73,5	0,48	17,55	0,49	6,34	0,12
3. Сибирский жулан <i>L. c. cristatus</i> L., Красноярский край	32	18,9	0,14	86,9	0,30	6,60	0,27	8,10	0,28	84,3	0,46	21,50	0,46	7,10	0,10
4. Японский жулан <i>L. c. superciliosus</i> Lath., Приморье, Япония, Сахалин	17	18,9	0,18	89,1	0,37	5,44	0,44	7,40	0,37	87,1	0,58	22,60	0,50	7,30	0,11
5. Китайский жулан <i>L. c. lucionensis</i> L., Приморье, Корея	15	16,3	0,27	88,7	0,51	7,31	0,48	9,06	0,47	86,2	0,93	23,20	0,53	7,39	0,14
6. Туркестанский жулан <i>L. (l.) phoenicuroides</i> Schalov, Западный Тянь-Шань	53	21,7	0,16	92,1	0,27	4,02	0,26	5,79	0,28	79,8	0,32	11,30	0,31	8,80	0,11
7. Кашгарский жулан <i>L. i. isabellinus</i> Hempr. et Ehrenb., Кашгария	28	18,8	0,15	88,8	0,32	6,78	0,22	6,44	0,26	80,1	0,59	11,32	0,60	9,20	0,15
8. Цайдамский жулан <i>L. i. tsaidamensis</i> Stegm., Цайдам	40	20,5	0,31	96,9	0,50	4,03	0,30	6,09	0,52	87,4	0,50	11,86	0,61	9,58	0,23
9. Даурский жулан <i>L. i. speculigerus</i> Tacz., Забайкалье	32	20,3	0,22	94,6	0,38	4,55	0,25	5,57	0,32	83,2	0,39	11,15	0,34	9,16	0,11
10. Европейский жулан <i>L. collurio</i> L., центр европейской части СССР	40	6,2	0,13	92,7	0,29	-2,09	0,19	3,42	0,25	76,1	0,53	9,55	0,30	7,78	0,19
11. Индийский жулан <i>L. vittatus</i> Valenciennes, Туркмения, Индия, Иран	16	8,7	0,11	86,5	0,65	7,54	0,29	13,07	0,35	88,9	0,95	25,44	1,05	7,52	0,19

Примечание. n — размер выборки, M — среднее значение признака, m — стандартная ошибка.

Таблица 3

Матрица показателей различия между таксонами сорокопутов

j	i										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	0	6	6	5	5	5	7	6	7	7	6
2	6	0	6	5	7	7	6	6	6	7	7
3	6	6	0	3	3	7	5	7	7	7	5
4	5	5	3	0	3	7	5	5	6	7	5
5	5	7	3	3	0	7	5	6	7	6	4
6	5	7	7	7	7	0	4	4	3	6	7
7	7	6	5	5	5	4	0	4	5	7	7
8	6	6	7	5	6	4	4	0	2	7	6
9	7	6	7	6	7	3	5	2	0	7	7
10	7	7	7	7	6	6	7	7	7	0	6
11	6	7	5	5	4	7	7	6	7	6	0

рице различий описана в работе В. А. Ратнера и Г. Х. Канапяна [4], использовавших метод Г. Мура. Каждый шаг ее заключается в отыскании минимального элемента матрицы и объединении соответствующих пар строк и столбцов. Это равносильно объединению таксонов на данном уровне показателя различий. Полученная фенотипическая матрица представлена на рисунке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее близкие по фенотипической матрице *Lanius isabellinus speculigerus* и *L. i. tsaidamensis*, — несомненно, подвиды одного вида. По окраске и многим размерам они чрезвычайно сходны, отличаясь лишь длиной крыла и хвоста. К ним приближаются *L. (i.) phoenicuroides* и *L. i. isabellinus*. Все они имеют аллопатрическое распространение и, по-видимому, связаны переходами. Таким образом, объединение упомянутых четырех форм в один вид, впервые предложенное Г. Оливье [5] и недавно поддержанное Л. С. Степаняном [3], не противоречит полученным данным.

Всего тремя признаками отличаются подвиды сибирского жулана *L. cristatus*: *L. c. cristatus*, *L. c. superciliosus* и *L. c. lucionensis*. Неожиданно близок к ним оказался индийский жулан *L. vittatus* — отличие всего на 4,7 признака. Он имеет совершенно иной тип окраски, но ряд сходных пластических признаков. Ареалы этих видов разделены расстоянием порядка 2,5 тыс. км.

Далее по степени несходства с сибирским жуланом следуют восточно-палеарктические виды — японский сорокопуд *L. bucephalus* и тигровый сорокопуд *L. tigrinus*. Последний почти одинаково различается и с группой *isabellinus*, и с группой *cristatus* (на 6,3 и 6,25 признака соответственно). Наконец, европейский жулан *L. collurio* представляет собой вид, максимально удаленный от других, достоверно отличающийся от них почти по всем признакам. Это единственный вид из изученных, у которого второе первостепенное маховое длиннее пятого и соответственно самое острое крыло.

Отметим, что построенная нами фенотипическая матрица отнюдь не является схемой филогении, отражая лишь степень сходства таксонов по выбранным признакам. Некоторые признаки могут быть сходными по причине конвергентной или мозаичной эволюции, не отражая филогенетического родства. Вертикальные линии, соединяющие на фенотипической матрице таксоны, показывают не филогенетическое ветвление, а лишь уровни фенетического различия.

С другой стороны, подобные схемы позволяют делать некоторые таксономические выводы. Действительно, таксоны жуланов, которые большинством систематиков принимаются за подвиды, оказались на фенотипической матрице ближе, чем разные виды. Последние различаются не менее чем 4,5 признаками.

Из фенотипической матрицы следует, в частности, неправомерность объединения в один вид *L. collurio* с *L. isabellinus* и (или) с *L. cristatus*, до сих пор практикуемое в некоторых сводках. Остальные виды всегда рассматривались как самостоятельные, но степень их сходства не оценивалась. Филогенетические деревья для сорокопутов, которые строились неоднократно, были умозрительными и страдали рядом недостатков.

Так, на схеме филогении рода *Lanius* Г. Шибеля [6] *L. lucionensis*, *L. c. cristatus*, *L. c. superciliosus*, *L. phoenicuroides* и *L. isabellinus* расположены на одной ветви, видимо, лишь на основании сходства окраски. Вместе с тем группы *cristatus* и *isabellinus* обладают стойкими достоверными различиями по многим пластическим признакам (длина, ширина и ступенчатость хвоста), что и нашло отражение на нашей фенотипической матрице. Далее, исходя из зоогеографических соображений, *L. vittatus* должен быть более древним видом, чем *L. tigrinus* [7], а на схеме Г. Шибеля он лежит на вершине ветви вслед за *L. tigrinus*, *L. collurio* и другими. *L. bucephalus* почему-то попал в основание группы «серых» сорокопутов, хотя резко отличается от них и общими размерами, и типом окраски, и поведением.

Позднейшая схема филогении, содержащаяся в монографии Г. Оливье [5], более соответствует нашей фенотипической матрице. Основное их отличие состоит в том, что *L. collurio* вместе с *L. vittatus* помещены на вершине ветви, а *L. bucephalus*, наоборот, у основания древа. *L. tigrinus*, один из молодых видов, расположен ниже более древних *L. gubernator* и *L. vittatus*.

Более совершенную филогенетическую систему сорокопутов можно построить только с привлечением экологических, этологических и других показателей с учетом предковых состояний признаков.

Интересно сопоставить степень сходства гибридирующих таксонов, с одной стороны, и обитающих совместно без гибридизации — с другой. Формы, обладающие зонами вторичной интерградации, соединены скобками в левой части фенотипической матрицы. Видно, что гибридируют весьма фенотипически различные формы: *L. collurio* × *L. (i.) phoenicuroides*, *L. collurio* × *L. i. speculigerus*. Поэтому для определения причин гибридизации, недостаточно анализа степени внешнего сходства потенциальных партнеров, необходимо учитывать экологию, поведение и другие факторы изоляции. Действительно, европейский, туркестанский и даурский жуланы обладают большим сходством брачного демонстративного поведения, их экологические потребности также близки [2]. С эволюционной точки зрения *L. collurio* и *L. isabellinus* следует считать полувидами, или, точнее, «ex-conspecies», придавая им при таксономической оценке видовой статус.

С другой стороны, ряд близких видов сорокопутов сосуществует без гибридизации. Это туркестанский и индийский жуланы на юге Туркмении [8], даурский и сибирский жуланы в Забайкалье [9], сибирский жулан, японский и тигровый сорокопуды в Приморье [10], сибирский и европейский жуланы в Западной Сибири (наши неопубликованные данные). В приведенных работах показано, что причина такого совместного изолированного обитания видов кроется главным образом в несходстве их демонстративного поведения. Фенотипически они различаются несколько слабее, чем гибридирующие формы: соответственно 6,3 и 6,8 признаками в среднем при попарном сравнении видов. Это говорит об отсутствии прямой связи между скрещиваемостью и фенотипическим сходством видов.

Таким образом, построенная фенотипическая матрица дает представление о фенетическом сходстве и в какой-то мере о филогении таксонов из группы жуланов и родственных ей видов. Описанный метод построения дихотомического древа по матрице показателей различий дает некоторую ко-

личественную схему, выражающую степень сходства таксонов. Метод нетрудоемок и может быть рекомендован для построения разнообразных фенограмм.

Новосибирский государственный университет
им. Ленинского комсомола,
Институт автоматики и процессов управления
ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию
18/1 1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Meise W. Zur Systematik und Verarbeitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlings, *Passer domesticus* (L.) und *hispaniolensis* (T.).— J. Ornithol., 1936, 84.
2. Панов Е. П., Крюков А. П. Дивергенция, изолирующие механизмы и гибридизация в группе сорокопутов-жуланов (*Lanius*, Aves).— Зоол. ж., 1973, 52, 11.
3. Стенания Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные *Passeriformes*. М., Наука, 1978.
4. Ратнер В. А., Канаани Г. Х. Построение филогенетических древ для функциональных центров глобинов.— В кн.: Исследования по математической генетике. Новосибирск, ИЦиГ СО АН СССР, 1975.
5. Olivier G. Monographie des Pies-Griecher du genre *Lanius*. Rouen, Lecerf, 1944.
6. Schiebel G. Die Phylognese der *Lanius*-Arten.— J. Ornithol., 1906, 54.
7. Панов Е. П. Механизмы коммуникации у птиц. М., Наука, 1978.
8. Крюков А. П. Демонстративное поведение индийского жулана *Lanius vitiatus* Valenc. (*Laniidae*, Aves) и его взаимоотношения с близкими видами.— В кн.: Вопросы экологии. Новосибирск, НГУ, 1978.
9. Крюков А. П. К вопросу о взаимоотношении близких видов сорокопутов в Забайкалье. Тез. докл. II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М., Наука, 1975.
10. Панов Е. П. К биологии и взаимоотношениям трех видов сорокопутов — японского *Lanius bicephalus* T., краснохвостого *L. cristatus confusus* S. и тигрового *L. tigrinus* D. на крайнем юге Приморья.— В кн.: Проблемы орнитологии. Тр. III Всесоюз. орнитологич. конф. Львов, 1964.

А. Р. Крюков, Е. Ya. Frisman

PHENETIC CLASSIFICATION OF THE SMALL PALEARCTIC SHRIKES

A multivariate assesment of some plumage measurements and colour characters among 11 small Palearctic Shrikes (*Laniidae*, Aves) was carried out to construct a phenogram, reflects the degree of their phenetic affinities. Red-backed Shrike *Lanius colurio* L. is the least like other species, the subspecies of Brown Shrike *L. cristatus* L. are very much alike, so as subspecies of *L. isabellinus* Hempr. et Ehrenb. Some other taxonomic conclusions are made. Differencies between the phenogram and some known phylogenetic trees of Shrikes are discussed. It is noted, that the phenotypes of intergradating species differ even more then these of cohabitating without hybridization.

УДК 581.526.33

Т. А. КОПОТЕВА

ПРОДУКТИВНОСТЬ БОЛОТНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ БАССЕЙНА оз. ЭВОРОН

В связи с освоением природных ресурсов в районе БАМа особое значение приобретает задача охраны некоторых природных комплексов. Для ее решения необходимо знать условия формирования и развития экосистем, чтобы оценить возрастающее влияние на них антропогенного фак-

тора. В литературе имеется уже немало работ по исследованию структуры, запасов фитомассы и продуктивности болот европейской части СССР и Западной Сибири [1—5]. Эти работы дают представление о процессах накопления и разложения органического вещества, что позволяет судить о функционировании болотных фитоценозов. На болотах Дальнего Востока такие исследования пока не проводились. В данной работе приводятся результаты двухлетних наблюдений за динамикой запасов органического вещества двух типов болотных биогеоценозов, которые имеют наибольшее распространение в Приамурье. Район исследований расположен в южной части Эворон-Чукчагирской низменности, более 50% поверхности которой заболочено.

В качестве объектов изучения были выбраны гетеротрофное кустарничково-сфагновое болото с торфяной залежью мощностью до 2 м и эвтрофное осоково-вейниковое болото с дерново-торфянистыми оглеенными почвами мощностью 30—35 см, подстилаемыми тяжелыми суглинками. Гетеротрофные кустарничково-сфагновые болота занимают обширные надпойменные пространства, а эвтрофные травяные — поймы рек и озер. Болота резко отличаются по типу водно-минерального питания и по составу растительности (табл. 1, 2). Питание кустарничково-сфагнового фитоценоза осуществляется главным образом атмосферными осадками, а в питании осоково-вейникового болота значительную долю занимают па-водковые воды.

Микрорельеф кустарничково-сфагнового болота неровный, образован моховыми подушками высотой 20—40 см (65% поверхности) и мочажинами — понижениями неправильной формы (35%). Растительность более или менее четко распределяется по элементам микрорельефа, имеет комплексное строение (табл. 1.) Поверхность осоково-вейникового боло-

Таблица 1

Видовой состав, проективное покрытие и характер произрастания растений гетеротрофного кустарничково-сфагнового сообщества

Вид	Проективное покрытие, %	Характер произрастания
I. Древесный ярус: <i>Larix daurica</i>	(сомкну- тость 0,1)	75—80% — на подушках 20—25% — в мочажинах
II. Кустарничково-травяной ярус:	10—20	В мочажинах
<i>Betula ovalifolia</i> *	30—50	На подушках
<i>Chamaedaphne calliculata</i>	Ед.	Микрогруппировки на подушках
<i>Andromeda polifolia</i>	10—25	Равномерно, на подушках больше
<i>Ledum palustre</i>	5	»
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	Ед.	Микрогруппировки на подушках
<i>Calamagrostis angustifolia</i>	До 5	Равномерно по поверхности мха
<i>Scheuchzeria palustris</i>	До 5	Равномерно, на подушках больше
<i>Carex limosa</i>	Ед.	В мочажинах
<i>Carex rotundata</i>	Ед.	»
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Ед.	»
<i>Habenaria linearifolia</i>	Ед.	»
<i>Drosera rotundifolia</i>	Ед.	»
III. Моховой ярус:	95—100	Равномерно, на подушках больше
<i>Sphagnum magellanicum</i>	35	Сплошной
» <i>lenense</i>	20	На подушках
» <i>fuscum</i>	5	На подушках
» <i>rubellum</i>	Ед.	Только на подушках
» <i>angustifolium</i>	Ед.	»
» <i>fallax</i>	Ед.	На подушках
» <i>obtusum</i>	35	Только в мочажинах
» <i>balticum</i>	Ед.	В мочажинах
	Ед.	»

* Кустарничек *Betula ovalifolia* объединен с кустарничками во II ярус для удобства определения фитомассы.

Таблица 2
Видовой состав и проективное покрытие эвтрофного осоково-вейникового сообщества

Вид	Проективное покрытие, %	Вид	Проективное покрытие, %
<i>Calamagrostis Langsdorffii</i>	30—40	<i>Caltha palustris</i>	Ед.
<i>Carex lasiocarpa</i>	10—15	<i>Pedicularis grandiflora</i>	Ед.
<i>Carex appendiculata</i>	5	<i>Glyceria spiculosa</i>	Ед.
<i>Carex Schmidtii</i>	5	<i>Lobelia sessilifolia</i>	Ед.
<i>Eriophorum polistachyon</i>	Ед.	<i>Stachys chinensis</i>	Ед.
<i>Sanguisorba parviflora</i>	5—10		
<i>Iris laevigata</i>	Ед.	Итого	50—80

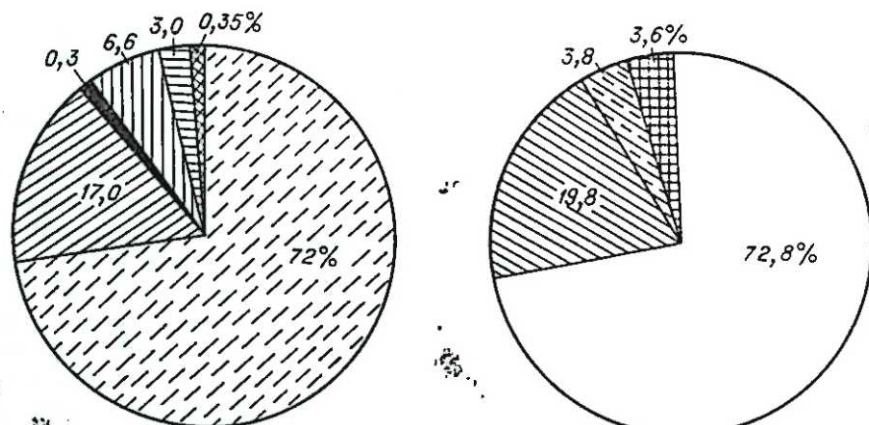
та мелкопочковатая, кочки высотой 5—30 см занимают до 30% площади болота. Структура этого фитоценоза значительно проще, чем структура кустарничково-сфагнового (табл. 2). Наблюдения за динамикой фитомассы болот проводились в течение двух месяцев в 1977 г. и в течение всего вегетационного сезона в 1978 г. Годы сильно отличались по гидро-термическим условиям: если в 1977 г. они приближались к средним многолетним (уровень болотных вод в течение почти всего сезона был выше поверхности болот), то условия 1978 г. были экстремальными для болотных фитоценозов (сухое и жаркое лето). По данным лаборатории гидрологии, сумма летних осадков в 1978 г. составила 118 мм при среднемноголетней величине 210 мм. В результате уровень болотных вод в течение почти всего сезона 1978 г. был на 5—20 см ниже поверхности болот. В связи с этим в 1978 г. произошли изменения в составе растительности сообществ: в кустарничково-сфагновом резко сократилась численность гидрофитов (вахты трехлистной, хабенарии, осоки топяной) и появились новые виды (осока кругловатая, мытник), из травостоя осоково-вейникового к концу лета выпали некоторые гидрофиты и мезогидрофиты (манник колосковый, калужница болотная, лобелия сидячелистная), в 2 раза увеличилась масса разнотравья и более чем в 2 раза сократилась фитомасса осок и пушиц (табл. 3).

Изучение продуктивности проводилось по сводной методике, основанной на работах Л. Е. Родина, Н. И. Базилевич [6], Н. П. Ремезова [7], Н. И. Пьявченко [2], А. А. Титляевой [8], Н. И. Пьявченко и Л. С. Козловской [9] и др. На кустарничково-сфагновом болоте запас надземной фитомассы изучался по ярусам растительности (см. табл. 1). Для определения запаса фитомассы в древесном ярусе в августе были отобраны две модели лиственницы и четыре модели ее возобновления [10, 11]. Динамику запасов в надземной части кустарничково-травяного яруса изучали методом укосов с площадок 0,5 м² в пятнадцатикратных повторностях.

Динамика запасов надземной фитомассы

Фитомасса	Динамика запасов надземной фитомассы			
	15/VII. 77 г.	29/VIII. 77 г.	25/V. 78 г.	16/VI. 78 г.
Вейник Лангдорфа	260÷49	181÷53	21,5÷6	61÷17
Осоки и пушицы	135÷40	171÷25	18,5÷6	43÷7
Разнотравье	48÷27	45÷14	1,6÷1,32	26÷6
Зеленая фитомасса	443÷87	397÷38	42÷7	129÷24
Среднее проективное покрытие зеленой фитомассы, %	—	—	5	30—40
Ветошь	Нет*	3,7	352÷36	332÷45
Итого	443÷87	400÷38	394÷40	461÷51

* Из-за предшествующего пожара ветоши в начале лета не было.



Состав и соотношение фракций растительного вещества в гетеротрофном кустарничково-сфагновом (а) и эвтрофном осоково-вейниковом (б) болотных биogeоценозах. 1—3 — подземное растительное вещество: 1 — очес и сфагновый торф, 2 — корни кустарничков и трав, 3 — корни лиственницы; 4—6 — надземное растительное вещество: 4 — сфагновые мхи, 5 — кустарнички и травы, 6 — лиственница; 7 — мертвые корни и растительные остатки, 8 — живые корни, 9 — ветошь, 10 — зеленая фитомасса.

Укосы отбирались дважды: в мае и в конце августа 1978 г. Для определения запаса фитомассы мхов по видам в середине лета вырезались монолиты по 100 см² на глубину условно принятой равной 5 см живой части мхов в двадцатикратных повторностях отдельно для подушек и мочажин. Прирост мхов за лето определялся экспериментально методом перевязок и колеп [2]. Подземную фитомассу отбирали пробоотборником диаметром 6,8 см на глубину 30 см в двадцатикратной повторности дважды за сезон: в начале и конце лета.

На осоково-вейниковом болоте динамику надземной фитомассы изучали методом укосов с площадок 0,25 м² в десятикратной повторности в течение всего лета 1978 г. через 15 дней [12, 13]. Подземную фитомассу отбирали также с помощью пробоотборника в начале и в конце сезона в десятикратной повторности на глубину корнеобитаемого слоя 30 см. Растительную массу отмывали от почвы и разделяли на живую и мертвую. Этот процесс проводили в 2 этапа: сначала выбирали крупные живые и мертвые корни, затем из оставшейся массы брали навеску и под микроскопом определяли процентное соотношение живого и мертвого растительного вещества, после чего проводили перерасчет процентного содержания мелких корней в образце в весовые величины. Данные

Таблица 3
осоково-вейникового болота (возд.-сух вес, г/м²)

	30/VI. 78 г.	15/VII. 78 г.	31/VII. 78 г.	16/VIII. 78 г.	1/IX. 78 г.	18/IX. 78 г.
	160÷41	202÷48	120÷29	180÷47	214÷42	71÷27
	70÷22	77÷18	100÷25	80÷22	64÷25	1,7÷1,5
	60÷15	65÷28	42÷14	106÷44	85÷39	Нет
	290÷40	344÷48	263÷28	366÷48	365÷19	73÷27
	60—70	60	60—70	80—90	80—90	20—30
	364÷71	388÷42	356÷40	315÷53	383÷40	571÷52
	654÷74	732÷64	620÷49	680÷72	748÷52	644÷54

о запасах фитомассы обрабатывали методами вариационной статистики [14, 15]. Для расчета сезонного баланса органического вещества в наземной части осоково-вейникового фитоценоза использован метод «минимальной оценки» [16]. Опад кустарничков принят равным 90% их прироста [2].

Результаты исследований показали, что, несмотря на значительные различия видового состава сообществ и их водно-минерального питания, структура растительного вещества у них имеет много общего. В обоих сообществах подавляющую часть растительного вещества (90%) составляет подземное (см. рисунок), 80% из которого приходится на мертвые растительные остатки. В кустарничково-сфагновом болоте 72% от общего запаса растительного вещества составляют опес и торф сфагновых мхов, а в осоково-вейниковом 72,8% — мертвые корни и остатки наземных частей травянистых растений. На живые корни кустарничков и трав в кустарничково-сфагновом сообществе приходится 17, а в осоково-вейниковом — 20%. Надземная фитомасса составляет всего 10% в кустарничково-сфагновом и 7% в осоково-вейниковом сообществах от общей. Если принять все надземное растительное вещество в каждом биогеоце-

Таблица 4

Динамика запасов фитомассы гетеротрофного кустарничково-сфагнового болота (возд.-сух. вес, г/м²)

Фитомасса	Учет запасов фитомассы	
	15—30/V 1978 г.	10/VIII—1/IX 1978 г.
Древесный ярус:		
Древесина с корой	Не опр.	18
Ветки	»	13,9
Хвоя	»	5,6
Всего надземной	»	37,5
Корни	»	27,6
Итого		102,6
Кустарничково-травяной ярус:		
Кустарнички (живая надземная масса)	145,4±29	205,0±38
Опад кустарничков	53,5±29	38,1±24
Травянистые (живая надземная масса)	0,3±0,1	19,0±4
Ветошь травянистых	38,6±7,0	28,6±10
Всего надземной	238±56	291±53
Корни кустарничков:		1129±333
на подушках	1866±543	926±242
в мочажинах	Не опр.*	203±91
Корни травянистых:		715±373
на подушках	467±170	451±260
в мочажинах	Не опр.*	264±113
Итого		2135±759
Моховой ярус:		
Надземная:		
на подушках	Не опр.	666±190
в мочажинах	»	454±79
Подземная:		212±111
на подушках	»	7539±2432
в мочажинах	6230±1365	4172±1692
	Не опр.*	3367±740
Итого		8205±2622
Общая фитомасса		10442±3381

* Образцы подземной фитомассы с мочагин были отобраны лишь до 10—20 см из-за сезонной мерзлоты.

нозе за 100%, то в кустарничково-сфагновом 67% вещества сосредоточено в моховом покрове, мощность живой части которого условно принята равной 5 см, 30% приходится на кустарничково-травяной ярус и лишь 3% на древесный ярус. В осоково-вейниковом сообществе 50—60% наземной фитомассы дает доминант — вейник Лангдорфа. Преобладание живой подземной фитомассы над наземной характерно для болотных фитоценозов, что подчеркивается многими авторами [17—19].

Общий запас растительного вещества в кустарничково-сфагновом сообществе составляет 104 ÷ 35 т/га, в осоково-вейниковом несколько меньше — 100 ÷ 19 т/га. Запас надземного растительного вещества кустарничково-сфагнового биогеоценоза к концу вегетации достигает 10,0 ÷ 3,2 т/га, причем больше половины его приходится на живое растительное вещество (вечнозеленые кустарнички). Надземное растительное вещество осоково-вейникового биогеоценоза к концу сезона переходит в ветошь и его запас достигает 7,5 ÷ 0,5 т/га.

Надземная годовичная продукция кустарничково-сфагнового болота, создаваемая в основном кустарничками и мхами, оказалась в 1978 г. в несколько раз меньше, чем продукция осоково-вейникового, главным продуцентом которого был вейник Лангдорфа. Соответственно убыль органического вещества в результате разложения в течение этого сезона оказалась меньше в кустарничково-сфагновом биогеоценозе. Таким образом, интенсивность процессов продуцирования и разложения надземного растительного вещества значительно выше в осоково-вейниковых бо-

Таблица 5

Динамика запасов подземного растительного вещества осоково-вейникового болота (возд.-сух. вес, г/м²)

Фитомасса	Горизонт			
	0—10	10—20	20—30	0—30
<i>20/VIII 1977 г.</i>				
Мертвые корни и растительные остатки	3566	4138	3120	10 824
Живые корни	3176	636	264	4 076
Всего органического растительного вещества	6742	4774	3384	14 900
<i>17/VI 1978 г.</i>				
Мертвые корни и растительные остатки:	1531	2889	3943	8363 ÷ 2203
В том числе:				
крупные корни	469	312	113	893 ÷ 367
мелкие корни и остатки растений	1062	2577	3830	7470 ÷ 594
Живые корни:	1367	474	240	2080 ÷ 309
В том числе:				
крупные	471	102	34	607 ÷ 195
мелкие	896	372	206	1473 ÷ 37
Всего	2898	3363	4183	10443 ÷ 2052
<i>1/IX 1978 г.</i>				
Мертвые корни и растительные остатки:	1429	2475	3407	7311 ÷ 603
В том числе:				
крупные	393	291	106	790 ÷ 300
мелкие	1037	2185	3301	6523 ÷ 1650
Живые корни:	1288	482	203	1972 ÷ 345
В том числе:				
крупные	447	104	35	586 ÷ 180
мелкие	841	378	167	1386 ÷ 340
Всего	2718	2957	3609	9284 ÷ 1983

Таблица 6

Прирост, опад и убыль за счет разложения растительного вещества на болотах в течение вегетационного сезона 1978 г. (возд.-сух. вес, г/д²)

Фитомасса	Прирост	Опад	Убыль вещества за счет разложения
<i>Гетеротрофное кустарничково-сфагновое болото</i>			
Надземная:			
Древесный ярус	8	7	Не опр.
Кустарнички	60÷15	54÷18	16÷61
Травянистые	19÷4	19÷4	10÷9
Моховой ярус:	38÷7	27÷6	—
на подушках	26÷4	16÷4	—
в мочажинах	13÷3	9÷2	—
Всего надземной	125÷20	108÷20	—
Подземная:			
Корни кустарничков (подушки)	Не опр.	Не опр.	940÷400*
Корни травянистых (подушки)	Не опр.	Не опр.	16*
Сфагновый олес и торф (подушки)	—	—	2058÷1600
Всего подземной			3014÷2200*
Итого			3040*

Эвтрофное осоково-вейниковое болото

Надземная часть	560÷29	560÷29	370÷20
Подземная часть	Не опр.	Не опр.	1160*

* Величины убыли растительного вещества в результате разложения занижены на величину суммарного прироста.

лотных сообществах, гетеротрофные кустарничково-сфагновые сообщества отличаются заторможенностью этих процессов.

Нам не удалось получить величины продукции подземной фитомассы исследованных биогеоценозов, поэтому трудно судить о полной продукции болот и нельзя дать точную количественную оценку интенсивности процесса разложения. Однако запас живых и мертвых подземных органов к концу сезона снизился на кустарничково-сфагновом болоте примерно на 30 т/га (табл. 4) и в основном за счет разложения мхов, а на осоково-вейниковом на 11,6 т/га (табл. 5, 6) за счет уменьшения количества мертвых растительных остатков. Эти цифры включают величины не только разложения растительного вещества, но и его прироста, поэтому предполагаемые величины потерь растительного вещества за счет разложения должны быть значительно больше, что позволяет думать и о высокой продукции в подземной сфере.

При сравнении данных о запасах и продукции надземной фитомассы гетеротрофного кустарничково-сфагнового болота (см. табл. 4) с результатами исследований близких по составу растительности сосновых кустарничково-сфагновых олиготрофных болот Южной Карелии [5], оказывается, что последние имеют значительно больший запас фитомассы в древесном ярусе (7,7 т/га) и соответственно, большую продукцию (0,23), но меньший запас в кустарничково-травяном (0,6 и 0,2) и моховом (4,9 т/га) ярусах. Однако величина продукции кустарничково-травяного яруса болот Карелии очень близка к нашей (0,56 — кустарнички

и 0,2 т/га — травянистые). По запасам и продукции фитомассы травяных болот наши результаты наиболее близки к данным Шатохиной Н. Г. и Вагиной Т. А. [20], полученным для травяных осоково-светлухово-вейниковых болот Барабинской низменности (Западная Сибирь). Максимальный запас надземной фитомассы составил у них 2,9 т/га, т. е. меньше, чем на нашем осоково-вейниковом болоте (3,6), зато величины запаса живой подземной фитомассы (33) и общей подземной (143,6) превышают наши данные (20,8 и 104,4 т/га). Соответственно продукция надземной фитомассы дальневосточных эвтрофных осоково-вейниковых болот, судя даже по нашим данным, полученным в засушливые, т. е. неблагоприятные по экологическим условиям для болотной растительности, годы, несколько больше, чем продукция травяных болот Барабы, где она составляет до 4,7 т/га органического вещества. По величине надземной годичной продукции осоково-вейниковые болота Дальнего Востока ненамного уступают некосимой луговой степи европейской части СССР (5,6 т/га), изучавшейся на Курском стационаре [21].

Хабаровский комплексный
научно-исследовательский институт
ДВНЦ АН СССР

Поступила в редакцию
22/VI 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Храмов А. А., Валудский В. И. Лесные и болотные фитоценозы Восточного Васюганья. Новосибирск, Наука, 1977.
2. Пьявченко Н. И. Некоторые итоги стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в Западной Сибири.— В кн.: Взаимоотношения леса и болота. М., Наука, 1967.
3. Пьявченко Н. И. Об изучении болотных биогеоценозов.— В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л., Наука, 1972.
4. Елина Г. А., Кузнецов О. А. Биологическая продуктивность болот южной Карелии.— В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск, 1977.
5. Козловская Л. С., Медведева З. М., Пьявченко Н. И. Динамика органического вещества в процессе торфообразования. Л., Наука, 1978.
6. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М., Наука, 1965.
7. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. М., Наука, 1968.
8. Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. Новосибирск, 1971.
9. Пьявченко Н. И., Козловская Л. С. Изучение болотных биогеоценозов.— В кн.: Программы и методика биогеоценологических исследований. М., Наука, 1974.
10. Апучин П. П. Лесная таксация. М., Лесная промышленность, 1960.
11. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., Наука, 1967.
12. Дружинина Н. П. Фитомасса степных сообществ Юго-Восточного Забайкалья. Новосибирск, Наука, 1973.
13. Дымина Г. Д. Методика определения хозяйственной продуктивности травостоя в луговых сообществах по хозяйственным группам.— Бот. ж., 1976, 61, 1.
14. Плехинский Н. А. Биометрия. М., 1970.
15. Лакти Г. Ф. Биометрия. М., Высшая школа, 1973.
16. Титлянова А. А. Биологический круговорот в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука, 1977.
17. Андреяшкина И. И., Горчаковский П. Н. Продуктивность некоторых кустарничковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры.— Экология, 1972, № 3.
18. Титлянова А. А. Особенности функционирования растительных сообществ.— В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, т. II. Новосибирск, Наука, 1976.
19. Солоневич Н. Г. Структура и продуктивность некоторых болотных растительных сообществ.— Геоботаника, 1963, т. XV.

20. Шатохина Н. Г., Вагина Т. А. Чистая первичная продукция степных, луговых и болотных фитоценозов. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, т. II. Новосибирск, Наука, 1976.
21. Ресурсы биосферы (итоги советских исследований по МБП), вып. 1. Л., Наука, 1975.

Т. А. Коротева

SWAMP PHYTOCENOSES PRODUCTIVITY OF EVORON AREA

Productivity data of two most widespread types of swamp biogeocenoses in the south part of Evoron-Chuckchagirskaia lowland are adduced. Quantity estimation of increase, plant litter and losses of organic matter at the expense of decomposition during vegetative season is given. When revealing the phytomass dynamass dynamics it has been defined that eutrophic grassy swamps are distinguished by the greater intensity of producing processes and decomposition of organic matter than heterotrophic shrubby-sphagnous ones.

УДК 632.92

И. Г. КОЛОМПЕЦ

ПРИНЦИПЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭНТОМОФАГОВ В ИНТЕГРИРОВАННОЙ ЗАЩИТЕ ЛЕСОВ СИБИРИ*

Для лесного хозяйства Сибири характерно наличие на севере и в горных местностях труднодоступных таежных лесов. На юге Сибири создана крупная лесозаготовительная промышленность. Многие леса перестают быть источником древесины и приобретают общественное значение в охране вод, предотвращении эрозии, регенерации воздуха и используются как места отдыха. Ежегодно проводятся большие работы по лесовосстановлению и полезитному лесоразведению.

Неотъемлемое и необходимое направление развития лесного хозяйства Сибири, особенно Западной, — борьба с вредителями. На юге Западной Сибири систематически и локально, или периодически, иногда на больших площадях возникают очаги массового размножения вредных насекомых, сопровождающиеся усыханием темнохвойных (составленных елью, пихтой, сибирским кедром) и сосновых лесов. Лесное хозяйство до сих пор не ликвидировало последствий массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv.) в 1953—1957 гг., охватившего около 4,5 млн. га. Перманентные вспышки массового размножения дают сосновая пяденица (*Bupalus piniarius* L.), ивовая волнянка (*Leucoma salicis* L.), листовичная чехлоноска (*Coleophora sibirica* Falk.), рыжий сосновый пилильщик (*Neodiprion sertifer* Goffr.), звездчатый пилильщик-ткач (*Acantholyda posticalis* Mats.). В популяционных и государственных защитных лесных полосах размножается до 20 видов пилильщиков и чешуекрылых. На гарях, местах вырубок и в загазованных лесах вокруг крупных промышленных центров возникают очаги стволовых вредителей.

В культурах сосны, созданных вне естественного ареала этой древесной породы, повысилась численность большого елового лубоеда (*Dendroctonus micans* Kugel.). Если эти вспышки не контролировать, они нередко кончаются гибелью насаждений.

* Статья написана на основе доклада на советско-финляндском симпозиуме по биологическим принципам контроля вредителей леса, состоявшемся в г. Хельсинки 29/X — 5/XI 1979 г.

Интенсивное изучение биологии, экологии, хозяйственного значения вредных организмов, широкий ассортимент химических препаратов для борьбы с ними, совершенные технические средства обработки лесных насаждений, достоверные методы прогноза уже в настоящее время позволяют эффективно подавлять воздействие вредных насекомых до экономического неощутимого уровня. К сожалению, необходимость борьбы с вредителями не уменьшается. На карте Сибири леса, защищаемые химическими методами, имеют вид точек или небольших пятен. И все-таки загрязнение почвы, вод и продуктов урожая стойкими химическими препаратами, представляется весьма серьезным и нежелательным. При позднем обнаружении очагов массового размножения шелкопряда, если под рукой нет других средств против уже возникшей вспышки, осуществляется авиационно-химическая борьба. Однако необходима комбинированная защита леса, которая включает интеграцию биотических регулирующих процессов с техническими методами борьбы — химическими, физическими и агрикультурными. Одна из первоочередных и неотложных задач, которая решается в процессе разработки интегрированной защиты, — максимальное сокращение объемов использования пестицидов, замена их там, где это возможно, биологическими средствами.

Разумеется, что нельзя говорить об интеграции, если нечего интегрировать. Чтобы решить этот вопрос, потребовалось провести глубокие исследования по выяснению роли энтомофагов, ограничивающих численность популяций большого круга вредных насекомых нашей фауны: пилильщиков, бабочек и жуков. Можно выделить следующие стержневые вопросы исследования каждого вредителя: а) фауна энтомофагов; б) полезная и отрицательная деятельность каждого вида энтомофага; в) ценоотические взаимоотношения между энтомофагами и их хозяевами в различных растительных формациях; г) эффективность энтомофага, о чем приближенно судим по проценту заражения хозяина.

Наибольшее внимание у нас уделяется сибирскому шелкопряду. Шелкопряд распространен от Уральских гор до берегов Тихого океана. Он селится в одних и тех же стадиях, и очаги его распространения оказываются общими с сосновым шелкопрядом (*Dendrolimus pini* L.), непарным шелкопрядом (*Lymantria dispar* L.), античной волнянкой (*Orgyia antiqua* L.), желтогузкой (*Porthesia similis* Fuessl.) и другими вредителями. Состав энтомофагов названных дендрофильных насекомых оказался близким, и следовательно, изучение паразитов и хищников сибирского шелкопряда во многом определяет возможности решения проблемы интегрированной борьбы с вредителями вообще.

Среди обследованных дендрофильных насекомых оказались виды двух типов — одни с малоэффективным, неинтегрируемым комплексом энтомофагов из класса насекомых (*Dendroctonus micans* Kugel., *Coleophora sibirica* Falk., *Dasyneura laricis* Loew.), другие вредители имеют богатый по видовому составу комплекс естественных врагов, эффективный по крайней мере на спаде градационной кривой (*Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv., *D. pini* L., *Bupalus piniarius* L. и др.). Между этими двумя крайними видами имеется переходный тип, у которого основным биотическим регулятором численности популяции вредителя являются вирусы и спороносные бактерии (непарный шелкопряд, рыжий сосновый пилильщик, сумеречная дымчатая пяденица (*Boarmia crepuscularia pallidaria* Kugel.) и др.). В одних случаях на численность популяции вредителя решающее давление оказывают паразиты куколок, в других — паразиты гусениц или яиц. Из последней группы энтомофагов — паразитов яиц — исключительно интересен сцеленид *Telenomus tetratomus* Thoms. (= *T. gracilis* Mayr).

В биологии этого перепончатокрылого насекомого обнаружено много нового и важного для интеграции с химическим методом. По нашим исследованиям, теленомус зимует в лесной подстилке в фазе имаго. После

освобождения почвы от снега самки паразита выходят из мест зимовки и ведут открытый образ жизни. Самцы в ранневесенний период не обнаружены. В Сибири тленомус заражает яйца *Dendrolimus pini* L., *Dasychira abietis* Schiff., *Orgyia antiqua* L., *Deporaus betulae* L., но основным его хозяином является сибирский шелкопряд.

Бегая или совершая короткие перелеты, тленомус заполняет хвойные и лиственные леса, поляны, огороды, пойменные луга. В июле, во время появления бабочек сибирского шелкопряда, тленомус накапливается в местах наибольшей численности куколок вредителя. Как только у бабочек начинается брачный период, паразиты переползают к ним под крылья, забравшись в длинные густые волоски на груди. Иногда на еще мокрой, не расправившей крылья бабочке можно собрать до 40 самок тленомуса.

Благодаря явлению форезии (перелет на бабочках) паразиты оказываются на месте откладки яиц и тут же заселяют их. При отсутствии яиц для заражения самки тленомуса живут 5—6 мес.

В яйцах шелкопряда, зараженных тленомусом, развиваются хальциды *Pachyneuron solitarius* (Rtzb.) и *Eutelus matsukemushii* (Mats.). Пахинеурон местами сильно ограничивает размножение тленомуса. Авиационно-химическая борьба с применением ДДТ и ГХЦГ отрицательно сказывается на численности популяции тленомуса, однако полного истребления паразита не наблюдалось. Вследствие форезии зараженность яиц шелкопряда в местах, обработанных пестицидами, и на соседних участках леса оказывается примерно одинаковой.

Разработка вопросов, связанных с выживанием важнейших вредителей леса, их зональных и типологических особенностей, изучение причин, стимулирующих или ограничивающих их размножение, позволили отличить массовое размножение вредителей от временных подъемов численности, учесть атакующую силу вредителя на лес и давление, которое оказывают на него естественные враги. Тщательное взвешивание данных такой сложной и меняющейся ситуации позволяет отменить или сократить запланированные операции по борьбе с вредителем. Пример такого прогнозирования — сокращение размеров химически обрабатываемых площадей в Западной Сибири, зараженных в повторную вспышку сибирским шелкопрядом (от 100 тыс. до 4 тыс. га) и сосновой пяденицей (от 600 тыс. до 190 тыс. га), вследствие размножения паразита яиц *Telenomus tetratomus* Thoms. и тахины *Carcelia pollinosa* Mesn., а также некоторых других вредителей небольшого экономического значения.

В таежных, труднодоступных лесах естественного происхождения, где нет возможности осуществлять лесоводственный контроль за выращиванием леса, химические обработки очагов размножения вредителей обычно не повторяются. В полезащитных лесных полосах, лесных культурах и естественных насаждениях особого общественного назначения, если выявляется тенденция к размножению вредителей и на биологические агенты регуляции нельзя полагаться, приходится прибегать к повторным обработкам одних и тех же участков леса микробными или, для гарантии защиты леса, химическими препаратами.

В этом случае придается большое значение правильному выбору времени применения инсектицидов для уменьшения их вредных действий на естественных врагов. На основе глубоких знаний их биологии удается выбрать такой срок применения инсектицидов, когда главные энтомофаги временно отсутствуют в непосредственных обитаниях вредителя. Так, в очагах монашенки (*Lymantria monacha* L.), если нельзя обойтись без инсектицидов, борьбу следует вести в период выхода гусениц с мест зимовки, пока ее естественные враги еще находятся в лесной подстилке. Химическую борьбу с рыжим сосновым пилильщиком (паразиты яиц этого вредителя в Сибири чрезвычайно редки и не играют регулирующей роли) целесообразно проектировать против ранних личиночных стадий.

Важным шагом к уменьшению нежелательного воздействия инсектицидов на энтомофагов является прицельная обработка скоплений вредителя. Эта инсектицидная программа может осуществляться, по-видимому, относительно небольшого круга вредителей.

На юге Сибири серьезным вредителем лесов является непарный шелкопряд (*Lymantria dispar* L.). Вспышки его массового размножения повторяются через 8—10 лет и сопровождаются оголением или усыханием деревьев. В отличие от равнинных лесов, в горах Алтая и Саян подавляющее большинство кладок яиц вредителя встречается не в нижней части ствола дерева, а в щелях на скалах гребней и верхних склонов гор. Иногда встречаются скопления яиц площадью до 2 кв. м. Весной, после того как скалы южного и западного склонов гор освободятся от снега, возникают условия для выплода гусениц. Такие места при лесопатологическом обследовании регистрируют на плане лесных насаждений.

Вместо обычного сплошного авиационного опыливания насаждений ведут выборочную борьбу на островах выплода. Пока гусеницы находятся в «зеркальцах», они образуют густые тента из паутины. По шелковисто-серебристому отливу пилоты вертолетов без специальной сигнализации отыскивают «зеркала» и опыливают их инсектицидами. Площадь химического опыливания сокращается примерно в 10 раз и не затрагивает лесные экосистемы.

В очагах размножения ночных чешуекрылых, много которых реагируют на ультрафиолетовый свет (непарный шелкопряд, монашенка, ивовая волнянка), для более точного учета численности вредных видов применяют источники излучения и частичного истребления имаго.

Для сбора, хранения и обработки информации о вредителях леса, ее интерпретации и принятия решений создана информационно-поисковая система «Тайга» на базе электронно-вычислительной машины. Система приспособлена анализировать поистине безграничное количество ситуаций, выраженных в количественных оценках состояния повреждаемых насаждений, уровня численности популяции вредителя и уровня численности организмов, оказывающих регулирующее действие.

Реализация на практике принципов интегрированной защиты леса представляет сложную и трудную задачу. Она требует глубокой научной разработки экологических основ регуляции численности вредных насекомых — детального анализа отношений хозяин — паразит и практических приемов их количественной оценки. Она предъявляет высокие требования также к уровню профессиональной подготовки практических работников и затрагивает организацию всей службы защиты леса.

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

Поступила в редакцию
12/XII 1979

N. G. Kolomietz

THE PRINCIPLES OF USE OF ENTOMOPHAGOUS INSECTS IN INTEGRATED FOREST PROTECTION IN SIBERIA

Outbreaks of pests occur periodically in the South of Siberia. In case of late detection of the outbreak it is necessary to conduct aerial-chemical control. In spite of the fact that on the map of Siberia forests, protected by chemical treatment look like dots or small spots, contamination of soils and water by persistent chemicals is too grave and undesirable. In this connection, combined forest protection, which include integration of biological regulatory processes with the technical methods of control is of great necessity. On the base of computer the information-searching system was created for the collection, storage and treatment of the data on forest pests, its interpretation and making decision.

Н. М. МАХОВА, М. П. РАКШАННА

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ГРИБЫ СЕМ. ENTOMOPHTHORACEAE,
ВЫДЕЛЕННЫЕ ИЗ ТЛЕЙ *ACURTHOSIPHON PISUM* HARR.
И *RHOPALOSIPHUM PADI* L.

Эпизоотии энтомофтороза являются важным фактором регуляции численности популяций вредителей. В настоящее время представляется необходимым изучение их роли в разных климатических зонах с целью определения возможности прогнозирования размножения фитофагов.

Учитывая важность энтомофторовых грибов как агентов микробиологической борьбы, в 1977—1978 гг. было предпринято обследование природных популяций тлей с целью выявления уровня зараженности энтомофторовыми грибами и изучения видового состава возбудителей заболеваний. Обследования проводились на экспериментальных посевах зерновых и зерно-бобовых культур Института кормов и Института растениеводства и селекции СО ВАСХНИЛ, находящихся на территории Новосибирского района Новосибирской области.

В смешанной популяции тлей *Acyrtosiphon pisum* Harr. и *Rhopalosiphum padi* L., заселявших кормовой горох, зарегистрирована эпизоотия энтомофтороза, вызванная паразитическим грибом *Entomophthora aphidis* Hoff. из сем. Entomophthoraceae.

В другой популяции гороховой тли *Acyrtosiphon pisum* Harr. на селекционном горохе обнаружена высокая зараженность тлей тремя видами энтомофторовых грибов. 80% сбора тлей, собранных с этого участка, было заражено вторым штаммом гриба *Entomophthora aphidis* Hoff. Гибель остальных 20% тлей в образцах обусловлена *Entomophthora pyriformis* Th. и *E. obscura* Hall a. Dunn. В результате развившихся эпизоотий энтомофтороза высокая численность тлей на наблюдаемых участках в короткий срок упала до единичных особей.

Возбудителей заболевания энтомофтороза удалось выделить в чистую культуру.

МЕТОДИКА ВЫДЕЛЕНИЯ В ЧИСТУЮ КУЛЬТУРУ

Выделение в чистую культуру производили на яичном желтке, который признан наиболее пригодной питательной средой для энтомофторовых грибов [1]. Кроме того, испытаны среды из экстракта гороха, простерилизованного в автоклаве при 0,5 атм 30 мин, и экстракта из гороховой тли, пропущенного через бактериальный фильтр, а также среда Грейса для культуры ткани.

Коагуляцию яичного желтка проводили в автоклаве текучим паром в течение 5—7 мин [2]. Для получения чистой культуры отбирали хорошо спорулирующие особи, раскладывали их на крышки маленьких чашек Петри над питательной средой. Чашки ставили на столик со стеклянной поверхностью, снизу устанавливали источник света для использования положительного фототропизма конидий. Выдерживание спорулирующих особей над питательной средой варьировало от 5 до 24 ч. Затем крышки с насекомыми заменяли другими, стерильными.

После разрастания первичных колоний гриба их пересеивали на агаровые среды — сусло-агар, мальтозный и глюкозный агар Сабуро.



Рис. 1. Конидии *Entomophthora aphidis* Hoff.

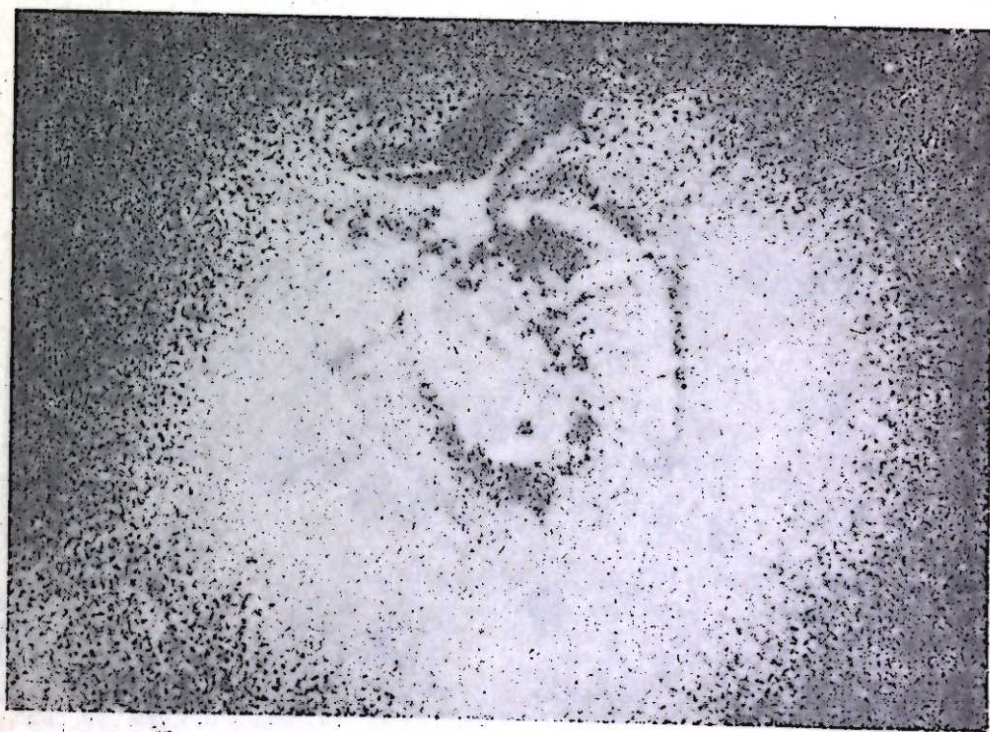


Рис. 2. Орел из конидий *Entomophthora aphidis*.

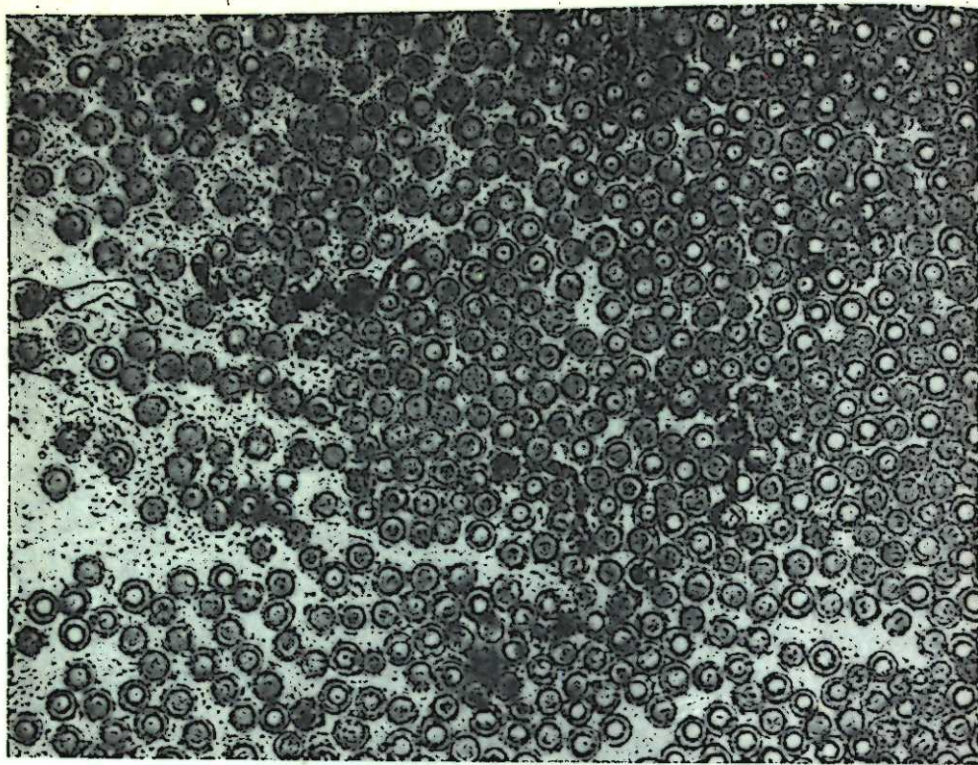


Рис. 3. Покоящиеся споры *Entomophthora pyriformis* Th.

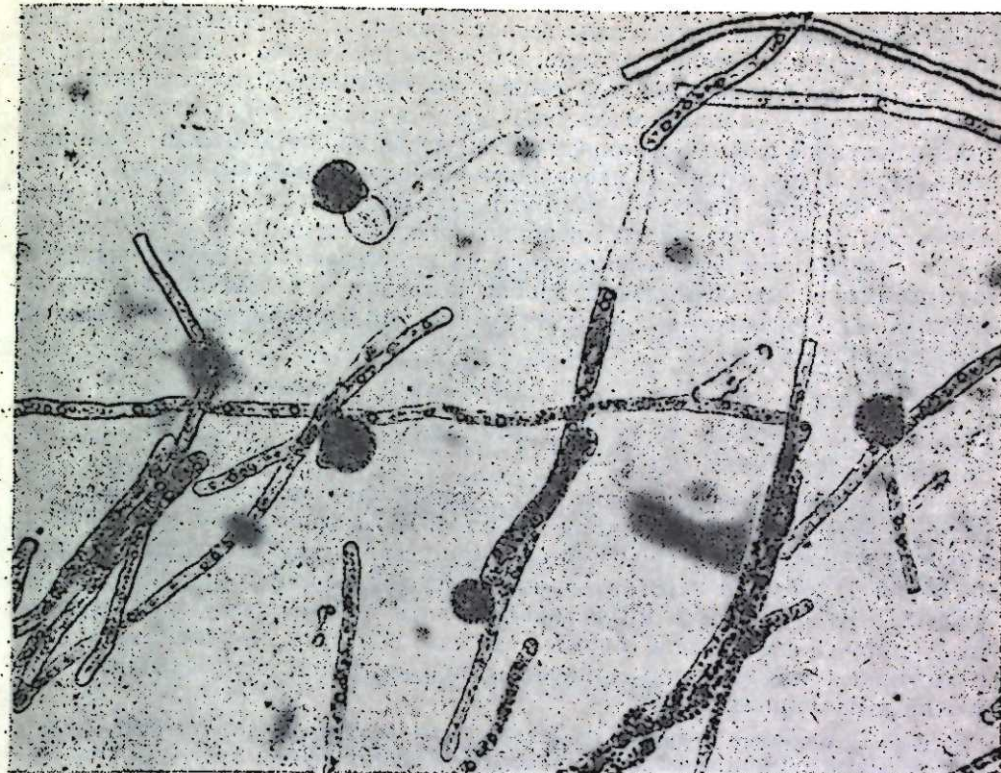


Рис. 5. Конидии и гифальные тела *E. obscura* Hall a. Dunn.

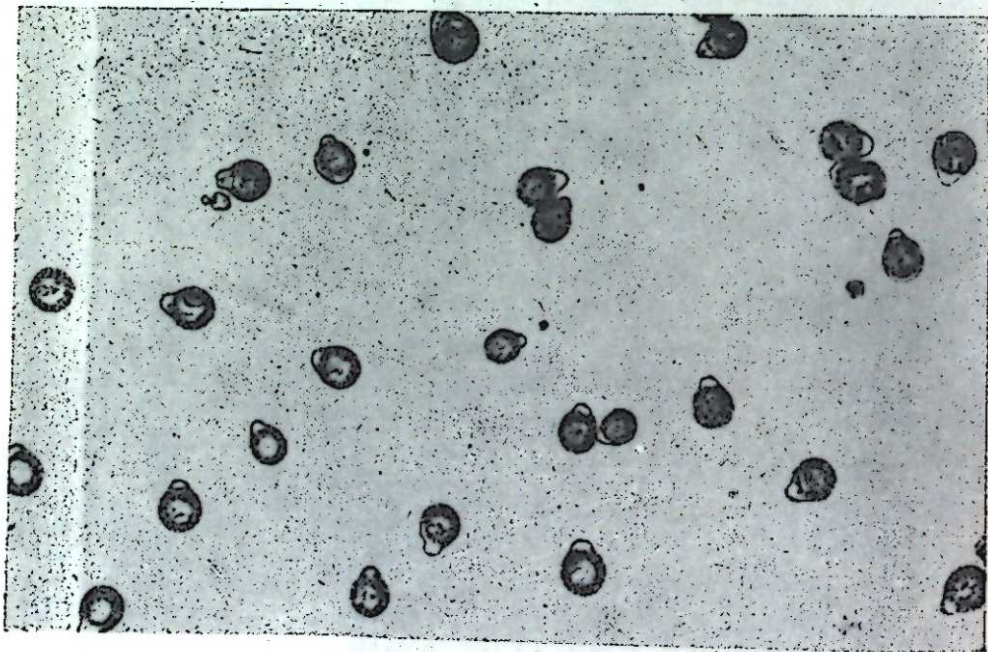


Рис. 4. Конидии *Entomophthora pyriformis* Th.

РЕЗУЛЬТАТ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально гриб *E. aphidis* Hoff., вызвавший эпизоотию в смешанной популяции тлей, был выделен на среде Грейса, но при пересевах его не удалось сохранить. В дальнейшем жизнеспособные чистые культуры обоих штаммов *E. aphidis* были получены на яичном желтке. Виды энтомофторовых грибов, встречающиеся на тлях зернобобовых культур, распадаются на две группы, которые четко различаются по симптомам заболевания и микроскопической картине [3]. Одним из основных таксономических признаков первой группы является наличие ризондов, выходящих через брюшко и крепящихся насекомое-хозяина после гибели к субстрату. К этой группе относится *E. aphidis* Hoff. Конидии этого вида овально-эллиптические, их средний размер 11×25 мкм (рис. 1). Ореол из конидий вокруг трупов тлей очень плотный, яркий (рис. 2). Покоящихся спор не обнаружено ни в культуре, ни в насекомых. Скорость роста *E. aphidis* на всех питательных средах очень низкая.

Два других возбудителя заболевания *E. pyriformis* Th. и *E. obscura* Hall a. Dunn. также были выделены в чистую культуру на яичном желтке. Они относятся ко второй группе энтомофторовых грибов, у которых ризонды отсутствуют, а погибшее насекомое крепится к субстрату хоботком.

Вид *E. pyriformis* Th. ранее был зарегистрирован на тле *Rhopalosiphum insertum* во Франции [4], а *E. obscura* Hall a. Dunn. на тле *Therioaphis maculata* в Америке [5]. На территории Советского Союза они зарегистрированы впервые.

E. pyriformis хорошо растет на всех исследованных средах и образует все стадии развития. В культуре образуются многочисленные покоящиеся споры, средний размер которых 15×21 мкм (рис. 3). Конидии

грушевидной формы с сосочком имеют размер $15 - 25 \times 12 - 25$ мкм (рис. 4). Гифальные тела короткие, в поперечнике около 5 мкм.

E. obscura также дает все стадии развития на искусственных средах. Мицелий *E. obscura* массивный, ценогический, образует гифальные тела различной формы, в поперечнике достигающие 20 мкм. Конидии этого вида сферические с небольшим сосочком, средний размер $37,5 - 45 \times 35 - 50$ мкм (рис. 5). Диаметр покоящихся спор $55 - 60$ мкм. *E. obscura* в культуре растет медленно, в первые дни после посева интенсивно спорулирует. Культивирование на искусственных средах выделенных штаммов энтомофторовых грибов позволит в дальнейшем детально изучить как морфологические особенности, так и биологические свойства этих видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения видового состава паразитических грибов, вызвавших эпизоотии в популяциях тлей в 1978 г., выделены в чистую культуру три вида грибов сем. Entomophthoraceae, два из которых *E. pyriformis* и *E. obscura* зарегистрированы на территории Советского Союза впервые. Эти два вида могут представлять интерес для использования их в микробиологической борьбе, так как образуют покоящиеся споры, являющиеся инфекционным началом при создании искусственных эпизоотий в популяциях тлей.

Авторы приносят глубокую благодарность Э. Г. Ворониной за оказание квалифицированной помощи при идентификации выделенных грибов.

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

Поступила в редакцию
28/V 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Müller-Kögler E. Zur Isolierung und Kultur Insecten pathogenes Entomophthoraceae. — Entomophaga, 1959, IX, 3.
2. Воронина Э. Г. Выделение, культивирование и хранение энтомофторовых грибов. — Тр. ВИЗР, 1975, т. 42.
3. Воронина Э. Г. Исследование по энтомофторозам тлей. — В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 2, Л., 1976.
4. Thozion G. *E. pyriformis* sp. n. Entomophthora le parasite de puceron. — Entomophaga, 1967, 12, 3.
5. Zimmermann G. Zur Biologie, Untersuchungs methodik und Bestimmung von Entomophthoraceae an Blattläusen. — Zeitschrift angewandte Entomologie, 1978, 85.

N. M. Machova, M. C. Rakshaina

PARASITIC FUNGI FAM. ENTOMOPHTHORACEAE ISOLATED FROM APHIDS. *ACYRTHOSIPHON PISUM* HARR. AND *RHOPALOSIPHUM PADI* L.

Species composition of entomophthoroses infectors in populations aphids of *Acyrtosiphon pisum* Harr. and *Rhopalosiphum padi* L. have been studied. Three species of Genus Entomophthora have been isolated. Two of them have been first registred in the USSR.

Р. Д. САНЖИМИТУПОВА, Т. К. КАЛЬВИН

ВЛИЯНИЕ ИСТОЧНИКОВ УГЛЕРОДА И АЗОТА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ МИКОЗОВ ОБЛЕПИХОВОЙ МОЛИ

(*Gelechia hippophaella* Schrk.)

Рост, спорообразование и биологическая активность энтомопатогенных грибов зависят от источников питания [1—15]. Литературные данные по этому вопросу немногочисленны и, в связи с внутривидовой гетерогенностью возбудителей микозов, несколько противоречивы [9, 12, 16—18]. Кроме того, исследователи использовали разные источники питания, поэтому их данные трудно сравнить.

Цель настоящего исследования — изучение влияния различных источников углерода и азота на рост и развитие *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. и *Paecllomeces fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith, выделенных нами из облепиховой моли в очаге ее массового размножения [19].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опытах использованы четыре изолята *B. bassiana* из различных морфологических групп [19] и один изолят *P. fumoso-roseus*. Грибы культивировали на жидкой среде Чапека с применением различных источников углеродного и азотного питания в количествах, эквивалентных по углероду (10 г) и азоту (0,425 г) [20].

В качестве источников углерода испытаны моносахариды (арабиноза, рибоза, ксилоза, глюкоза, фруктоза, галактоза, рамноза), дисахариды (лактоза, мальтоза, сахароза), трисахариды (рафиноза), полисахариды (крахмал, целлюлоза), спирты (дульцит, маннит, глицерин) и органические кислоты (уксусная, молочная, лимонная). Контролем служила среда Чапека без источника углерода.

В качестве источников азота испытывали нитратные и аммонийные соли (натрий, калий и аммоний азотнокислые, аммоний сернокислый и хлористый), а также органические соединения (пептон, мочевины, аминокислоты). Из аминокислот использовали моноаминомонокарбоновые (DL-аланин, DL-валин, DL-серин, DL-лейцин), диаминомонокарбоновые L-аргинин, L-лизин), моноаминодикарбоновые (L-аспарагин, L-глутаминовая кислота), гомоциклические (L-пролин) и гетероциклические (L-гистидин, L-цистеин, DL-триптофан). Контролем служила среда Чапека без источника азота.

Кислотность среды доводили после автоклавирования до pH 6,0 1 н. раствором едкого натра или соляной кислоты. Культуры выращивали в стационарных условиях в колбах объемом 100 мл, содержащих 30 мл жидкой среды, при температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$ в течение 14 сут. В качестве инокулюма использовали суспензию проросших спор двухнедельных культур, выращенных на картофельном агаре с глюкозой. В каждую колбу вносили 0,1 мл водной суспензии спор с титром 5—10 млн/мл. Повторность опытов четырехкратная. Три из них использовали для определения веса биомассы, одну — для определения интенсивности спороношения.

Для определения сухой биомассы грибные пленки отфильтровывали через фильтр Зейца с помощью вакуум-насоса, трижды промывали теплой дистиллированной водой, сушили до постоянного веса (12 ч при температуре 60° , затем при температуре 103°C) и взвешивали.

Интенсивность спорообразования определяли с помощью камеры Горьева (суспензию готовили путем встряхивания 1 см² грибной пленки в дистиллированной воде с добавлением твина-80. Полученные данные статистически обработаны. О достоверности разницы между вариантами судили по критерию Стьюдента на 95%-ном уровне значимости [21].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали, что штаммы *B. bassiana* растут и развиваются на большинстве испытанных источников углерода, однако интенсивность роста и спорообразования изолятов при этом далеко неодинаковы (табл. 1). Максимальное накопление биомассы (202,9—314,3 мг) всеми штаммами наблюдалось на среде с мальтозой. Сравнительно хороший рост изолятов отмечен на средах с сахарозой, глюкозой, фруктозой и маннитом. Гораздо менее благоприятны глицерин, крахмал, ксилоза, рибоза, галактоза, рафиноза. Слабый до скудного рост наблюдается на средах с лактозой, дульцитом, арабинозой, лимонной и молочной кислотами. Исследованные штаммы не усваивают рамнозу, целлюлозу и уксусную кислоту.

Интенсивность спорообразования изолятов *B. bassiana* также различна в зависимости от источника углерода. Кроме того, наблюдаются штаммовые различия в отношении одного и того же источника, которые не отмечены при вегетативном росте. Так, например, наиболее интенсивное спороношение в зависимости от штамма отмечено на ксилозе, мальтозе и рибозе (титр соответственно 20; 6,8; 35 и 71 млн. спор/мл). Сравнительно хорошее спорообразование наблюдается на глюкозе, сахарозе, фруктозе, ксилозе, галактозе, крахмале и глицерине (в зависимости от штамма). Скудно споронсит большая часть штаммов на средах с молочной кислотой и рафинозой. Наиболее интенсивным спорообразованием на всех источниках углерода, где отмечен рост, отличается штамм 1—36.

При сравнении интенсивности роста и спорообразования изолятов *B. bassiana* на одних и тех же источниках углерода выявлено отсутствие корреляции между накоплением биомассы и спорообразованием. Так, у всех изолятов *B. bassiana* наибольшее накопление биомассы отмечено на среде с мальтозой, тогда как самый высокий титр спор на этом сахаре зафиксирован лишь у одного штамма (11—1). Для репродукции остальных штаммов гриба более благоприятны другие источники углерода (кислота, глицерин, рибоза).

Максимальное накопление биомассы грибом *P. fumoso-roseus* отмечено на мальтозе и глюкозе (соответственно 314,3 и 309,8 мг), наименьшее (2,2) мг — на арабинозе. Значительную биомассу патоген накапливает на средах с фруктозой, сахарозой, маннитом, очень слабо растет на галактозе, лактозе, дульците и молочной кислоте.

Наиболее интенсивное спорообразование у *P. fumoso-roseus* наблюдается на рибозе, крахмале и глюкозе. На остальных источниках углерода гриб имеет скудное спороношение. У него так же, как и у *B. bassiana*, отсутствует коррелятивная зависимость между вегетативным ростом и спорообразованием. Так, например, на мальтозе происходит максимальное накопление биомассы, а интенсивность спорообразования невысока. На среде же с рибозой наблюдается слабый вегетативный рост, но максимальное спороношение.

Как показали результаты исследований, испытанные штаммы *B. bassiana* способны использовать как органические, так и неорганические формы азота, однако рост и спорообразование гриба на различных источниках неодинаковы (табл. 2). Вегетативный рост наблюдается на всех испытанных источниках азота. Все изоляты хорошо растут на аминокислотах (кроме L-цистеина), пептоне, нитратах, хуже — на аммонийных солях. Максимальное накопление биомассы в зависимости от штамма

Таблица 1

Влияние источников углеродов на рост и спорообразование штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*

Источник углерода	Штаммы <i>B. bassiana</i>						<i>P. fumoso-roseus</i>					
	1		11		11-1		1-36		1-26			
	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т
Моносахариды	Арабиноза	40,1±0,3	4,0	10,2±0,9	2,8	11,3±0,7	4,5	10,3±0,3	28	2,2±0,2	2,9	
	Ксилоза	35,5±0,4	20	39,7±0,4	5,8	56,3±2,4	3,9	38,2±0,6	48	45,2±1,5	3,5	
	Рибоза	35,5±1,2	4,6	57,8±1,5	3,8	49,8±0,9	3,4	20,3±0,7	71	83,4±1,8	9,0	
	Глюкоза	131,9±2,3	10	128,6±2,4	5,0	163,6±1,1	2,3	146,1±1,5	44	309,8±5,2	6,9	
	Фруктоза	123,2±1,4	5,7	105,1±1,3	5,0	162,6±4,5	2,6	107,8±4,1	12	262,8±6,3	3,2	
	Галактоза	36,7±1,0	2,6	45,7±2,4	1,5	43,5±2,2	6,5	34,4±0,7	42	10,0±0,7	—	
Рамноза	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Дисахариды	Сахароза	172,9±2,2	6,7	163,3±2,9	3,8	218,5±3,3	2,4	231,4±2,9	16	201,3±2,9	2,9	
	Лактоза	22,9±0,1	4,9	18,0±0,3	2,0	23,0±1,2	3,6	27,9±1,6	7,5	6,8±0,1	1,4	
	Мальтоза	301,9±2,8	1,5	202,9±1,8	2,0	277,9±4,1	3,5	274,6±2,0	25	314,3±6,9	2,6	
Трисахариды	Рафиноза	46,5±1,6	1,1	40,0±1,3	2,1	43,8±1,3	0,8	41,7±1,5	3,6	119±2,4	1,2	
	Крахмал	55,6±2,6	2,9	60,3±1,7	5,8	91,6±1,8	8,0	82,5±0,9	6,8	120,6±4,6	7,8	
Целлюлоза	Целлюлоза	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Дульцит	27,6±1,3	5,0	21,4±1,5	2,8	24,0±2,6	3,2	15,9±0,8	17	28,3±0,3	2,6	
	Маннит	157,9±4,3	3,8	117,8±2,9	1,8	106,6±1,6	2,1	105,7±0,4	21	170,3±2,9	4,0	
Спирты	Глицерин	81,8±2,3	5,6	76,1±1,3	6,8	95,6±1,6	5,0	92,3±1,2	33	120,6±1,5	2,6	
	Уксусная кислота	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Органические кислоты	Лимонная	10,6±1,2	1,2	12,6±0,6	2,2	12,0±1,1	1,1	20,7±0,8	29	113,3±3,7	2,8	
	Молочная	10,0±1,0	0,7	12,3±1,2	0,7	16,3±0,6	2,0	12,8±1,0	20	27,8±2,7	1,2	
	Уксусная	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Контроль (без углерода)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Примечание. Б — биомасса, мг; Т — титр, млн. спор/мл.

Влияние источников азота на рост и спорообразование штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*

Источник азота	Штаммы <i>B. bassiana</i>										<i>P. fumoso-roseus</i>	
	I		II		III-1		I-36		I-26		Б	Т
	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т	Б	Т		
Неорганический азот												
Азотнокислый натрий	131,9±2,0	10	128,6±2,4	5,0	163,7±1,8	2,3	146,1±1,5	14	309,9±5,2	6,9		
Азотнокислый калий	165,9±0,3	4,9	169,4±4,1	1,8	109,9±3,3	2,5	115,2±1,7	4,2	172,1±3,5	1,0		
Азотнокислый аммоний	156,4±3,4	1,3	167,7±5,2	6,4	205,5±3,5	3,6	103,3±2,2	2,3	54,5±3,5	2,1		
Серникоислый аммоний	96,2±3,1	1,3	96,2±2,4	1,0	96,2±1,4	1,4	65,4±2,0	4,0	151,8±4,4	1,0		
Хлористый аммоний	54,0±0,9	1,6	65,9±1,9	2,2	83,4±4,2	1,4	57,4±1,9	5,7	151,9±4,9	1,1		
Органический азот												
Мочевина	79,3±3,3	1,5	74,4±2,2	3,7	89,3±0,2	1,0	65,9±1,3	5,6	121,0±3,5	1,3		
Пептон	118,4±1,6	2,6	115,8±2,2	2,0	163,0±4,0	1,4	103,6±0,9	6,0	76,4±2,1	1,8		
Аминокислоты												
Моноаминомонокислоты												
DL-аланин	158,1±1,8	5,4	153,5±1,6	2,0	182,0±1,7	2,0	175,6±1,8	3,0	145,5±2,2	2,0		
DL-валин	109,7±1,5	2,7	107,7±0,5	2,9	125,8±2,8	1,8	102,9±1,5	11	94,4±1,8	1,8		
DL-серин	151,2±0,5	3,4	134,3±1,8	1,7	182,2±1,3	3,1	145,5±1,8	4,8	152,8±1,6	1,6		
DL-лейцин	206,1±1,2	4,0	231,9±2,2	5,4	177,6±2,6	2,4	150,0±0,9	4,8	236,9±2,2	2,8		
Диаминомонокислоты												
L-аргинин	223,4±1,6	6,8	184,3±1,8	9,8	221,0±1,0	6,6	192,3±2,2	38	314,5±0,6	8,4		
L-лизин	183,4±2,7	1,8	193,4±1,5	3,6	163,7±9,1	0,8	130,3±2,5	19	160,4±2,0	1,2		
Моноаминодикарбоновые												
L-аспарагин	166,3±1,3	2,3	169,1±2,4	1,4	166,8±2,5	2,5	172,0±2,2	6,0	196,8±2,0	0,9		
L-глутаминовая кислота	198,4±1,5	9,6	172,5±0,9	3,5	176,8±0,8	3,4	203,3±2,9	5,8	390,2±0,6	2,8		
Голоциклические												
L-пролин	127,6±2,0	3,6	109,7±1,9	1,8	129,3±1,8	1,4	123,2±1,8	4,4	170,5±2,2	2,4		
Гетероциклические												
L-гистидин	210,2±2,1	3,1	238,7±0,8	2,8	263,7±1,2	1,9	255,8±0,8	5,8	325,5±2,1	4,4		
L-цистеин	76,4±0,9	—	91,9±0,6	—	85,6±1,3	—	84,8±1,2	—	126,5±2,0	—		
DL-триптофан	215,9±0,6	2,4	197,0±1,9	3,3	163,3±1,6	1,5	164,5±1,2	5,7	64,8±2,6	2,0		
Контроль (без азота)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1.

отмечено на L-гистидине и L-аргине (выход биомассы составил 223,4—263,7 мг).

При спорообразовании *B. bassiana*, так же как и при вегетативном росте, наблюдаются штаммовые различия в отношении к источникам азота. Наиболее интенсивное спорообразование в зависимости от штамма отмечено на азотнокислом натрии, L-глутаминовой кислоте и L-аргине. Благоприятными источниками азота для споруляции изолятов являются L-аргинин, L-глутаминовая кислота, DL-лейцин, DL-триптофан, L-лизин, азотнокислые аммоний и натрий. Штаммы гриба скудно спороносили на аммонийных солях, мочеvine и пептоне, не спороносили на цистеине. На всех источниках азота наиболее интенсивным спорообразованием отличался штамм 1—36.

Максимальное накопление биомассы *P. fumoso-roseus* (390,5 мг) отмечено на среде с L-глутаминовой кислотой, наименьшее (54,5 мг) — на азотнокислом аммонии. Хороший рост гриба наблюдается на L-гистидине, L-аргине, DL-лейцине и азотнокислом натрии, слабый — на DL-валине, DL-триптофане и пептоне.

Наиболее высокий титр спор у *P. fumoso-roseus* получен на L-аргине, наименьший — на L-аспарагине. Благоприятны для спорообразования среды с азотнокислым натрием и L-гистидином. На остальных источниках азота гриб спороносит слабо, на L-цистеине спорообразование отсутствует.

Коррелятивной зависимости между накоплением биомассы и спорообразованием *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* на различных источниках азота не отмечено.

Полученные данные свидетельствуют о широкой специализации *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* по отношению к источникам питания. Рост и развитие этих патогенов наблюдается на 16 из 19 испытанных источников углерода и на всех (19) использованных источниках азота (не образуется спор лишь на среде с L-цистеином). Однако не все источники питания равноценны как для вегетативного роста, так и для спорообразования грибов. Кроме того, как указывалось выше, наблюдается штаммовое различие по отношению к источникам питания. Это можно объяснить тем, что энтомопатогенные грибы, относящиеся к факультативным паразитам, представлены более или менее специализированными формами в отношении к хозяину и обладают различной способностью использования питательных веществ [16]. Это должно учитываться при массовом культивировании энтомопатогенных грибов, используемых для регуляции численности вредных насекомых.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее благоприятными источниками углерода для вегетативного роста *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* являются мальтоза, глюкоза, фруктоза, сахароза, для спорообразования *B. bassiana* (в зависимости от штамма) ксилроза, глицерин, мальтоза, рибоза, для *P. fumoso-roseus* — рибоза и крахмал.

2. Возбудители микозов облепиховой моли проявляют внутривидовую гетерогенность в отношении к источникам азота. Максимальное количество биомассы в зависимости от штамма накапливается на средах, содержащих L-гистидин, L-аргинин, DL-лейцин, DL-триптофан, L-глутаминовую кислоту, наиболее интенсивное спорообразование — на средах с азотнокислым натрием, L-глутаминовой кислотой, L-аргине, L-гистидином.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/1 1980

1. Велицкая И. С. Влияние условий выращивания на патогенные свойства гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. Автореф. канд. дис. Л., 1967.
2. Андреев Г. К., Огарков Б. Н. Влияние источников питания на токсичность возбудителей белой мускардины.— В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве, вып. 1, Иркутск, 1973.
3. Ключко М. Д. Углеродное и азотное питание возбудителя микоза картофельной коровки *Beauveria tenella*.— Микология и фитопатология, 1973, 7, вып. 1.
4. Огаркова Г. Р., Огарков Б. Н. Биологические особенности энтомопатогенного гриба *Pacillomyces* n. sp.— В кн.: Использование микроорганизмов для борьбы..., вып. 1.
5. Тюльпанова В. А., Тюльпанов В. Г. Местные штаммы грибов и перспективы их использования для борьбы с вредными насекомыми.— В кн.: Биология гетеротрофных микроорганизмов. Красноярск, 1971.
6. Тюльпанова В. А., Тюльпанов В. Г. Саянский штамм *Pacillomyces farinosus* и перспективы его использования для защиты растений.— В кн.: Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов. Хабаровск, 1976.
7. Гораль В. М. Влияние разных доз азота и углерода на утрату и вирулентность глибинных конидий гриба *Boveria*.— Захист рослин, Київ, 1974, вып. 20.
8. Гораль В. М. Влияние разных источников питания на развитие и энтомопатогенную активность мускардиновых грибов.— Тр. IV съезда микробиологов Украины, 1975.
9. Huber J. Untersuchungen zur Physiologie insekto-tötenden Pilze.— Arch. Mikrobiol., 1958, 29, N 3.
10. Sohair B. H., Brewer D., Vining L. C. Nutrition of *Beauveria* isolates.— Canad. J. Bot., 1966, 44, N 5.
11. Aoki J., Yanase K. Studies on the nutrition and metabolism of pathogenic fungi of muscardine. 2. The influence of aminoacids for the formation and multiplication of hyphal bodies of *Spicaria fumoso-rosea* (Wize) Vassil. and *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.— J. Sericult. Sci., Japan, 1970, 39, N 4.
12. Kmitowa K. The effect of various culture media on growth and pathogenicity of entomogenous fungi.— Polish Ecological Studies, 1978, 4, 3.
13. Samšinakovà A. Growth and sporulation of submerged cultures of the fungus *Beauveria bassiana* in various media.— J. Invert. Pathol., 1966, 8, N 3.
14. Samšinakovà A., Hrabetova E. Respiration of blastospores of the fungus *Beauveria bassiana* during submerged cultivation in the presence of certain sugars.— J. Invert. Pathol., 1969, 13, N 3.
15. Campbell R. K., Perring T. M., Barnes G. L. et al. Growth and sporulation of *Beauveria bassiana* and *Metarrhizium anisopliae* on media containing various aminoacids.— J. Invert. Pathol., 1978, 31, N 3.
16. Müller-Kögler E. Pilzkrankheiten bei Insekten Anwendung zur biologischen Schädlingsbekämpfung und Grundlagen der Insektenmykologie. Berlin—Hamburg, 1965.
17. MacLeod D. M. Natural and cultural variation in entomogenous fungi imperfecti.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1954, 60.
18. Madelin M. F. Internal fungal parasites of insects.— Endeavour, 1960, 19, N 76.
19. Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Возбудители микозов облепиховой моли в Бурятской АССР.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
20. Лилли В., Барнетт Г. Флапология грибов. М., 1953.
21. Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

R. D. Sanzhimitupova, T. K. Kalvish

EFFECT OF CARBON AND NITROGEN SOURCES ON
THE GROWTH AND DEVELOPMENT
OF *GELECHIA HIPPOPHAELLA* SCHRK. MYCOSIS AGENTS

B. bassiana and *P. fumoso-roseus* are *Gelechia hippophaella* Schrk. mycosis agents showing interspecific heterogeneity towards the carbon and nitrogen sources. Direct relationship between the accumulation of biomass and the intensity of sporogenesis is lacking.

А. И. МАШАНОВ, В. П. БАРАНОВСКИЙ, А. И. ПАХТУЕВ

НОВЫЕ БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ПРЕПАРАТЫ
И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В ЛЕСОЗАЩИТЕ

При решении задач повышения продуктивности лесов большое место отводится вопросу защиты леса от насекомых вредителей, которые наносят громадный ущерб лесному хозяйству. Опасными вредителями леса являются сибирский и непарный шелкопряды, сосновая пяденица. В ограничении численности вредных насекомых в природе большую роль играют энтомофаги, болезни бактериального, грибного происхождения.

Использование энтомопатогенных бактерий группы *Bac. thuringiensis* в борьбе с насекомыми имеет определенное преимущество перед химическими методами, так как бактериальные препараты обладают избирательностью действия на чешуекрылых насекомых, не оказывают отрицательного влияния на элементы лесного биоценоза. Однако необходимо отметить, что некоторые штаммы группы *Bac. thuringiensis*, как и группы *Bac. tuviensis*, в заводских условиях лизируются под действием бактериофага и поэтому не пригодны для промышленного получения бактериальных препаратов [1, 2]. Понижение энтомоцидной активности сказывается на результативности и целесообразности применения их в защите леса.

Изыскание высоковирулентных штаммов разновидностей *Bac. thuringiensis* представляет большой научно-практический интерес. Нами были выделены дикие штаммы кристаллоносных бактерий, вирусов и на их основе изготовлены бактериальные препараты. Путем индуцированного мутагенеза получен мутантный штамм, из которого также был изготовлен бактериальный препарат. Энтомоцидные свойства полученных штаммов определяли на различных насекомых в полевых условиях.

В настоящей работе представлены результаты исследований по проверке активности бактериальных препаратов туверина-2, инсектина-2, а также их сочетаний с вирусом гранулеза в борьбе против сибирского шелкопряда, сосновой пяденицы и других вредителей леса.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОЧАГОВ СИБИРСКОГО ШЕЛКОПРЯДА

Северная граница распространения сибирского шелкопряда находится в крайне экстремальных условиях Якутской АССР. Под лиственной тайгой Якутии залегают таежные палево мерзлотные почвы, характеризующиеся развитым дерновым горизонтом. В химическом отношении типичные дерново-таежные палево почвы характеризуются нейтральной или слабо щелочной рН, не оказывающей отрицательного воздействия на сохранность вируса гранулеза в почве [3]. Зональный господствующий тип растительности — лиственный брусничная тайга представлена в основном лиственницей даурской (80%).

Климат Якутии резко меняется в течение года. Июль теплее января в среднем на 50—55°С. Континентальность климата весьма отчетливо проявляется в сезонных фитопедагогических явлениях. В Якутске период от начала зеленения до конца хвоепада лиственницы составляет всего 134 дня. Осадков выпадает мало (среднегодовое количество менее 250 мм [4]), и по показателю увлажнения часть Якутии лежит в пределах засушливой зоны.

Очаги сибирского шелкопряда расположены в теплых районах Якутии, в долинах Лены и Амги. 1978 г. в Амгинском районе для вредителя был летним годом. Соотношение гусениц V — IV и III — IV возрастов

составляло 10:1, а на некоторых участках 5:1. Фенологические наблюдения показали, что в Якутии фенограмма гусениц несколько отличается от других районов Сибири. В связи с поздней весной основные фенологические явления: окукливание, лет бабочек и выход нового поколения на личи происходят на 10—12 дней позже, чем в южных лесных районах Красноярского края. При учете численности (методом околата) установлено, что количество гусениц V—IV возрастов на одно модельное дерево колеблется до 200 штук. Такое количество гусениц к концу июня может привести к 100%-ному объеданию хвои, а затем и к усыханию деревьев. Микробиологические исследования показали, что гибель от бактериозов и паразитов у гусениц старших возрастов и куколок не превышает 15—20%, в том числе от гранулеза — 2—3%. Спонтанная гибель сибирского шелкопряда от гранулеза отмечалась у гусениц VI возраста перед окукливанием.

Ряд авторов [5—7] отмечает, что при одновременном заражении гусениц вирусом и бактериями увеличивается смертность насекомых. Нами изучалась возможность использования бактериальных препаратов и вируса гранулеза против сибирского шелкопряда в экстремальных условиях Севера.

На протяжении ряда лет в Миусинском районе Красноярского края отмечалась вспышка сосновой пяденицы, которая приводила к усыханию Миусинских сосновых боров. Паразитизм куколок на участках сосновых насаждений составляет 17%. Интересно было выявить результаты воздействия бактериальных препаратов и на этого вредителя.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Инсектин, туверин-2, инсектин-2 были изготовлены на Бердском заводе по регламенту производства бактериального препарата с использованием различных штаммов энтомопатогенных бактерий.

Мутантный штамм *Bac. tuviensis* RЭ-20 был получен в 1972 г. путем комбинированного мутагенеза с использованием физических и химических мутагенов [8].

Вегетативные клетки штамма *Bac. tuviensis* RЭ-20 — палочки. Клетки одиночные, двойные, подвижные. На МПА через 48 ч на одном из концов клетки образуется овальная спора и токсический кристалл размером 4—6 мк в длину и 1,5—1,5 в поперечнике. Клетки имеют перетрихальные жгутики, на МПБ образуют пленку и осадок. Грамположительны, на МПА колонии круглые, крупные, серовато-беловатые, плоские, блестящие, иногда края колоний корневидные, консистенция колоний пастообразная, легко снимается петлей. Колонии мутантного штамма гораздо крупнее исходного штамма.

Через 48—72 ч роста в клетках мутантного штамма образуется спора и пароспоральное включение. Спора овальная, размером 1,0—1,2 мк. Желатину не разжижает, молоко пептонизирует, не вызывает зон гемолиза на кровяном агаре, образует фермент лецитиназу и ацетилметилкарбинол. Усваивает глюкозу, сахарозу, мальтозу. Не использует лактозу, галактозу, сорбит, дульцид и инозит. Плохо усваивает арабинозу, ксилозу.

На основе мутантного штамма *Bac. tuviensis* RЭ-20 был получен бактериальный препарат туверин-2.

Штаммы, образующие пигменты, были выделены из трупов гусениц непарного шелкопряда в Тувинской АССР. Величина клеток односуточной культуры на МПА 1,1—1,5 мк. Клетки прямые, палочковидные, подвижные, имеют перетрихальные жгутики. При росте на МПА через 30—48 ч внутри клеток образуются споры, располагающиеся в центре клеток. Споры овальные, размером 0,6—0,8 мк. На одном из концов к этому же времени формируется белковый кристалл, размер ромбических кристаллов 2,1—1,5 мк, круглых — 0,4—0,5 мк.

На МПА колонии круглые, крупные, края колоний волнистые, поверхность колоний матовая, мелкозернистая. Диаметр колоний на третьи сутки 6—10 см. Клетки размножаются делением. Цвет колоний кремовый. Колонии в среду не вырастают, образуют коричневый пигмент, который прощипает в среду. На МПА рост хороший, колонии образуют поверхностную пленку и равномерную муть. На ломтиках картофеля наблюдается хороший рост. Колонии влажные, матовые культуры вызывают побурение картофеля.

Отношение к кислороду — факультативный аэроб. Максимум роста штамма отмечен при $T = 26-30^{\circ}$. Молоко пептонизирует с образованием сгустка. Штамм разжижает желатину равномерно по уколу, равномерная ополесценция по столбику с просветлением в верхней части столбика вызывает активный гемолиз эритроцитов. Пигментнообразующие штаммы расщепляют глюкозу, сахарозу, мальтозу, маннит, лактозу, рамнозу, ксилозу с образованием кислоты. Образуют ацетилметилкарбинол. Не имеют антагонистического отношения к *Bac. dendrolimus*, *Bac. insectus* и обладают высокими энтомоцидными свойствами. Пигментные формы мы рассматриваем как разновидность бактерий группы *Bac. thuringiensis*, образующих коричневый пигмент. На основе пигментнообразующего штамма № 59 [8] в заводских условиях был получен бактериальный препарат инсектин-2.

Культивирование производилось по регламенту промышленного получения бактериального препарата инсектина на заводской питательной среде. Титр препарата составлял 30 млрд микробных клеток в 1 г порошка. Энтомоцидную активность бактериальных препаратов проверяли в лабораторных и производственных условиях против многих лесных вредителей. Морфологию вируса, характер поражения тканей изучали с помощью электронного микроскопа УЭВМ-100 л.

В лабораторно-полевых условиях насекомых инфицировали путем нанесения на ветки лиственницы суспензии бактериальных препаратов и вируса гранулеза определенной концентрации. Бактериальные препараты инсектин-2 и туверин-2 испытывали в 1, 2, 3, 0,2, 0,5%-ных концентрациях. Вирус гранулеза сибирского шелкопряда, условно названный вирус Я, получали из больных гусениц, взятых в очаге. Одновременно испытывали вирус гранулеза сибирского шелкопряда, выделенный в Туве (условно вирус Т). Титр вируса $2 \cdot 10^9$ в 1 мл. Бактерии и вирусы в составе суспензий наносили на ветки лиственницы с помощью распылителя, затем на ветки надевали марлевые чехлы (фонарики). В них подсаживали в зависимости от возраста (20—50 гусениц) сибирского шелкопряда. Гибель гусениц учитывали через каждые 3 дня на протяжении двух месяцев, определяли средний процент гибели насекомых.

В производственных условиях инфицирование проводилось с помощью самолета АН-2 методом сплошного опрыскивания различными рабочими растворами (25—40 л/га). Установленная на самолете аппаратура обеспечивала мелкокапельное опрыскивание бактериальной суспензией. Рабочий раствор заправлялся в самолет с помощью мотопомпы МП-800 А.

Техническую эффективность препаратов определяли путем повала модельных деревьев на марлевые полога до и после обработки и подсчета погибших гусениц. При учете гибели гусениц сосновой пяденицы дополнительно использовались контрольные ящики, расставленные под модельными деревьями.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты экспериментальных исследований показали, что время культивирования у разных кристаллоносных штаммов неодинаково и колеблется от 27,5 до 38 ч. Титр инсектина после сепарирования был выше, чем у других бактериальных препаратов, хотя процесс ферментации для всех штаммов был одинаков (табл. 1).

Таблица 1

Ферментация энтомопатогенных бактерий

Штамм	Время культивирования, ч	pH	Амни. азот	Глюкоза	Титр по Горис-ву	Титр по высеву	Температ. режим, С	Титр после сепарирования
<i>Bac. insectus</i>	38	6,8	75,6	1,18	2,26 · 10 ⁹	2,87 · 10 ⁹	30—32	65,0
<i>Bac. thuringiensis v. gall.</i>	27,5	6,65	61,6	0,85	1,87 · 10 ⁹	1,75 · 10 ⁹	30—32	50,0
<i>Bac. tuviensis RЭ-20</i>	35,0	6,7	68,6	1,0	1,72 · 10 ⁹	1,95 · 10 ⁹	30—32	52,0
<i>Bac. thuringiensis RЭ-59</i>	37,0	6,85	67,4	0,8	1,82 · 10 ⁹	1,97 · 10 ⁹	30—32	44,7

Таблица 2

Чувствительность различных насекомых к энтомопатогенным микроорганизмам

Препарат	Гибель гусениц по возрастам, %											
	сибирский шелко-прид	пенарий шелкоприд			иловый шелко-прид	шелко-прид-но-нащелка	алтайская пяденица	иловая волнянка	сосновая пяденица	пяде-ница Дюб-сона	чере-мухо-вал-моль	боя-рыш-ница
	II-I	IA-A	II-I	AI-III	I-II	I-II	I-II	I-II	I-II	I-II	I-II	I-II
Туверин-2	96,2	93,6	91,1	87,7	88,8	90,0	98,8	89,9	94,1	96,4	94,8	99,2
Инсектин-2	97,4	98,0	96,1	90,0	95,6	86,0	74,4	86,6	86,9	90,4	87,7	94,3
Туверин-2 0,2%-ный + вирус грану-леза Т	96,6	97,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	88,8
Туверин-2 0,2%-ный + вирус грану-леза Я (2 · 10 ⁹ в 1 мл)	95,0	96,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Вирус гранулеза Я (2 · 10 ⁹ в 1 мл)	11,5	22,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. Выяву специфичности вируса гранулеза опыты не проводились.

Инфицирование гусениц сибирского шелкопряда I—II возраста туверином-2 и инсектином-2 вызвало гибель соответственно 96,2 и 97,7% гусениц. Гибель от гранулеза при этом была равна 11,5%. Гибель гусениц III—IV и V—VI возрастов от комбинированного заражения вирусом Т и Я колебалась от 91,5 до 92,5 у III—IV возрастов и 96,6—97,4 у V—VI возрастов. При этом от чистого препарата вируса гранулеза Я гибель по возрастам составляла 11,5, 25, 22,8% (табл. 2).

При комбинированном инфицировании гусениц сибирского шелкопряда наблюдается хроническое течение болезни. Насекомые гибнут на протяжении 30—60 суток. Наиболее короткий инкубационный период отмечен у гусениц II возраста на 10—18-е сутки. При бактериальном заражении максимум гибели наступает в течение 7—15 суток. При инфицировании гусениц старших возрастов значительная часть насекомых гибнет в стадии куколок. Данные табл. 2 показывают, что к препаратам туверин-2, инсектин-2 в разной степени чувствительны и другие насекомые.

В табл. 3 представлена техническая эффективность бактериальных препаратов, изготовленных на основе различных штаммов. Сравнительно высокую энтомоцидную активность показали инсектин при расходе препарата 2 кг/га и туверин-2 при норме расхода 1 кг/га. Комбинированное применение бактериального препарата туверин-2 с вирусом гранулеза показало высокую смертность вредителя — 74,1%.

Наибольшую эффективность в отношении гусениц сосновой пяденицы I и II возрастов дает применение бактериального препарата туверин-2:

Препарат	Расход препарата, кг/га	Инфицируемая площадь, га	Техническая эффективность, %
Инсектин	2,0	204	77,2
Туверин-2	2,0	314	80,7
Туверин-2	1,0	484	38,7

ВЫВОДЫ

1. Бактериальные препараты туверин-2 и инсектин-2 обладают высокой энтомоцидной активностью по отношению ко многим чешуекрылым насекомым — вредителям леса. Инфицированные особи погибают в стадии личинок, куколок, имаго.

2. Комбинированное использование бактериального препарата туверин-2 с вирусом гранулеза оказывает энтомоцидное влияние на насекомых на всем протяжении вегетации древесных растений, подавляя вспышку массового размножения вредителя.

3. Весьма перспективным и эффективным средством защиты лесов может служить комбинированное использование бактериальных препаратов туверин-2 с вирусной инфекцией в фазе нарастания численности вредных насекомых.

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

Поступила в редакцию
1/II 1980

Таблица 3
Эффективность бактериальных препаратов по отношению сибирского шелкопряда

Препарат	Норма расхода на 1 га		Техническая эффективность, %
	препарата, кг	рабочей жидкости, л	
Инсектин	2,0	40	60,7
Инсектин-2	1,0	40	57,1
Туверин-2	1,0	40	54,8
Туверин-2 + вирус гранулеза	1,0	40	74,1

1. Гукасян А. Б. Бактериологический метод борьбы с сибирским шелкопрядом. М., Наука, 1970.
2. Раутенштейн Я. П. и др. Особенности лизогении и умеренных фагов культур споросных кристаллообразующих энтомопатогенных микроорганизмов, выделенных из разных источников.— Микробиология, 1971, XI, 3.
3. Зольников В. Г. Почвы Якутии.— В кн.: Якутия. М., Наука, 1965.
4. Витвицкий Г. И. Климат Якутии.— В кн.: Якутия. М., Наука, 1965.
5. Гукасян А. Б., Домб Н. С. О двух микробах, перспективных для биологической борьбы с сибирским шелкопрядом.— Тр. по лесному хозяйству Сибири, вып. 4. Новосибирск, 1958.
6. Лукьяничков В. П. Вирусы бактерий против сибирского шелкопряда.— Защита растений от вредителей и болезней, 1964, № 3.
7. Дикасова Е. Т., Тешабаева Х. Т. Об ускоренной гибели гусениц озимой совки при двойном заражении их.— Узб. биол. журн., 1973, № 2.
8. Машанов А. П. Морфолого-физиологическая характеристика и энтомоцидная активность естественных и мутантных кристаллообразующих штаммов.— В кн.: Микрофлора и перспективы ее использования в повышении продуктивности лесов. Красноярск, 1978.

A. I. Mashanov, V. I. Baranovsky, A. I. Pakhtuev

NEW BACTERIAL PREPARATION AND THEIR USE
IN FOREST PROTECTION

The efficiency of bacterial preparations tuverin-2 and insection-2 which have been made in factory conditions on the base of *Bac. tuviensis* and *Bac. thuringiensis* strains regarding forest pests *Dendrolimus sibiricus* Tschetw. and *Bupalus piniarius* L. is tested in field trials.

These preparations as well alone as in the combination with the virus granulosis, are efficient in the control against Siberian silkworm larvae.

The high efficiency of tuverin-2 against pine looper larvae and other forest pests has been proved.

УДК 541.182/3 : 632.6/7

К. П. КУЦЕНОГИЙ, А. Б. КИСКИН, А. Н. АНКИЛОВ

ВОПРОСЫ ОПТИМИЗАЦИИ
АЭРОЗОЛЬНОЙ ТЕХНОЛОГИИ ПРИМЕНЕНИЯ ИНСЕКТИЦИДОВ
ПРИ БОРЬБЕ С ЛЕТАЮЩИМИ НАСЕКОМЫМИ

Применение инсектицидных аэрозолей в борьбе с вредителями сельскохозяйственных и лесных растений, а также с переносчиками болезней началось более 30 лет назад [1—3]. К настоящему времени накоплен большой экспериментальный материал и опыт практического использования инсектицидных аэрозолей [4—8]. Одним из наиболее существенных преимуществ аэрозольной технологии является возможность уничтожения летающих вредных насекомых.

Последнее становится возможным в том случае, когда частицы, содержащие ядохимикаты, долгое время находятся во взвешенном состоянии. Именно этим свойствам и удовлетворяют аэрозоли, в которых диаметр взвешенных частиц не превышает 50 мкм [9, 10].

Интерес к методу борьбы с летающими фазами развития вредных насекомых резко повысился в последнее десятилетие, так как выяснилось, что, помимо высокой производительности, этот способ позволяет в ряде случаев резко уменьшить удельный расход препарата, а также сни-

зить загрязнение окружающей среды и свести к минимуму вредное влияние на полезную энтомофауну [8, 11].

Однако до сих пор не существует четкого количественного описания всего комплекса факторов, влияющих на эффективность применения инсектицидных аэрозолей. В настоящей работе использован подход, изложенный в [8, 11], для анализа условий оптимального применения инсектицидных аэрозолей в борьбе с летающими насекомыми.

В соответствии с принятыми в указанных работах допущениями считается, что насекомое погибает, когда попадающее на него количество ядохимиката превысит некоторую минимальную величину — летальную дозу. Обозначим ее через LD . Ее можно определить независимо, например, из опытов по топикальному нанесению инсектицида на насекомое. Как правило, ее выражают в относительных единицах, в расчете на 1 г веса насекомого. В большинстве случаев значение LD заключено в интервале 1—10 мкг/г для ядохимикатов, используемых на практике.

Если через q обозначить количество ядохимикатов, оседающее на насекомом, то условие гибели запишется:

$$q \geq LD \cdot G, \quad (1)$$

здесь G — вес насекомого. Таким образом, наша задача сводится к определению величины q в зависимости от внешних условий.

Рассматривая общую схему, описывающую закономерности переноса ядохимиката на насекомое [11], видим, что для летающих насекомых из двух возможных каналов реализуется лишь один — оседание частиц из взвешенного состояния. В этом случае выражение для q принимает следующий вид:

$$q = V \cdot S_0 \cdot I_c, \quad (2)$$

где V — скорость полета насекомого; S_0 — сечение захвата частиц; I_c — импульс концентрации.

При записи соотношения (2) мы пренебрегли количеством инсектицида, которое может попасть на насекомое в результате дыхания. Последнее обусловлено тем, что относительная доля этого слагаемого, согласно проведенным ранее оценкам [8, 12], незначительна. Такое допущение оправдано в рамках принятого рассмотрения — независимости летальной дозы от места попадания ядохимикатов. В тех случаях, когда это условие не выполняется, качественно выводы не изменяются, однако вместо величины V в формулу (2) необходимо ввести некоторую эффективную скорость оседания. Пример такого подхода изложен в [8]. Скорость полета насекомого является заданной величиной, а от размера частиц, метеорологических условий и особенностей создания аэрозольного облака зависят сечение захвата (S_0) и импульс концентрации (I_c).

Теоретические и экспериментальные исследования показывают, что основным фактором, определяющим закономерности оседания частиц на насекомом, является инерция аэрозольных частиц. Строго теоретически рассчитать сечение захвата на телах такой сложной формы, какими являются насекомые, невозможно. Задача эта настолько сложна в математическом отношении, что в ряде наиболее интересных случаев ее не удается довести до конца даже для тел сравнительно простой геометрии: шар, цилиндр, полоска [13]. Поэтому для проведения конкретных расчетов приходится продувать насекомых в потоке монодисперсных аэрозолей, создаваемом в аэродинамической трубе. Из-за уникальности таких экспериментов к настоящему времени мы располагаем сведениями о зависимости S_0 для трех насекомых: комара [14], домашней мухи [15] и саранчи [12]. Теоретический анализ процесса инерционного захвата аэрозольных частиц летящим насекомым позволяет выделить безразмерный параметр — число Стокса (Stk), от которого в основном должно зависеть сечение захвата S_0 :

$$Stk = \frac{vd^2\rho}{18\eta l}, \quad (3)$$

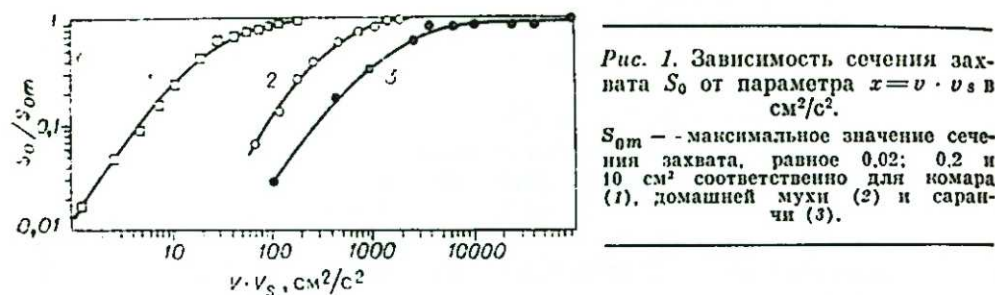
где d — диаметр аэрозольных частиц; η — коэффициент вязкости воздуха; l — характерный размер тела, на котором оседают частицы; ρ — плотность вещества, из которого состоит частица.

Если ввести установившуюся скорость седиментации (v_s), то

$$Stk = \frac{v \cdot v_s}{gl}, \quad (3')$$

где g — ускорение силы тяжести.

Так как для насекомого характерный размер — понятие строго не определяемое, то попытаемся его оценить исходя из экспериментальных данных. С этой целью опытные данные перестроим в зависимости от величины $x = v \cdot v_s$. На рис. 1 приведены результаты такой обработки.



Кривые, которые описывают изменение S_0 для комара, мухи и саранчи, подобны друг другу. Поэтому в первом приближении можно записать:

$$S_0 = S_{0m} f\left(\frac{v \cdot v_s}{gl}\right), \quad (4)$$

где f — универсальная функция.

При уменьшении $v \cdot v_s$ величина $f\left(\frac{v \cdot v_s}{gl}\right)$ спадает степенным образом. Из наклона кривой в координатах $\lg f$ от $\lg v \cdot v_s$ находим, что при $v \cdot v_s \rightarrow 0$ $f \sim (v \cdot v_s)^{1,33}$. При больших $v \cdot v_s$, $f \rightarrow 1$. Поэтому для функции S_0/S_{0m} примем следующую интерполяционную формулу

$$S_0/S_{0m} = f(Stk) = Stk^{1,33}/(A + Stk^{1,33}). \quad (5)$$

Теперь наша задача сводится к определению коэффициента A и параметра l .

В первом приближении попытаемся подобрать величину A , значение которой не зависело бы от размера насекомых. Характерный размер в случае подобия режима обтекания должен быть пропорционален $G^{1/3}$ или $S^{1/2}$. Здесь G — вес насекомого и S — его поверхность. Если подобие существует, то между G и S также должна существовать однозначная корреляция.

Проверим это на материале обобщения, проведенного в [16]. На рис. 2 показана зависимость площади крыльев

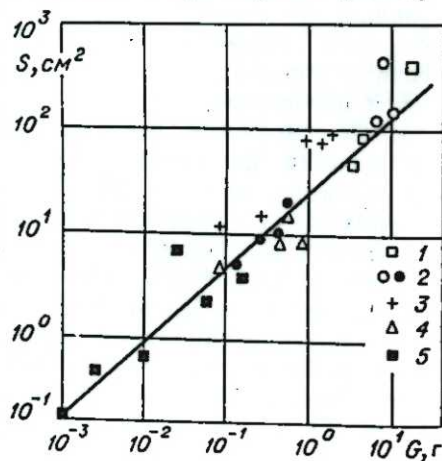


Рис. 2. Зависимость площади крыльев летающих животных от их веса.

1 — птицы: hummingbirds, Trochilidae; 2 — жуки; 3 — чешуекрылатые: мотыльки, бабочки; 4 — перепончатые: осы, пчелы; 5 — двукрылые: комары, мухи.

Комар			Муха			Саранча		
d , мкм	S_0/S_{0m}	f	d , мкм	S_0/S_{0m}	f	d , мкм	S_0/S_{0m}	f
2	$1,8 \cdot 10^{-2}$	$1,6 \cdot 10^{-2}$	15	$6,5 \cdot 10^{-2}$	0,10	10	$2,8 \cdot 10^{-2}$	$2,5 \cdot 10^{-2}$
3	$4,8 \cdot 10^{-2}$	$4,6 \cdot 10^{-2}$	20	0,13	0,20	20	0,17	0,14
4	$9,2 \cdot 10^{-2}$	$9,4 \cdot 10^{-2}$	25	0,26	0,31	30	0,31	0,33
5	0,16	0,16	30	0,37	0,42	50	0,60	0,65
6	0,24	0,23	40	0,58	0,61	60	0,81	0,75
8	0,44	0,40	50	0,73	0,74	80	0,82	0,87
10	0,62	0,54	60	0,85	0,82	100	0,83	0,92
12	0,70	0,66	70	0,94	0,87	150	0,86	0,97
14	0,77	0,74	80	0,97	0,91	200	0,89	0,99
16	0,80	0,80				300	0,94	1,0
18	0,84	0,85						
20	0,88	0,88						
25	0,94	0,93						

ев насекомых от их веса. Видно, что все эмпирические данные близко группируются около кривой, которая соответствует связи

$$S \sim G^{2/3}. \quad (6)$$

Поэтому примем в первом приближении, что характерный размер, входящий в критерий Стокса в зависимости от величины насекомого, меняется по закону

$$l \sim S^{1/2} \sim G^{1/3}. \quad (7)$$

Из зависимостей S_0/S_{0m} от $v \cdot v_s$ для комара найдем численные значения параметра A и характерного размера l_k . Индекс у характерного размера указывает, что данная величина относится к комару. Искомые значения: $A = 80$ и $l_k = 10$ мкм. Пользуясь соотношением (7), для мухи и саранчи получим $l_m = 130$ мкм, а $l_c = 600$ мкм.

Сравним теперь экспериментальные зависимости с рассчитанными по интерполяционной формуле (5). В таблице приведены рассчитанные по формуле (5) значения эффективности осаждения частиц различных размеров на комаре, мухе и саранче (f) и средние значения той же величины, найденные из опытов (S_0/S_{0m}). Из таблицы следует, что предположенное интерполяционное соотношение хорошо описывает имеющиеся экспериментальные данные. Последние, как правило, имеют значительный разброс, поэтому в настоящее время целесообразно требовать от используемых в расчетах формул большой точности. Соотношение (5) описывает искомые зависимости с точностью не меньше 20%.

Для того чтобы определить абсолютное значение количества препарата, оседающего на насекомом, необходимо знать, как меняется S_{0m} от размера насекомого. Прежде всего найдем значение S_{0m} для комара. К сожалению, в опытах В. Ля Мера с сотрудниками [14] в отличие от работ [12, 15] не определялось количество ядохимиката на комаре. Поэтому величину S_{0m} найдем, используя соотношения (1) и (2). Значение LD_{50} для комара было взято из опытов по топиальному нанесению [17]. Для частиц достаточно больших размеров (для комара — это капли диаметром более 15 мкм):

$$S_{0m} \approx \frac{LD_{50} \cdot G}{I_c \cdot v},$$

где LD_{50} — топиальная доза и I_c — значение ингульса концентрации, приводящие к смерти 50% подопытных насекомых.

Для величины S_{0m} также должны выполняться соотношения подобия. В пределах точности экспериментальных результатов приближенно для величины S_{0m} неизвестного насекомого можно использовать следующее соотношение:

$$S_{0m} = 0,038G^{2/3}, \quad (8)$$

где S_{0m} — максимальное значение сечения захвата в см^2 , а G — вес насекомого в мг. Другой приближенной оценкой для S_{0m} может служить площадь поверхности крыльев. У комара, мухи и саранчи площадь крыльев примерно в 4—5 раз превышает S_{0m} .

Таким образом, зная либо вес, либо площадь крыльев летающих насекомых, мы можем вычислить величины l и S_{0m} , которые полностью определяют характер изменения S_0 в зависимости от диаметра частиц при известной скорости полета. По эмпирическим данным можно рекомендовать для расчета следующее выражение:

$$l = 49G^{1/3}; \quad (9)$$

здесь l дано в мкм, G — в мг.

Так как соотношения (8) и (9) получены в результате подобного преобразования кривых S_0 для мухи и саранчи таким образом, чтобы они в безразмерном виде наилучшим образом совпадали с аналогичной зависимостью для комара, то для последнего необходимо использовать лишь экспериментальные значения l и S_{0m} .

Следующая величина, которая определяет количество препарата, попадающее на летающее насекомое, — импульс концентрации (I_c), — может быть определена из формулы, приведенной в [8, 11]:

$$I_c = \frac{Q}{u_1 h u} g(\xi^*), \quad (10)$$

$$g(\xi^*) = \frac{2 \exp(\varepsilon - 1/2\varepsilon^2 \xi^{*2})}{\sqrt{\xi^{*2}}} \Phi\left(\frac{1}{\sqrt{\xi^{*2}}}\right) - 2\delta \exp\left[\varepsilon + \delta + \frac{1}{2}(\delta^2 - \varepsilon^2)\xi^{*2}\right] \times \\ \times \Phi\left[-\frac{1 + \delta\xi^{*2}}{\sqrt{\xi^{*2}}}\right],$$

где

$$\xi^{*2} = \frac{2kx}{u_1 h^2}, \quad \varepsilon = \frac{v_s h}{2k}, \quad \delta = \frac{h(2\beta - v_s)}{2k}, \quad (11)$$

$$\Phi(y) = \frac{\exp(-y^2/2)}{\sqrt{2\pi}}, \quad \Phi(y) = \int_{-\infty}^y \varphi(t) dt$$

(Q — производительность генератора, U_1 — скорость движения генератора, h — высота создания облака частиц, k — коэффициент турбулентной диффузии, u — скорость ветра, x — удаление от линии создания аэрозольного облака по направлению ветра, β — коэффициент, характеризующий взаимодействие аэрозольных частиц с подстилающей поверхностью).

Во многих случаях с приемлемой точностью формулу (11) можно заменить на

$$g(\xi^*) = \frac{2 \exp\left[-\frac{(1 - \varepsilon \cdot \xi^{*2})^2}{2\xi^{*2}}\right]}{\sqrt{2\pi\xi^{*2}} \left(1 + \frac{\delta^2}{1 + \delta\xi^{*2}}\right)}. \quad (11')$$

Теперь мы располагаем необходимыми соотношениями для количественного анализа влияния размера аэрозольных частиц на эффективность их действия.

Покажем, что существует размер частиц, для которого при прочих равных условиях расход препарата будет минимальным. Частицы та-

* Авторы выражают признательность С. И. Темкину за указание на неточность выражения (9') в [11] при $\delta < 1$ и определение правильного соотношения в этом случае.

кого размера в дальнейшем будем называть аэрозолями оптимального дисперсного состава. В общем случае оптимальные условия не могут быть определены однозначно, так как зависят от поставленных задач. Эти аспекты будут изложены в специальном сообщении. В настоящей же работе оптимизация рассматривается при одном конкретном условии: задана ширина захвата (защитная зона), необходимо найти такой размер частиц, при котором удельный расход препарата при заданной эффективности уничтожения вредных насекомых в пределах этой зоны был бы минимальным.

Впервые понятие о частицах оптимального размера было введено Ля Мером в 40-х годах XX в. Оно основывалось на теоретическом анализе М. Джонстона и В. Випше [18], которые считали, что оптимальным размером являются частицы, содержащие летальную дозу. Хотя этот вывод в общем случае неверен [см. 8, 11, 19], эта концепция до сих пор используется при определении оптимального размера частиц [20].

Остановимся на этом вопросе несколько подробнее. Прежде всего оценим, исходя из концепции М. Джонстона и В. Випше, оптимальный размер частиц для борьбы с комарами, мухами и саранчой. При вычислении примем, что аэрозоли состоят из чистого препарата токсичностью 10 мг/г, а вес изучаемых насекомых равен 2, 20 и 3000 мг соответственно. Поэтому летальная доза для комара, мухи и саранчи составит 0,02; 0,2 и 30 мкг. Если плотность ядохимиката равна единице, то диаметры частиц оптимального размера окажутся равными 34; 72 и 386 мкм.

Переход к более токсичным препаратам незначительно изменит указанные размеры. Так при уменьшении летальной дозы до 1 мкг/г диаметры капель оптимального размера составили бы 16; 33 и 180 мкм.

Эти величины превышают оптимальные размеры частиц, которые получены в результате обобщения данных полевых опытов [10, 21, 22]. Как будет показано ниже, оптимальный размер главным образом определяется особенностями зависимости I_c и S_0 от диаметра капель и не зависит от токсичности препарата. Последнее утверждение справедливо до тех пор, пока летальная доза не изменится с размером частиц. Для жидких препаративных форм такое утверждение выполняется для капель диаметром от 1 до 100 мкм.

Именно в этом диапазоне размеров и проведен анализ в данной работе. Еще одно ограничение, которое необходимо учитывать при выявлении частиц оптимального размера, связано с дискретностью изменения количества препарата, оседающего в виде капель. Наиболее существенно это проявляется в том случае, когда летальная доза заключена в одной частице. В данном анализе мы ограничиваемся случаем либо умеренно токсичных препаратов, либо использованием достаточно разбавленных препаративных форм.

Фактически это означает, что летальная доза препарата содержится в значительном числе аэрозольных частиц.

Для удобства анализа нормируем величину импульса концентрации $I_c(x, d)$ на заданном удалении на значение, которое она достигает, если аэрозоли имеют диаметр 1 мкм. Тогда, введя новую переменную

$$I_c = I_c(x, d)/I_c(x, 1) \quad (12)$$

уравнение (2) можно переписать в следующем виде:

$$q = I_c(x, 1) \cdot S_{0m} \cdot v \cdot I_c f(\text{Stk}). \quad (13)$$

Так как первые три множителя не зависят от размера частиц, то проанализируем, как изменяется с размером величина \tilde{q} :

$$\tilde{q} = \frac{q}{I_c(x, 1) S_{0m} \cdot v}. \quad (14)$$

Остановимся на примере наземного применения монодисперсных аэрозолей в инверсионных условиях. Для этого случая параметры, входящие в формулу для импульса концентрации, имеют конкретные численные значения: $h=2$ м, $u=2$ м/с, $k=0,5$ м²/с, $\beta=V_0$ ($\epsilon=\delta$). На рис. 3 показано изменение в зависимости от размера частиц величины q (штриховые линии 2'—7'), I_c (кривые 2—7) и $f(d)$ (кривая 1).

Из расчетов видно, что величина \bar{q} на любом из расстояний достигает максимума при некотором размере частиц. Последний с удалением от генератора уменьшается. С ростом размера частиц сечение захвата увеличивается, приближаясь к постоянному значению S_{0m} ; с другой стороны, импульс концентрации на любом расстоянии при увеличении размера частиц сначала изменяется незначительно, а затем резко падает. При большом удалении от линии генерации аэрозольного облака для более мелких капель начинается резкое уменьшение импульса концентрации. Последнее обусловлено оседанием частиц по мере распространения облака. Очевидно, что для частиц, размер которых соответствует максимуму на кривой \bar{q} , количество препарата, попадающее на насекомое, будет максимальным при фиксированных метеоусловиях и производительности аэрозольного генератора.

Таким образом, при наличии генератора, который позволял бы непрерывно изменять размер частиц, мы обнаружили бы наибольший осадок ядохимиката на летящих насекомых в тот момент, когда создавались бы частицы оптимального размера. Для комара при удалении от 100 м до 6,4 км оптимальный размер капель меняется от 25 до 13 мкм. В случае борьбы с летающими мухами или саранчой оптимальными будут частицы диаметром 29—50 мкм. Сразу же отметим, что конкретные величины оптимального размера аэрозолей сильно зависят от характера изменения сечения захвата от диаметра капель. В опытах В. Ля Мера [14] и Р. Джермена [15] насекомые экспонировались либо в садках [14], либо в виде мумий [15]. Поэтому при сравнении с результатами колебных экспериментов можно ожидать наилучшего соответствия с нашими расчетами, если эффективность действия аэрозольных обработок будет оцениваться по данным смертности насекомых, поставляемых в сеточных садках. К сожалению, экспонирование в садках может вызывать дополнительные погрешности. Среди них обратим внимание на возможность завышения эффективности действия в результате контакта насекомых с загрязняемой ядохимикатами поверхностью садка [23], а также на то, что в таких экспериментах относительная скорость частиц по отношению к насекомым равна не скорости полета, а скорости ветра. Если скорость ветра больше скорости полета, то кривая сечения захвата сместится подобным образом в область более мелких размеров, при обратном соотношении диаметр капель оптимального размера возрастает. Таким образом, значения $d_{оп}$ для летающих насекомых, полученные путем расчета, находятся в хорошем соответствии с наблюдаемыми в полевых условиях [24]. Кроме того, установлено, что для различных насекомых в широком диапазоне их геометрических размеров оптимальными являются частицы диаметром не более 50 мкм, а не 100 мкм и более, как следует из гипотезы Джонстона — Винше.

Очень важной характеристикой с практической точки зрения является вопрос об удельном расходе препарата. В обычных методах опрыскивания с применением наземной и авиационной техники удельный расход изменяется от сотен грамм до килограмма и более активно действующего вещества на 1 га.

В последнее десятилетие уже во многих полевых опытах показано, что правильным выбором размера аэрозольных частиц можно резко уменьшить удельный расход ядохимиката [8, 22, 23, 25—29]. В некоторых исследованиях указывается, что удельный расход снижается до единиц грамм на гектар. Поэтому попробуем в рамках рассматриваемого при-

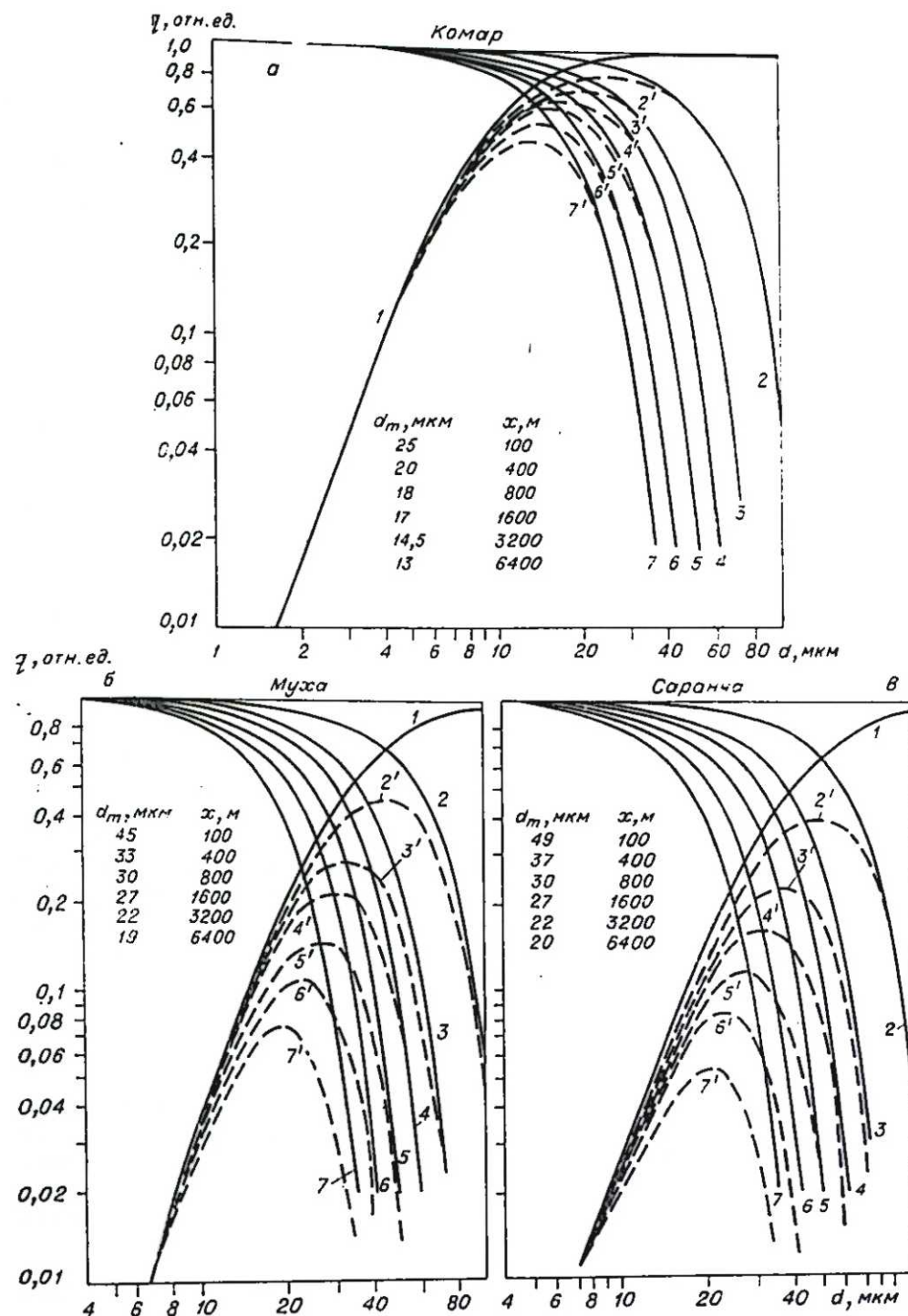


Рис. 3. Зависимость количества препарата, оседающего на насекомом, от размера частиц.

Расстояние от генератора $x=100$ м (2), 400 (3), 800 (4), 1600 (5), 3200 (6), 6400 ((7).

лижения рассчитать, как будет меняться удельный расход препарата от размера аэрозольных частиц, и каково его минимальное значение, когда размер капель соответствует оптимальному.

Расчеты проведены (рис. 4) для конкретных условий наземных аэрозольных обработок в инверсионных условиях, летальная доза инсекти-

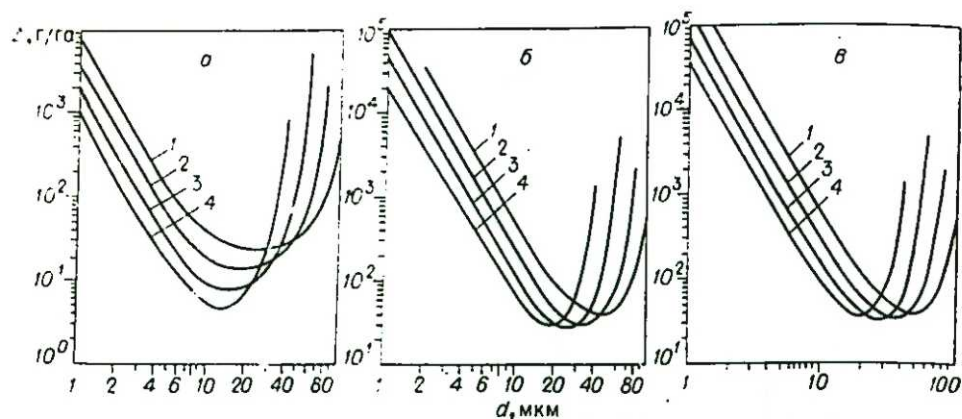


Рис. 4. Удельный расход препарата в зависимости от размера аэрозольных частиц. Ширина захвата $x_{эф}$ = 100 м (1), 400 (2), 1600 (3), 6400 м (4); а) комар $LD_{ит} = 0,02$ мкг $G = 2$ мг, $LD = 10$ мкг/г; б) домашняя муха $LD_{ит} = 0,2$ мкг ($G = 20$ мг, $LD = 10$ мкг/г); в) саранча $LD_{ит} = 30$ мкг ($G = 3$ г, $LD = 10$ мкг/г).

цида принималась равной 10 мкг/г. На рис. 4, а показано изменение удельного расхода препарата при борьбе с летящими комарами, на рис. 4, б и в — соответственно с мухами и саранчой. Под эффективной шириной захвата ($x_{эф}$) или защитной зоной понимается такое удаление от генератора по направлению ветра, в пределах которого летящее насекомое набирает ядохимиката в количестве, превышающем летальную дозу, т. е. при всех расстояниях

$$q(x, d) \geq LD \cdot G.$$

Для комара минимальный удельный расход при $x_{эф} = 100$ м в данном случае составляет примерно 25 г/га. Если ограничиться удельным расходом, вдвое превышающим оптимальное значение, то вместо частиц $d_{опт} = 25$ мкм можно применять аэрозоли с размером от 8 до 60 мкм. При увеличении эффективной ширины захвата минимальный удельный расход ($\Delta_{мин}$) уменьшается. Так, при $x_{эф} = 400$; 1600 и 6400 м $\Delta_{мин} = 14$; 8 и 5 г/га. Таким образом, и эти расчеты хорошо согласуются с полевыми экспериментами. С увеличением ширины захвата уменьшается диапазон размеров частиц, в пределах которого удельный расход препарата не превышает более чем вдвое минимальное значение.

Так, если при ширине захвата 100 м предельные размеры капель могут различаться в 7—8 раз, то при $x_{эф} = 6,4$ км это различие будет всего трехкратным.

Уничтожение летящих мух или саранчи имеет свои особенности. В этих случаях $\Delta_{мин}$ практически не изменяется с ростом $x_{эф}$. Для мухи $\Delta_{мин} \approx 20 \div 30$ г/га, а для саранчи $\Delta_{мин} = 30 \div 40$ г/га. Заметно уже и диапазон размеров капель, в пределах которого удельный расход препарата не превышает вдвое минимальное значение. Минимальный диаметр капель всего в 2,5—3 раза отличается от оптимального.

Зная оптимальный удельный расход препарата, можно оценить необходимую производительность аэрозольного генератора. Например, при борьбе с мухами и саранчой использование концентрированных препаратов позволит создать защитную зону в 100 м с помощью генератора производительностью всего 0,05 л/мин, движущегося со скоростью около 10 км/ч. Даже при пятикилометровой ширине захвата производительность генератора оптимальной дисперсности составит всего 2,5 л/мин. Если применять раствор с 10% активное действующего вещества, то тех же результатов можно добиться с генератором производительностью 25 л/мин.

В борьбе с комарами можно будет ограничиться генератором мощностью до 5 л/мин.

ВЫВОДЫ

1. Расчеты показали, что для любых насекомых существует размер аэрозолей, при котором расход ядохимикатов будет минимальным.
2. Этот размер определяется характером изменения сечения захвата аэрозольных частиц летящим насекомым и импульса концентрации от размера капель и не зависит от токсичности препарата.
3. Удельный расход препарата в общем случае зависит от ширины захвата, даже для частиц оптимального размера.
4. Предложен метод количественной оценки оптимального размера аэрозольных частиц и расчета минимального удельного расхода препарата.
5. Сопоставление результатов расчета показывает удовлетворительное их согласие с полевыми экспериментальными данными.

Институт химической кинетики и горения
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Latta R. Field experiments with heat generated aerosols.— J. Econ. Entomol., 1946, v. 39, N 5.
2. Latta R. Preliminary investigations of heat generated aerosol for the control of agricultural pests.— J. Econ. Entomol., 1945, v. 38, N 6.
3. Brescia F. Salt marsh and anopheline mosquito control by ground dispersal of DDT aerosol.— J. Econ. Entomol., 1946, v. 39, N 6.
4. Применение аэрозолей в сельском хозяйстве. Сборник статей/Под ред. А. Г. Амелина. М., ИЛ, 1955.
5. Аэрозоли и их применение. М., 1959.
6. Коротких Г. И. Аэрозоли в растениеводстве. М., Колос, 1967.
7. Аэрозоли в сельском хозяйстве. М., Колос, 1973.
8. Ковальский А. А., Куденогий К. П., Сахаров В. М. и др. Применение аэрозолей для борьбы с вредными насекомыми. Новосибирск, Наука, 1978.
9. Хладек З. О способах применения ядохимикатов.— Защита растений, 1966, № 11.
10. Application and dispersal of pesticides. Eighteenth report of the WHO expert committee on insecticides. WHO, 1971.
11. Куденогий К. П. К вопросу оптимизации аэрозольной технологии применения пестицидов в борьбе с вредными насекомыми.— Изв. СО АН СССР, 1977, № 7. Сер. хим. наук, вып. 3.
12. Mac Guaig R. D. The collection of spray droplets by flying locusts.— Bull. Ent. Res., 1962, v. 53, part 1.
13. Волощук В. М. Введение в гидродинамику грубодисперсных аэрозолей. Л., ГИМНЗ, 1971.
14. Latta R., Anderson L. D., Rogers E. E. et al. The effect of particle size and velocity of movement of DDT aerosols in a wind tunnel on the mortality of mosquitoes.— J. Wash. Acad. Sci., 1947, v. 37.
15. Jarman R. T. The deposition of airborne droplets on dead house flies (*Musca Domestica*).— Bull. Ent. Res., 1959, v. 50.
16. Weis-Fogh T. Quick estimates of flight fitness in hovering animals, including novel mechanisms for lift production.— J. Exp. Biol., 1973, v. 59.
17. Hadaway A. B., Barlow F. Some aspects of the Effect of the solvent on the toxicity of solutions of insecticides.— Ann. Appl. Biol., 1958, v. 46, N 2.
18. Johnstone H. J., Winsche W. F., Smith L. W. The dispersion and deposition of aerosols.— Chem. Rev., 1949, v. 44.
19. Вукотов А. Г., Куденогий К. П. Теоретические основы применения пестицидных аэрозолей для борьбы с вредными насекомыми.— Сиб. вестн. с.-х. науки, 1973, № 2.
20. Weidhaas D. E., Bowman M. C., Mount G. A. Relationship of minimum lethal dose to the optimum size of droplets of insecticides for mosquito control.— Mosq. News, 1970, v. 30, N 2.
21. Maas W. Y. ULV application and formulation techniques. Amsterdam, 1971.
22. Lofgren C. S. Ultra-low volume applications of concentrated insecticides in medical and veterinary entomology.— Ann. Rev. Ent., 1970, v. 15.
23. Куденогий К. П., Киров Е. П., Макаров В. П. и др. Исследование эффективности действия инсектицидных аэрозолей. Зависимость действующей дозы от концентрации.— Сиб. вестн. с.-х. науки, 1975, № 2.

24. Rathburn C. B. Jr. Ground application of insecticides for control of adult mosquitoes.—Mosq. News, 1977, v. 37, N 3.
25. Mount G. A., Pierce N. W., Lofgren C. S., Gaham J. B. A new ultra-low volume cold aerosol nozzle for dispersal of insecticides against adult mosquitoes.—Mosq. News, 1970, v. 30, N 1.
26. Stains G. S., Fussel E. M., Keathley J. P. Caged insect kills of up to 4 miles utilizing a new low-volume aerosol generator.—Mosq. News, 1969, v. 29, N 4.
27. Mount G. A., Pierce N. W. Adult mosquito kill and droplet size of ultralow volume ground aerosol of insecticides.—Mosq. News, 1968, v. 28, N 1.
28. Mount G. A., Lofgren C. S., Pierce N. W., Husman C. N. Ultra-low-volume nonthermal aerosol malathion and naled for adult mosquito control.—Mosq. News, 1972, v. 32.
29. Brooke J. P. Trends in insect vector control outside the USA.—Mosq. News, 1976, v. 36, N 4.

K. P. Koutzenogii, A. B. Kiskin, A. N. Ankilov

PROBLEMS OF OPTIMIZATION OF FLYING PEST CONTROL BY AEROSOL INSECTICIDES

A model is proposed to quantitatively describe the efficiency of aerosol insecticides applied to flying pest control.

An interpolation formula for the cross-section of aerosol particle capture by flying insects has been obtained on the basis of available experimental data. The solution of the semiempirical equation of turbulent diffusion has been used to derive the formula for calculations of concentration impulse. It has been shown that there are optimum particle sizes when the application rate of the insecticide is minimum. The existence of aerosols with the optimum size is accounted for by the size dependence of both the capture cross-section and the concentration impulse.

Within our model, the optimum particle size has been found for the ground aerosol application to control mosquitoes, flies and locusts in the period of inversion. The variation of the optimum size and the application rate of the insecticide with increasing effective swath has been examined.

In the case of mosquito control, the calculated values of the optimum particle size and the application rate are in satisfactory agreement with field experiment.

УДК 636.086.15+581.154

А. В. АКСЕНОВИЧ

СВЯЗЬ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВОМ ЛИЗИНА И ПИТАТЕЛЬНОЙ ЦЕННОСТЬЮ ЗЕРНА LYS-ЛИНИЙ ЯЧМЕНЯ

В опытах на цыплятах, свиньях, мышах и крысах показано, что зерно линии Hiproly CI 3947 и ее гибридов с возделываемыми сортами отличается повышенной питательной ценностью [1—3]. Считается, что это преимущество в основном обусловлено большим количеством незаменимой аминокислоты лизина в белках зерна [1]. Однако оценка связи между количеством лизина в зерне ячменя и его питательной ценностью не проводилась. Установлено, что питательная ценность зерна линии Hiproly ниже ожидаемой из-за присутствия в зерне ингибиторов пищеварительных ферментов [1]. В данной работе оценивали корреляционную и регрессионную зависимость между количеством лизина и питательной ценностью зерна четырех гибридов между линией Hiproly и сортом Непологающий 1.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сорт Непологающий 1 взят из коллекции СибНИИРСа, линия Hiproly CI 3947 — от д-ра L. Munck. Гибриды между ними получены по схеме двойных прерывистых беккроссов [4]. В итоге шестилетней работы выделили несколько линий с хорошим урожаем, которые назвали lys-линиями (по гену lys, детерминирующему высокое содержание лизина в зерне линии Hiproly). Четыре такие линии репродукции 1976—1979 гг. оценивали на питательную ценность в модельных опытах на мышах, гибридах первого поколения от скрещивания линии Swiss с линией СВА, по методике, описанной Кьюйтсом [5]. Для этого 20-дневных мышей-самцов весом 9—11 г в течение 14 сут вдоволь кормили мукой из зерна изучаемых форм ячменя (добавляя в муку минеральные соли и витамины). Учитывали привес животных и количество съеденного корма. В качестве контроля в каждом опыте отдельную группу мышей кормили мукой из зерна Винер того же года репродукции, что и зерно испытываемой линии (Винер — стандарт госсортоспытаний в Новосибирской области). Таким образом, для каждой линии получали не только абсолютные показатели питательной ценности, но и относительные — в сравнении с сортом Винер.

Количество белка в зерне определяли методом Кьельдаля. Количество лизина оценивали двумя методами: колориметрическим, на основе пингидрина [6] и хроматографическим, на аминокислотном анализаторе Beckman 121. Для опытов использовали зерно полевой репродукции, полученное на экспериментальном поле Института цитологии и генетики СО АН СССР (Новосибирск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены результаты опытов, которые проводили в 1977—1979 гг. на свежем зерне соответствующих лет репродукции. Видно, что все линии существенно превысили стандарт своего года репродукции по затратам корма на единицу привеса (уровень значимости $p = 0,05$). Различия по привесу со стандартом существенны только для голозерных форм (лишь одна линия с пленчатым зерном репродукции 1979 г. — 659Н — превысила стандарт). Известно, что вес линейного животного данной возрастной группы при правильно сбалансированном питании в значительной степени определяется его генотипом [7]. Поэтому наблюдаемое при кормлении зерном голозерных линий существенное увеличение привеса указывает, на наш взгляд, на приближение химического состава их зерна к оптимуму сбалансированности. Линии с пленчатым зерном существенного увеличения привеса не вызвали, хотя в отдельных случаях их зерно было так же богато лизином, как зерно голозерных форм (например, линия 659Н 1977 г. репродукции, см. табл. 1).

Зерно каждой линии разных лет репродукции не различается по питательной ценности (см. табл. 1, $p = 0,05$). Этот факт интересен и важен в практическом аспекте, так как опровергает предположение, что преимущество высоколизинных линий над стандартом не будет воспроизводиться в отдельные годы из-за высокой фенотипической изменчивости количества белка и лизина в зерне. Действительно, зерно отдельных линий разных лет репродукции резко различается по количеству лизина из-за сильного отличия погодных условий в эти годы. Однако известно, что высокий уровень паратипической изменчивости количества белка и лизина в зерне обусловлен главным образом высокой изменчивостью количества малопитательных запасных белков при относительно постоянстве количества высокопитательных функциональных белков [8]. Это и объясняет, вероятно, сохранение преимущества питательной ценности

Таблица 1

Питательная ценность зерна lys-линий ячменя в сравнении с зерном сорта Винер

Форма		Количество в зерне			Число мышей	Среднее ± ошибка среднего	
		белка N x 6,25, %	лизина, мг в 100 г			Привес, г/сутки	Затраты зерна в г на 1 г привеса
			на колориметре	на анализаторе			
Винер	77	15,9	320	480	16	0,61 ± 0,03	6,7 ± 0,2
	78	14,3	260	320	16	0,59 ± 0,03	7,1 ± 0,2
	79	14,7	290	380	24	0,58 ± 0,07	5,7 ± 0,4
249Н	77	17,3	470	460	8	0,52 ± 0,07	5,5 ± 0,3*
	78	15,3	310	360	8	0,62 ± 0,07	6,2 ± 0,4*
	79	14,5	304	390	8	0,56 ± 0,11	4,0 ± 0,6*
659Н	77	17,9	590	550	16	0,58 ± 0,05	4,1 ± 0,4*
	78	16,7	330	400	9	0,65 ± 0,05	5,7 ± 0,3*
	79	16,9	405	450	8	0,85 ± 0,05*	4,3 ± 0,2*
800Н	78	18,5	450	440	8	0,68 ± 0,02*	5,4 ± 0,4*
1289Н	76	19,1	610	550	8	0,73 ± 0,10*	4,6 ± 0,7*
	77	18,6	410	610	8	0,83 ± 0,05*	5,8 ± 0,6*
	78	16,8	370	410	8	0,66 ± 0,02*	5,3 ± 0,4*
	79	61,5	450	430	8	0,79 ± 0,05*	4,7 ± 0,1*

Примечания. Формы 249Н и 659Н — пленчатые, 800Н и 1289Н — голозерные. Звездочка обозначает, что разность с сортом Винер существенна; $p=0,05$.

зерна lys-линий над стандартом из года в год, наблюдаемое в нашем опыте.

По данным, представленным в табл. 1, мы вычислили коэффициенты корреляции между количествами лизина в зерне, привесом и затратами корма на 1 г привеса мышей (табл. 2). По принятым градациям [9], корреляционная связь «количество лизина — привес» оказалась средней, а связь «количество лизина — затраты корма» — сильной. Однако существенных различий между всеми коэффициентами корреляции не отмечено ($p=0,05$). Метод измерений не повлиял на величину и существен-

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между количеством лизина в зерне lys-линий, привесом и затратами зерна на 1 г привеса мышей

Связь	Коэффициент корреляции
<i>Измерено на колориметре</i>	
Затраты — количество лизина	0,76
Привес — количество лизина	0,56
<i>Измерено на анализаторе</i>	
Затраты — количество лизина	0,68
Привес — количество лизина	0,59

Примечание. Уровень значимости всех связей менее 0,05.

ность корреляционной связи между количеством лизина и затратами корма. Таким образом, данные, полученные с помощью точной нингидриновой методики, находятся в столь же сильной и существенной корреляционной связи с затратами корма, как и данные, полученные на прецизионном аминокислотном анализаторе. По-видимому, это обусловлено тем, что нингидриновый реагент взаимодействует только с водо- и солаерастворимыми белками (т. е. с легкоусваиваемыми при пищеварении) и поэтому отличается высокой разрешающей способностью в отношении их количеств-

ва [10]. Аминокислотный анализатор дает точные сведения о количестве лизина во всех белках, часть которых малодоступна или вовсе недоступна для пищеварения. Поэтому данные нингидриновой методики и найдутся, на наш взгляд, в столь сильной связи с параметрами питательной ценности.

По данным, представленным в табл. 1, мы составили уравнения регрессии между количеством лизина и затратами корма.

$$Y = 2,23 + \frac{1355,5}{X}, \quad (1)$$

$$Y = 2,50 + \frac{1375,0}{X}, \quad (2)$$

где Y — затраты корма в граммах на грамм привеса мышей, X — количество лизина в зерне в миллиграммах на 100 г зерна.

Уравнение (1) описывает зависимость между количеством лизина, оцененным нингидриновым методом, и затратами корма. Уравнение (2) — зависимость между количеством лизина, определенным на анализаторе, и затратами. В обоих случаях имеет место сходная обратно пропорциональная зависимость. По-видимому, эти уравнения регрессии можно использовать для предсказания питательной ценности зерна новых линий на основе данных о количестве лизина в их зерне, не измеряя питательную ценность на мышах. Это значительно облегчит работу, так как для анализа количества лизина в зерне требуется 10 зерен и меньше часа рабочего времени, а для анализа питательной ценности — более 500 г зерна (которое на начальных этапах создания линии невозможно получить) и 2 недели. Однако следует помнить, что такой прогноз является весьма приближенным, так как на питательную ценность влияет не только количество лизина в зерне, но и твердость, количество мякоти, наличие ингибиторов пищеварительных ферментов и т. д. [1]. Поэтому составлять и использовать подобные уравнения регрессии можно для генетически близкого селекционного материала (в нашем примере — для высоколизинных рекомбинатов, полученных на основе одного сорта после нескольких возвратных скрещиваний).

ВЫВОДЫ

1. Затраты зерна на 1 г привеса лабораторных мышей у четырех изученных lys-линий репродукции 1976—1979 гг. существенно ниже затрат зерна сорта Винер.

2. Отмечена сильная корреляционная связь между количеством лизина в зерне четырех lys-линий и затратами зерна 1 г привеса мышей (— 0,76 при определении лизина колориметрическим методом и 0,68 — при определении лизина в зерне на аминокислотном анализаторе).

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/1 1980

ЛИТЕРАТУРА

- Munck L. Improvement of nutritional value in cereals.— *Hereditas*, 1972, 54, 1.
- Newman C. W., Eslick R. F., Rasmuson R. S. Nutritional value of Hiproly barley proteins.— *J. of Animal Sci.*, 1973, 37.
- Thomke S., Rundgren M., Elwinger K. Evaluation of Hiproly-type barleys fed to rats, pigs, broilers and laying hens.— *Swedish J. of Agricultural Research*, 1978, 8 (17).
- Кюйтс Х. Теоретические основы селекции высококачественных сортов ячменя.— В кн.: Сб. науч. тр. Эстон. НИИ земледелия и мелиорации, вып. 38. Таллин, 1977.
- Kuuts H. Odra sordiarituse uue mad meetodid rootsis. Tallin, Valgus, 1971.
- Ермаков А. Методы биохимических исследований растений. Л., Колос, 1972.

7. Питание в профилактической медицине. Женева, Всемир. организация здравоохранения, 1978.
8. Трофимовская А. Я. Пути повышения эффективности селекции ячменя и овса.— В кн.: Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1977, 59, 5.
9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., Колос, 1979.
10. Laberge D. E., Metcalfe D. R., Tkachuk R. Comparison of methods for lysine screening in barley.— Can. J. Plant Sci., 1976, 56.

A. V. Aksenovich

CORRELATION BETWEEN LYSINE CONTENT AND NUTRITIVE VALUE OF GRAIN OF 4 SPRING BARLEY LYS-LINES

Grain of 4 lys-lines (Hiproly-analogues of spring barley variety Nepolegaushii 1) were sufficiently higher ($p=0,05$) by nutritive value than one of variety Viner in feeding experiments on mice. Correlation coefficient between lysine content and expenditure of grain on weight increase of lys-lines was as strong, as 0,76.

УДК 633.11+631.523

Ф. П. ЛЕОНТЬЕВ

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ, ПОЛУЧЕННЫХ ОТ СКРЕЩИВАНИЯ *TRITICUM AESTICUM* L. С *TRITICUM TIMOPHEEVI* ZHUK.

Большинство возделываемых сортов мягкой пшеницы не обладает устойчивостью к болезням, поэтому сельское хозяйство теряет значительную часть генетически обусловленной потенциальной продуктивности сортов. Для получения устойчивых сортов мягкой пшеницы предпринимаются попытки использовать отдаленную гибридизацию. Уникальным в роде *Triticum* является тетраплоидный вид пшеницы *Triticum timopheevi* Zhuk., который имеет комплексный иммунитет ко всем основным болезням пшеницы. Однако 50-летние попытки получить мягкую пшеницу с комплексным иммунитетом *T. timopheevi* не привели к практическим результатам, за исключением очень редких случаев [1, 2]. У гибридов первого поколения от скрещивания *T. timopheevi* со всеми другими видами пшениц наблюдается сильное нарушение в мейозе вследствие цитологической и генетической изоляции скрещиваемых форм. Поэтому до сих пор остается актуальным поиск более эффективных приемов передачи генетического материала *T. timopheevi* мягкой пшенице.

Нами предпринято цитогенетическое изучение трех пентаплоидных гибридов [3, 4], полученных от скрещивания *Triticum aestivum* L. ($2n=42$) с *Triticum timopheevi* Zhuk. ($2n=28$), и установлено наличие межсортового разнообразия по конъюгации хромосом в первой метафазе мейоза. В настоящем сообщении рассматриваются результаты цитогенетического анализа гибридов первого и второго поколений первого беккрасса с целью выяснения цитогенетической стабилизации изучаемых гибридов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гибриды первого поколения от скрещивания трех сортов мягкой пшеницы с *Triticum timopheevi* var vit. Zhuk. служили в качестве материнских форм; они были опылены повторно исходными сортами *Triticum*

aestivum L. Полученные от этих гибридов зерна служили материалом для дальнейших исследований. Схема скрещивания:

$$\frac{(T \cdot aestivum \times T \cdot timopheevi) F_1 \times T \cdot aestivum}{B^2 T \cdot t F_1}$$

Здесь и ниже использованы такие сокращения: В — *T. aestivum*; Т. t — *T. timopheevi*; С-29 — Саратовская 29; Н-67 — Новосибирская 67; П-28 — Пиротрик 28; $B^2 T \cdot t F_1$, $B^2 T \cdot t F_2$ — гибриды первого и второго поколений первого беккрасса.

При получении гибридов опыление проводили принудительным и свободно-ограниченным методами.

Растения для изучения мейоза были зафиксированы в фиксаторе Ньюкомера. Мейоз изучали в материнских клетках пыльцы (МКП) на временных давленных препаратах, окрашенных в 2%-ном растворе ацетокармина. Учитывали униваленты (I), биваленты (II), триваленты (III), тетраваленты (IV).

Фертильность (озерненность) растений $B^2 T \cdot t F_1$, $B^2 T \cdot t F_2$ определяли по методу Сирса [5].

$$\text{Фертильность} = \frac{\text{общее число зерен в первичных цветках колоса}}{\text{общее число первичных цветков в колосе}} \cdot 100.$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Стерильность гибридов первого поколения от скрещивания *T. aestivum* с *T. timopheevi*, очевидно, обусловлена наличием большого числа нарушений в мейозе, что может быть следствием структурных и генетических различий между хромосомами *T. aestivum* и соответствующими хромосомами *T. timopheevi*. Для восстановления фертильности гибриды первого поколения были беккрассированы исходными сортами мягкой пшеницы. Такое скрещивание дает возможность установить количество функционирующих женских гамет у гибридов первого поколения. В зависимости от комбинации скрещивания формируется от 4 до 11% функционирующих женских гамет (табл. 1), которые содержат 15—22 хромосомы. Наибольшая вариабельность по числу хромосом в функционирующих женских гаметах характерна для комбинации П-28 $B^2 T \cdot t F_1$.

В табл. 1 показано количество полученных гибридных зерен $B^2 T \cdot t F_1$. Однако в результате их несовместности по каждой комбинации теряется почти 50% генотипов. Остальные гибридные зерна дали нормальные всходы и дошли до взрослого состояния. Но, в зависимости от комбинации скрещивания, оказались частично или полностью фертильными только 22% растений у комбинации С-29 $B^2 T \cdot t F_1$, 29% — у Н-67 $B^2 T \cdot t F_1$,

Таблица 1
Скрещиваемость гибридов первого поколения *T. aestivum* × *T. timopheevi* с исходными сортами мягкой пшеницы в зависимости от методов опыления, $\bar{x} \pm s_x$

Комбинация	Принудительный метод			Свободноограниченный метод		
	Число опыленных цветков	Число завязавшихся зерен		Число опыленных цветков	Число завязавшихся зерен	
		шт.	%		шт.	%
С-29 $B^2 T \cdot t F_1$ × С-29	796	17	2,1 ± 0,53	1255	53	4,2 ± 0,91
Н-67 $B^2 T \cdot t F_1$ × Н-67	910	37	4,0 ± 0,61	902	62	6,9 ± 1,10
П-28 $B^2 T \cdot t F_1$ × П-28	272	18	5,1 ± 0,85	746	81	10,9 ± 1,28

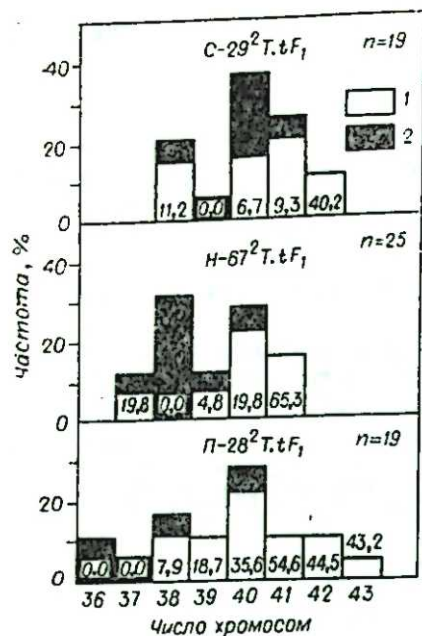


Рис. 1. Частота растений с разным числом хромосом у гибридов первого поколения первого беккросса.

Цифры в столбцах — средняя фертильность растений; 1 — доля частично фертильных и фертильных растений; 2 — доля стерильных растений.

35% — у П-28²T.tF₁. Расчеты произведены исходя из общего числа посаженных гибридных зерен.

Цитологические характеристики получены в результате изучения М1 мейоза в МКП. На рис. 1 представлена характеристика гибридов по числу хромосом. У гибридов С-29²T.tF₁ встречаются растения, имеющие в соматическом наборе 2n = 38 — 42 хромосомы, у комбинации H-67²T.tF₁ 2n = 37 — 41, а гибридная популяция П-28²T.tF₁ характеризуется 2n = 36 — 43 хромосомными растениями. Все гибриды представлены только анеуплоидными расте-

ниями (табл. 2). В зависимости от комбинации скрещивания наблюдается разница по фертильности. Наибольший уровень фертильности наблюдается у комбинации П-28²T.tF₁. Для нее характерен и более стабильный мейоз. Так, в 40-хромосомной группе у комбинации П-28²T.tF₁ встречается от 3,3 до 6,2 унвалентов на клетку, в то время как у гибрида С-29²T.tF₁ — от 5,3 до 10,9 унвалентов (табл. 3). Точно такая же конъюгация характерна для других хромосомных групп растений, где наблюдается тенденция связи между уровнем фертильности и стабильностью мейоза. У комбинации С-29²T.tF₁ полностью стерильными оказались 61% растений от общего числа сохранившихся к концу вегетации, у комбинации H-67²T.tF₁ — 47%, а у П-28²T.tF₁ — 41% (рис. 2).

Таким образом, при получении гибридов В²T.tF₁ и потомства от них приходится сталкиваться в основном с тремя лимитирующими факторами: формированием незначительного количества функционирующих женских гамет у гибридов первого поколения, низкой жизнеспособностью и стерильностью гибридных растений В²T.tF₁. Однако наличие полиморфизма по всем этим лимитирующим факторам позволяет отбирать такие гибриды, где их действие выражено в меньшей степени. Так, у комбинации П-28²T.tF₁ формируется в 2 раза с лишним больше функционирующих женских гамет, чем у С-29²T.tF₁. За счет стерильности гибридов эта комбинация теряет в 1,5 раза меньше гибридных растений, чем С-29²T.tF₁, кроме того, в ней обнаружено в 1,4 раза больше, чем у С-29²T.tF₁, фертильных или частично-фертильных растений.

Результаты цитологического анализа гибридов В²T.tF₂ приведены на рис. 3. Число хромосом колебалось в пределах 2n = 37 — 45. У комбинации С-29²T.tF₂ наиболее часто встречаются рас-

Таблица
Частота анеуплоидных и эуплоидных растений у гибридов В²T.tF₂

Комбинация	Анеуплоидные растения, %		Эуплоидные растения, %
	всего	в том числе с телоцентр. хромос.	
С-29 ² T.tF ₂	94,0	2,0	6,0
H-67 ² T.tF ₂	95,0	1,0	5,0
П-28 ² T.tF ₂	98,0	3,6	2,0

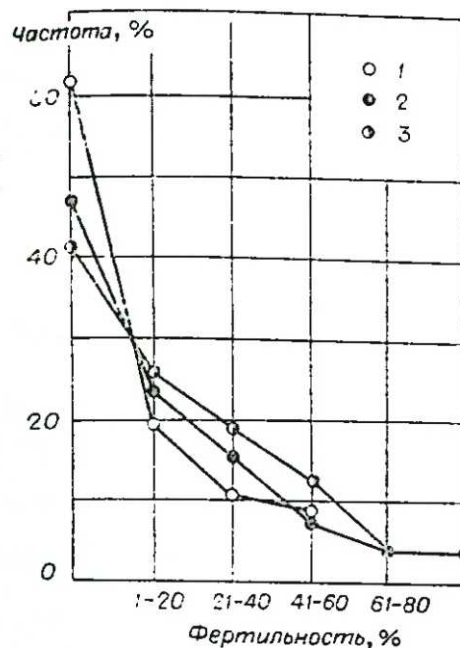


Рис. 2. Фертильность (зерненность) гибридных растений первого поколения первого беккросса.

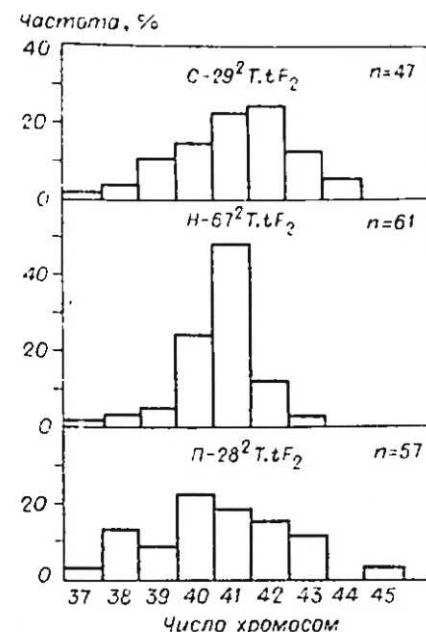


Рис. 3. Частота растений с разным числом хромосом у гибридов второго поколения первого беккросса.

тения с числом хромосом, равным 2n = 42, у комбинации H-67²T.tF₂ растения с 2n = 41, а у П-28²T.tF₂ — с 2n = 40. Основную долю составляли анеуплоидные растения, среди них с частотой от 1,6 до 3,6% (в зависимости от комбинации скрещивания) встречались растения, которые имели одну телоцентрическую хромосому. Частота эуплоидных растений (21¹¹) варьировала в разных комбинациях (табл. 2).

Во втором поколении первого беккросса фертильность растений значительно возросла по сравнению с первым поколением первого беккросса (рис. 4). Это, очевидно, обусловлено тем, что все стерильные и слабофертильные растения в В²T.tF₁ элиминировали. Фертильность растений с числом хромосом 2n = 41 — 42 оказалась наивысшей.

На основе изучения мейоза гибридные растения В²T.tF₂ суммарно по всем группам хромосом были разделены на 48 классов по модальным конфигурациям хромосом: трисомии 21¹¹ + 1¹¹¹; эуплоиды 21¹¹; моносомии 1¹ + 20¹¹; двойные моносомии 2¹ + 19¹¹ и т. д. Кроме таких классов растений встречались анеуплоидные растения, имеющие от 1 до 2 тривалентов на клетку. Судя по частоте, хромосомы, участвующие в формировании тривалентов, очевидно, представлены в тройной дозе. Довольно часто встречаются растения с одной транслокацией. У гибридов В²T.tF₂ почти во всех группах растений по сравнению с гибридами В²T.tF₁ мейоз стал более стабильным. Например, в 44-хромосомной группе наибольшую часть растений составляет класс моносомных растений (у комбинации С-

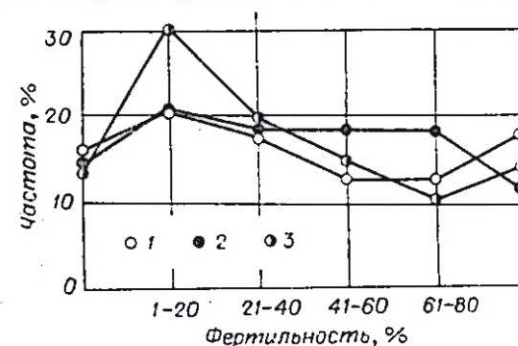


Рис. 4. Фертильность (зерненность) гибридных популяций второго поколения первого беккросса.

Таблица 3
Характеристика конъюгации хромосом у гибридов В²Т. tF₁

Комбинация	№ растений	Число клеток	Ассоциации хромосом, \bar{x}					Фертильность растений, %
			I	II	III	IV	V	
1	2	3	4	5	6	7	8	9

40 хромосом

С-29 ² Т. tF ₁	1-5	30	10,9 6-16	14,4 11-17	0,1 0-1		0,0	
	1-6	10	10,1 8-14	14,7 13-16	0,16 0-1		0,0	
	1-7	25	6,4 3-10	16,6 15-18	0,12 0,1		0,0	
	1-8	15	6,0 2-9	15,1 14-16	1,27 0-2		20,8	
	1-9	30	5,6 3-7	15,7 14-17	1,0 1		0,0	
	1-10	30	5,3 3-9	15,7 14-17	1,1 1,2		19,0	
	Н-67 ² Т. tF ₁	2-14	15	9,1 3-10	15,0 15-18	0,31 0-1		16,7
		2-15	30	7,0 4-14	16,5 13-18			35,3
		2-16	30	7,0 4-10	16,5 15-18			22,2
		2-17	30	4,9 3-9	16,6 14-18	0,6 0-1	0,03 0-1	19,2
П-28 ² Т. tF ₁	2-18	40	5,1 3-8	16,9 15-18	0,37 0-1		0,0	
	3-8	25	6,2 3-9	14,6 13-17	1,48 1-2	0,04 0,1	46,8	
	3-9	30	4,2 2-9	14,3 12-19	2,4 1-4		35,3	
	3-10	30	4,1 3-7	16,4 15-18	0,9 0-2	0,1 0-1	66,7	
	3-11	30	3,3 2-7	15,8 13-17	0,93 0-2	0,57 0-2	37,0	

41 хромосома

С-29 ² Т. tF ₁	1-11	20	9,9 5-14	14,4 12-18	0,76 0-2		0,0
	1-12	20	9,2 2-16	14,2 10-17	1,0 0-2	0,15 0-1	3,3
	1-13	30	5,5 2-10	16,2 12-18	0,93 0-1	0,07 0-1	21,4
	1-14	30	5,4 3-11	17,8 15-19			12,5
Н-67 ² Т. tF ₁	2-19	25	6,7 4-9	16,3 13-18	0,43 0-1	0,09 0-1	73,1
	2-20	30	5,7 2-13	16,5 11-19	0,63 0-2	0,1 0-1	52,9
	2-21	30	5,2 2-10	16,5 14-19	0,4 0-1	0,4 0-2	53,3

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9
П-28 ² Т. tF ₁	2-22	30	3,4 1-8	17,5 12-19	1,23 0-3	0,3 0-1	0,17 0-1	82,1
	3-12	30	5,4 3-9	17,7 15-19		0,04 0-1		54,8
	3-13	40	1,6 1-5	19,7 18-20				54,5

Примечание. В числителе — среднее значение конъюгации, в знаменателе — предел варьирования признака.

29²Т. tF₂ — 30%, Н-67²Т. tF₂ — 55%, у П-28²Т. tF₁ — 55%), которые имеют стабильный мейоз. Средняя фертильность в этом классе у комбинации С-29²Т. tF₂ составляет 55,7%, у Н-67²Т. tF₂ — 71,3% и у П-28²Т. tF₂ — 90,6%.

Сильные нарушения в мейозе у гибридов первого поколения первого беккрасса, очевидно, свидетельствуют о том, что в функционирующих женских гаметах гибридов первого поколения сохранились некоторые критические хромосомы от *T. timopheevi*. Эти хромосомы, находясь в гибридах в гетерозиготном состоянии с хромосомами *T. aestivum*, приводят к нарушениям нормального течения мейоза. Во втором поколении мейоз несколько стабилизировался по сравнению с первым поколением первого беккрасса, и появлялись зуплоидные формы, где, вероятно, отдельные хромосомы перешли в гомозиготное состояние.

ВЫВОДЫ

1. Низкая частота формирования жизнеспособных женских гамет, слабая жизнеспособность гибридных зерен, полученных от скрещивания гибридов первого поколения с рекуррентным сортом мягкой пшеницы, большой уровень стерильности гибридных растений первого поколения первого беккрасса являются главными лимитирующими факторами, которые приводят к значительной потере гибридных растений. Наличие межсортового полиморфизма по этим показателям дает возможность подбирать такие сорта для скрещивания, где их действие выражено слабее. Таким сортом по результатам наших исследований является Пиротрикс 28.

2. Число хромосом в соматическом наборе у гибридов первого поколения первого беккрасса колеблется от 36 до 43; все растения анеуплоидные. Разные гибриды отличаются по степени стабильности мейоза. У комбинации П-28²Т. tF₁ наиболее стабильный мейоз, а у С-29²Т. tF₁ более нарушенный. Гибридные растения следующего поколения В²Т. tF₂ содержат от 37 до 45 хромосом.

3. Озерненность растений гибридных популяций имеет тенденцию к повышению в ряду последующих поколений и неодинакова у разных комбинаций скрещивания. Наибольшее число фертильных растений в первом поколении первого беккрасса выявлено в комбинации П-28²Т. tF₁.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
11/II 1980

ЛИТЕРАТУРА

- Allard R. W., Shands R. G. Inheritance of resistance to stem rust and powdery mildew in cytologically stable spring wheats derived from *Triticum timopheevi*. — *Phytopathology*, 1954, 44.
- Скuryгина Н. А. Получение иммунной мягкой пшеницы при гибридизации с *Triticum timopheevi* Zhuk. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М., Колос, 1970.

3. Леонтьев Ф. П., Будашкина Е. Б. Цитологическое изучение межвидовых гибридов *Triticum aestivum* L. × *Triticum timopheevi* Zhuk. — Цитология и генетика, 1980, т. 14, № 5.
4. Леонтьев Ф. П. Цитогенетическое исследование межвидовых гибридов первого поколения *Triticum aestivum* L. × *Triticum timopheevi* Zhuk. — Научн.-техн. бюл. Сиб. НИИРС, 1979, вып. 8—9.
5. Sears E. R. Chromosome pairing and fertility in hybrids and amphidiploids in the Triticine. — Missouri Agr. Expt. St. Res. Bull., 1941, N 337.

F. P. Leontjev

CYTOGENETICAL STUDIES
IN INTERSPECIFIC HYBRIDS FROM CROSSES
OF *TRITICUM AESTIVUM* L. × *TRITICUM TIMOPHEEVI* ZHUK

A cytogenetical analysis of F_1 and F_2 hybrids from interspecific *T. aestivum* × *T. timopheevi* crosses and backcrosses with three hexaploid wheat variety was carried out. The F_1 hybrid populations could be differentiated by the frequencies of fertile as partial fertile plants as well as meiotic aberrations. Only aneuploids with somatic chromosome numbers of 36 to 43 were evident. In F_2 plants the chromosome number ranged from 37 to 45. The frequency of euploids genotypes is related to a higher meiotic stability as well as fertility in this populations.

УДК 575.127

П. П. СТЕПОЧКИН, Н. С. ВЛАДИМИРОВ

ПЕРСПЕКТИВЫ СКРЕЩИВАНИЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ
С СИБИРСКИМИ ФОРМАМИ ТЕТРАПЛОИДНОЙ РЖИ

Успех в селекции тритикале пришел в последние годы благодаря получению гексаплоидных (6х) тритикале разного происхождения [1—5]. Этот уровень плодности для тритикале считается стабильным, чем частично объясняется большая продуктивность гексаплоидных тритикале по сравнению с октоплоидными (8х) [3, 6]. Но 8х тритикале в Сибири более морозо- и зимостойкие [7—11]. В их создании участвовали сорта мягкой пшеницы и диплоидной (2х) ржи, а в создании 6х тритикале — тетраплоидные (4х) сорта пшеницы и 2х ржи. Геномы 4х пшеницы, уступающей по зимостойкости мягкой, снижают зимостойкость 6х тритикале [11]. Создание озимых 6х тритикале с генетическим материалом зимостойких сортов мягкой пшеницы и ржи представляет большой теоретический и практический интерес, особенно в плане повышения зимостойкости в сочетании с цитогенетически стабильным уровнем плодности.

Цель настоящей работы — создание и обсуждение перспектив использования в селекции 6х форм тритикале с генетическим материалом мягкой пшеницы и высокоморозостойких 4х форм ржи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

За материнскую форму взята Ульяновка (стандарт по зимостойкости среди сортов мягкой пшеницы), а за отцовские — наиболее морозостойкие из 4х форм ржи: Удинская тетра и Долинская тетра, созданные на базе отселектированных в условиях Сибири высокоморозостойких 2х аналогов [12]. Скрещивали в 1974 г.

Проростки семян F_1 обрабатывали 0,01%-ным водным раствором колхицина (6 ч) и высаживали в грунт теплицы. У растений F_2 для определения плодности подсчитывали хромосомы на временных препаратах, приготовленных из кончиков корешков по стандартной методике [13]. У 12 проростков семян F_3 , полученных с трех растений F_2 , подсчитывали хромосомы и анализировали их состав с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом [14, 15].

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 1974 г. было опылено Удинской тетра 2530 кастрированных цветков пшеницы, а Долинской тетра — 720, получено по этим комбинациям скрещивания соответственно 40 (4,58%) и 157 (21,8%) гибридных семян. Они выглядели щуплыми, с недоразвитыми зародышем и эндоспермом и почти все оказались нежизнеспособными. Проросло только по одному зерну из каждой комбинации скрещивания.

Непормальное развитие семян вызвано диспропорцией пшеничных и ржаных хромосом в зародыше и эндосперме. Успеха в получении таких гибридов добиваются применением культуры зародышей [16].

Растение F_1 комбинации скрещивания Ульяновка × Долинская тетра было полустерильным. На нем завязались 11 семян. Цитологически проанализированы 4 проросшие зерна. У одного из них было 50 хромосом, у остальных — 54. Растения F_2 походили на растения 8х тритикале.

Более тщательно изучались гибриды комбинации скрещивания Ульяновка × Удинская тетра. Растение F_1 было полустерильным, а растения F_2 отличались по морфологии. Одно из них было фертильным и похожим на рожь. У остальных находили отдельные признаки ржи: опушение под колосом, плотное расположение колосков в колосе, удлиненное зерно. Эти растения выглядели так: второе растение — карликовое высотой 40 см, стерильное; третье — сильно раскустившееся, безостое и почти стерильное; четвертое — полуостистое с сильным опушением под колосом, 44-хромосомное, фертильное; пятое — безостое, без опушения под колосом, почти стерильное; шестое — остистое, плотноколосое, с хорошим опушением под колосом, фертильное.

Цитологическому анализу подвергали проростки семян F_3 с трех фертильных растений и один проросток семени с безостого растения, лишнего опушения под колосом.

С растения ржаного типа проанализировано четыре проростка, каждый имел по 14 хромосом. У всех хромосом рисунок дифференциального окрашивания типичен для хромосом культурной ржи (рис. 1). Таким образом, это растение оказалось аллорожью, т. е. рожью в цитоплазме мягкой пшеницы.

Состав хромосом определяли также у проростков семян с третьего растения (4 проростка), четвертого (1 проросток) и пятого (7 проростков). Результаты анализа приведены в таблице.

Проростки семян с полуостистого 44-хромосомного растения имели 40—44 хромосомы, из которых пшеничных было 28—34, а ржаных — 10—14. Проросток с растения, лишнего ржаных признаков, был пшеничным моносомиком. У 7 проростков семян с остистого растения числа хромосом варьировали от 43 до 46. В их составе были 29—32 пшеничные хромосомы. Число ржаных хромосом почти у всех проростков равнялось 14, т. е. они оказались стабильными

Состав хромосом 12 проростков семян F_3 (Ульяновка × Удинская тетра)

Номер материнского растения F_2	Номер проростка F_3	Число хромосом		
		пшеницы	ржи	общее
4	1	34	10	44
	2	28	12	40
	3	29	14	43
	4	32	12	44
3	5	41	0	41
	6	30	14	44
	7	32	14	46
	8	29	14	43
	9	32	14	46
	10	30	14	44
	11	29	16	45
	12	30	14	44

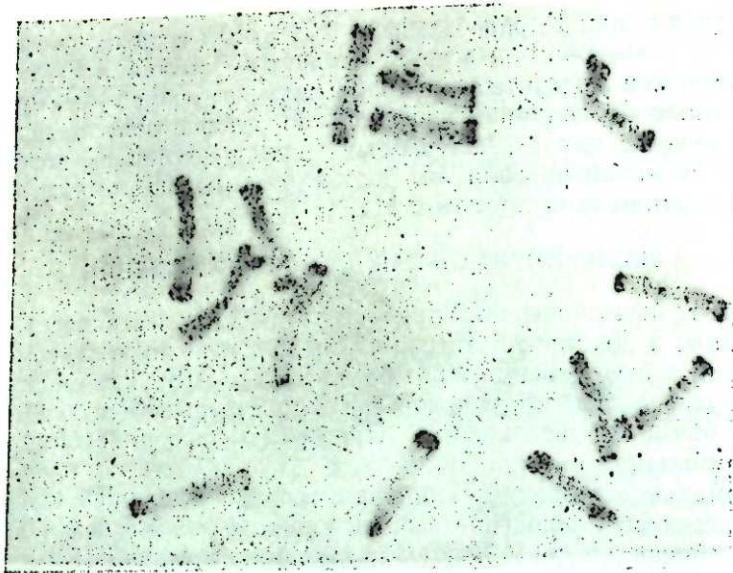


Рис. 1. Метафазная пластинка дифференциально окрашенных соматических хромосом аллоржи.

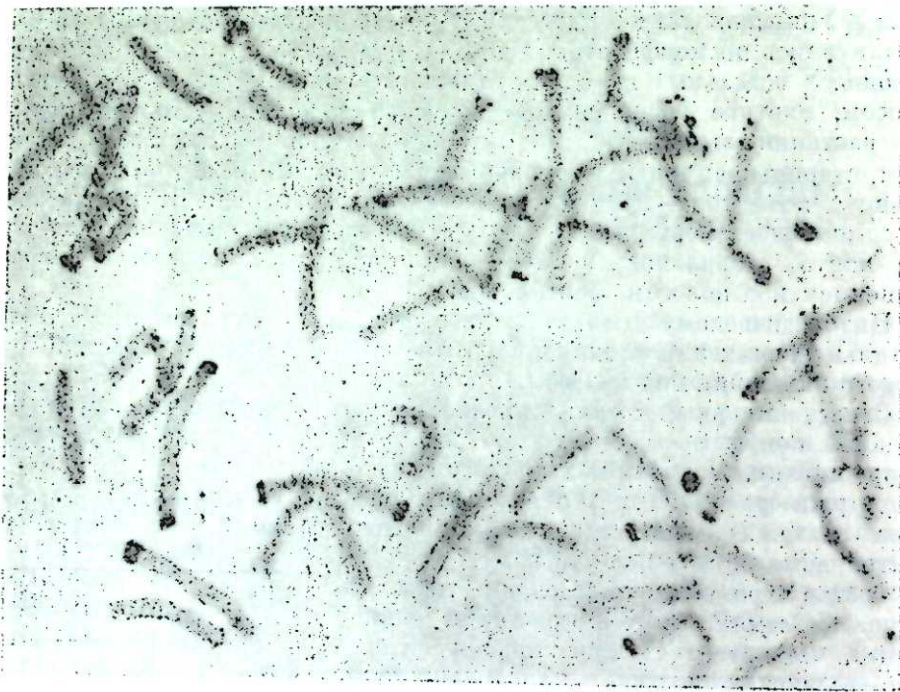


Рис. 2. Метафазная пластинка дифференциально окрашенных соматических хромосом растения тритикале. Видны 14 хромосом ржи и 30 хромосом пшеницы.

по числу хромосом ржи и нестабильными по числу хромосом пшеницы. Наиболее часто встречались 44-хромосомные проростки, включающие 30 хромосом пшеницы и 14 хромосом ржи (рис. 2).

Вероятно, в следующих поколениях будут появляться 42-хромосомные тритикале, имеющие 28 хромосом мягкой пшеницы и 14 хромосом

ржи. Возникновение таких форм в потомстве 35-хромосомного пшенично-ржаного гибрида предсказал В. Н. Лебедев [17]. Этот гибрид получился в результате вторичного опыления 2х рожью гибрида между мягкой пшеницей и 2х рожью. Очевидно, что по входящим в него геномам АВДРР он не отличается от гибрида F₁, получаемого скрещиванием мягкой пшеницы с 4х рожью. Количество хромосом ржи у большинства его потомков сохраняется вследствие парности гомологов и равно 14.

Хромосомы мягкой пшеницы элиминируют либо полностью (и тогда появляются растения аллоржи), либо частично. Не исключено, что процессу элиминации хромосом способствовало мутагенное действие колхицина, нарушающего функцию веретена деления. В результате этого некоторые хромосомы задерживаются в движении к полюсам деления, остаются в цитоплазме и лизируются [18, 19].

Несмотря на трудности преодоления низкой жизнеспособности гибридов F₁ между мягкой пшеницей и 4х рожью, метод создания исходного материала для селекции озимых тритикале на основе этих скрещиваний мы считаем перспективным для Сибири, где зимостойкость озимых культур определяется их морозостойкостью [20]. Таким путем получают формы оптимальной для тритикале плоидности. Они, в отличие от созданных другими способами, лишены генетического материала 4х пшеницы, которые по зимостойкости уступают мягкой пшенице. По мнению М. А. Махалина [11], замена хромосом геномов АВ 4х пшеницы хромосомами геномов А₁В₁ мягкой пшеницы у вторичных 6х тритикале увеличивает их зимостойкость. Мы предполагаем, что 6х тритикале с генетическим материалом только зимостойких сортов мягкой пшеницы и ультраморозостойких сортов ржи будут наиболее зимостойкими среди существующих форм 6х тритикале.

Кроме того, вследствие большого числа вариантов элиминации хромосом пшеницы возможно образование разнообразных по хозяйственно-полезным признакам растений тритикале, что также может представлять большую ценность для селекционеров.

ВЫВОДЫ

1. Получены гибриды от скрещивания мягкой пшеницы Ульяновка с двумя сортами тетраплоидной ржи.
2. От опыления 720 цветков пшеницы рожью Долинская тетра завязалось 157 семян (21,8%), а от опыления 2530 цветков пшеницы рожью Удницкая тетра — 40 семян (1,58%). Всхожими были по одному зерну F₁ из каждой комбинации скрещивания.
3. Потомство F₂ гибрида Ульяновка × Долинская тетра — октоплоидное.
4. Получены 6х формы тритикале в потомстве гибрида Ульяновка × Удницкая тетра.
5. Потомство F₂ (Ульяновка × Удницкая тетра) характеризовалось различными по морфологии растениями.
6. У изученных проростков семян F₃ этой комбинации скрещивания было от 40 до 46 хромосом, из них пшеничных — 28—34, ржаных — 10—16 (преимущественно 14).
7. Скрещивания мягкой пшеницы с сибирскими формами 4х ржи перспективны для создания высокозимостойких 6х тритикале.

Сибирский научно-исследовательский институт
растениеводства и селекции,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/XI 1977

1. Писарев В. Е., Жилкина М. Д. × Тритикало ($2n=42$).— Генетика, 1967, 4.
2. Махалин М. А., Груздева Е. Д. Получение новых форм пшенично-ржаных амфидиплоидов.— В кн.: Отдаленная гибридизация и полиплоидия. М., Наука, 1970.
3. Kiss A. Neue Richtung in der Triticale.— Züchtung. Z. Pflanzenzücht., 1966, 55, 5.
4. Шульдин А. Ф. Классификация геномов и биологический синтез трехвидовых пшенично-ржаных амфидиплоидов.— Цитология и генетика, 1970, 4, 2.
5. Цветков С. Возможности для создания новых продуктивных вторичных тритикало путем гибридизации Triticale и *Tr. Aestivum* L.— В кн.: Тритикале. Проблемы и перспективы. Ч. 2. Генетика и селекция, № 13, вып. 1. Каменная степь, 1976.
6. Krolow K. D. Aneuploidie und Fertilität bei amphidiploiden Weizen-Roggen-Bastarden (Triticale). II. Aneuploidie- und Fertilitätsuntersuchungen an einer oktaploiden Triticale-Form mit starker Abregulierungstendenz.— Z. Pflanzenzücht., 1963, 49, 3.
7. Писарев В. Е. Семь лет работы с озимой пшеницей в Сибири.— Генетика, 1970, 6, 10.
8. Писарев В. Е. Работа по тритикале в Сибири.— В кн.: Полиплоидия и селекция. Минск, Наука и техника, 1972.
9. Шепелев В. М. Некоторые итоги изучения тритикале в Западной Сибири.— Матер. Междунар. симпозиума. Тритикале. Изучения и селекция. Л., 1975.
10. Федорова Т. Н., Поленова И. Н., Тритикале В. Е. Писарева — допору морозостойкости в селекции пшеницы и пшенично-ржаных амфидиплоидов.— Матер. Междунар. симпозиума. Тритикале. Изучение и селекция. Л., 1975.
11. Махалин М. А. Некоторые генетические особенности синтеза зимостойких форм пшенично-ржаных гибридов и тритикале.— В кн.: Генетика и селекция отдаленных гибридов. М., Наука, 1976.
12. Владимиров Н. С. Селекция тетраплоидной озимой ржи в Сибири.— В кн.: Селекция, семеноводство и сортовая агротехника озимой ржи. Тез. докл. М., 1974.
13. Паушова З. П. Практикум по цитологии растений. М., Колос, 1974.
14. Шапова А. П. Дифференциальная окраска хромосом растений. *T. Secale cereale*.— Цитология, 1974, 16, 3.
15. Vosa C. G. The basic karyotype of rye (*Secale cereale*) analysed with Giemsa and fluorescence methods.— Heredity, 1974, 33, 3.
16. Lelley T. Effect of Nulli/Tetrasomic combinations of wheat chromosomes on the pairing of rye chromosomes in Triticale.— Z. Pflanzenzücht., 1976, 77, 2.
17. Лебедев В. Н. Новые явления в пшенично-ржаных гибридах. Киев, 1932.
18. Сидоров Б. П., Соколов П. Н. Лизис хромосом и блокада веретена.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1963, № 5.
19. Платонова Р. Н., Сахаров В. В., Картыш Л. И., Ольховенко В. П. Мутационное последствие колхицина (цитологические исследования). Сообщение 1.— Генетика, 1968, 14, 10.
20. Владимиров Н. С. Некоторые особенности культуры и селекции сибирского экотипа ржи.— В кн.: Селекция, семеноводство и агротехника озимой ржи. Сб. науч. тр. М., Колос, 1971.

P. I. Stepankin, N. S. Vladimirov

THE PERSPECTIVES OF CROSSES BETWEEN COMMON WHEAT AND SIBERIAN STRAINS OF TETRAPLOID RYE

Two wheat-rye hybrids F_1 have been obtained from the crosses of common wheat with two strains of tetraploid rye (Ulyanovka × Dolinskaya tetra and Ulyanovka × Udinskaya tetra). The progeny of the hybrids was found to be $8x$ and $6x$ respectively. The chromosome composition of 12 plantlets F_2 Ulyanovka × Udinskaya tetra was determined by Giemsa staining. The chromosome numbers of the plantlets varied from 40 to 46. They consisted of 28–34 wheat chromosomes and 10–16 (predominantly 14) rye chromosomes. Crosses between common wheat and Siberian strains of $4x$ rye are perspective for development of the winterhardy $6x$ triticale.

И. М. БОРОДИН, А. О. РУВИНСКИЙ

НОВАЯ МУТАЦИЯ В W-ЛОКУСЕ У ДОМОВОЙ МЫШИ

Известно, что в геноме мыши существуют районы с высокой частотой спонтанного мутирования. Таким районом является W-локус, локализованный в 5-й хромосоме. В нем обнаружено около 10 доминантных мутаций, различающихся по характеру проявления в гетерозиготе и выраженностью гомозиготного летального эффекта [1]. Ниже приводится краткое описание новой мутации в данном локусе.

Мутация обнаружена у самки линии СЗН/Не в виварии Института цитологии и генетики СО АН СССР. Самка имела белые пятна на лбу, груди, кончике хвоста и лапах. При скрещивании с нормальным самцом той же линии получено расщепление, близкое к 1:1. Расщепление в F_2 соответствовало 1:2:1 (см. таблицу). Наряду с нормальными и пегими потомками обнаружены полностью лишённые пигмента на туловище анемичные особи с пигментированными глазами (см. рисунок). Этот класс потомков погибал в 1–5-й день после рождения. Единственная особь такого фенотипа дожила до 11-дневного возраста. Эти данные позволяют предположить, что данная мутация наследуется по полудоминантному типу и анемичные потомки являются гомозиготами.

Тест на аллелизм с мутацией Splotch (1-я хромосома) дал негативные результаты, с мутацией W^y [2] (5-я хромосома) — позитивные. Среди 83 потомков от скрещивания гетерозигот новой мутации с особями $W^y/+$ получено 18 анемичных потомков, что соответствует ожидаемому расщеплению 1:3 ($\chi^2=0,5$). Этот результат позволяет рассматривать обнаруженную нами мутацию как аллель гена W и обозначить ее как W^N Dominant spotting Novosibirsk.

Следует отметить, что мутации W^N и W^y существенно отличаются по проявлению в гетерозиготе как друг от друга, так и от других ранее

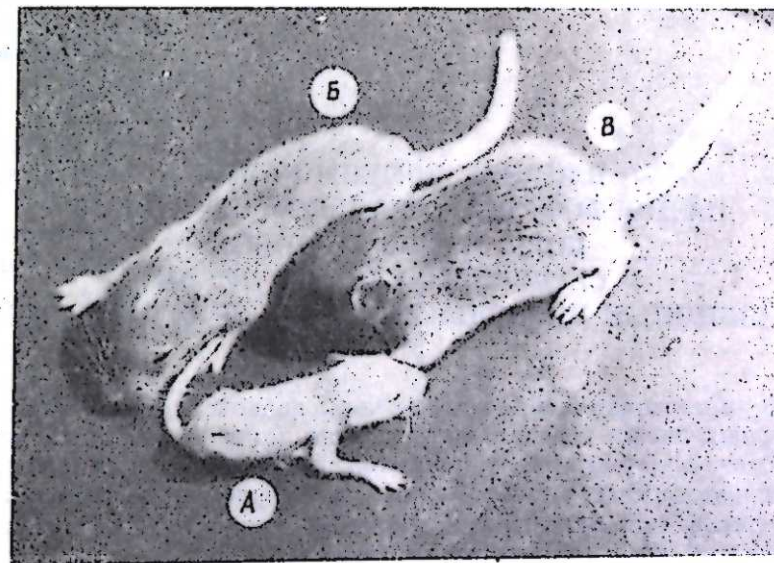


Рис. 1. Расщепление в потомстве от скрещивания $W^N/+ \times W^N/+$.

А — W^N/W^N , Б — $W^N/+$, В — $+/+$

Анализ расщепления при скрещивании мышей

Генотипы родителей	Генотипы потомков			χ²	P
	W ^N /W ^N	W ^N /+	++		
W ^N /++	—	39	52	1,86	<0,05
W ^N /+W ^N /+	15	45	22	2,50	<0,05

тации на генетическом фоне линии C57BL/6J, где пегость ограничивается небольшим пятном на груди. Мутация W^N обнаруживает неаллельные взаимодействия с генами *Spotch* (Sp) и *Piebald* (s), увеличивая размер пегости у дигетерозигот. Особенно большие пегости наблюдаются у мышей генотипа W^N/+, s/s.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/III 1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Biology of the Laboratory Mouse. 2nd ed. N. Y., McGraw-Hill. 1966.
2. Малашенко А. М. Новая линия мышей WR — высокочувствительная к цитогенетическому эффекту триТЭФ. — Цитология и генетика, 1979, т. 13, № 5.

P. M. Borodin, A. O. Ruvinsky

NEW MUTATION IN W-LOCUS OF LABORATORY MOUSE

The new mutation was discovered in the W-locus of laboratory mouse and designated as W^N (Dominant spotting Novosibirsk). The heterozygotes W^N/+ have the white spots on the head and the belly. The homozygotes W^N/W^N are fully white. They die in the first days after birth.

УДК 591.445+591.61

И. Д. ЛУЦЕНКО

ВЛИЯНИЕ ДОМСТИКАЦИИ
НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ
КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ
У СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ
В РАЗЛИЧНЫЕ ПЕРИОДЫ ПОСТНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Ранее проведенное исследование коры надпочечников у самок серебристо-черных лисиц, селекционируемых на доместикационный тип поведения и неселекционируемых, показало, что у доместичированных самок в период полового созревания наблюдаются существенные изменения в коре надпочечников, свидетельствующие о повышении функциональной активности сетчатой зоны и снижении функции пучковой зоны [1, 2]. В связи с этим представляло интерес провести морфологическое исследование коры надпочечников у самок и самок серебристо-черных лисиц двух поведенческих групп в различные периоды постнатального развития

описанных мутаций данного локуса [1]. Размер депигментированных участков у W^N/+ особей гораздо меньше, никогда не наблюдается осветление окрашенных районов. Особенно низка экспрессивность данной му-

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служили самцы и самки серебристо-черных лисиц, селекционируемых на доместикационный тип поведения (ручные) и неселекционируемых (относительно дикие). Животных получали на экспериментальной звероферме СО АН СССР. Лисиц забивали в возрасте 1,2 и 8 мес. Надпочечники исследованных животных фиксировали в жидкости Лилли, проводили через спирт-хлороформ и заключали в парафин. Срезы толщиной 3—5 мк окрашивали гематоксилин-эозином. Ширину зон и всей коры измеряли с помощью винтового окуляра-микрометра. Результаты исследования обрабатывали статистически.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По морфологическому строению надпочечники одномесячных и двухмесячных относительно диких и ручных щенят-самцов мало отличаются друг от друга: пучковая зона имеет типичное строение, ширина ее у щенят-самцов обеих поведенческих групп в эти возрастные периоды имеет почти одинаковые размеры. В морфологическом строении сетчатой зоны, а также в ширине ее тоже не обнаружено существенной разницы между относительно дикими и ручными щенятами-самцами серебристо-черных лисиц (см. таблицу).

В отличие от самцов у самок серебристо-черных лисиц в этих возрастных группах наблюдаются достоверные различия в морфологическом строении коры надпочечников и в ширине ее зон: ширина пучковой зоны у самок серебристо-черных лисиц, селекционируемых на доместикационный тип поведения, существенно меньше ширины данной зоны диких щенят, тогда как сетчатая зона у ручных самок-щенят значительно больше, чем у диких (рис. 1, таблица).

Ширина коры надпочечников и ее зон (мк) у диких и доместичированных серебристо-черных лисиц в различные периоды постнатального развития

	1 мес		2 мес		8 мес	
	дикие	доместичированные	дикие	доместичированные	дикие	доместичированные
Самцы						
Кора	554,0 ± 22,2	552,2 ± 24,8	705,5 ± 23,5	697,2 ± 25,0	824,2 ± 21,3	820,7 ± 27,3
Пучковая зона	65,5 ± 3,9	64,7 ± 3,3	73,4 ± 5,3	75,6 ± 4,2	80,0 ± 4,2	81,9 ± 4,7
Сетчатая зона	398,0 ± 12,3	374,4 ± 13,5	527,6 ± 11,2	502,3 ± 11,0	582,5 ± 12,0	550,2 ± 12,1*
	95,5 ± 6,5	112,8 ± 6,8	102,5 ± 6,5	116,3 ± 8,2	149,7 ± 8,5	198,6 ± 6,5*
Самки						
Кора	591,6 ± 35,0	599,2 ± 35,2	720,5 ± 30,5	727,6 ± 34,6	893,8 ± 45,0	894,6 ± 33,0
Пучковая зона	65,2 ± 3,8	64,8 ± 3,6	74,0 ± 4,7	77,3 ± 5,9	80,0 ± 3,4	83,8 ± 1,3
Сетчатая зона	439,0 ± 26,8	330,1 ± 17,3**	510,7 ± 19,7	428,8 ± 18,4**	713,4 ± 27,0	511,4 ± 18,0**
	87,4 ± 4,4	204,3 ± 14,1*	90,6 ± 6,1	221,3 ± 10,4*	104,6 ± 1,5	300,4 ± 13,0*

* p < 0,001 (одна анкеточка), ** p < 0,01 (две анкеточки).

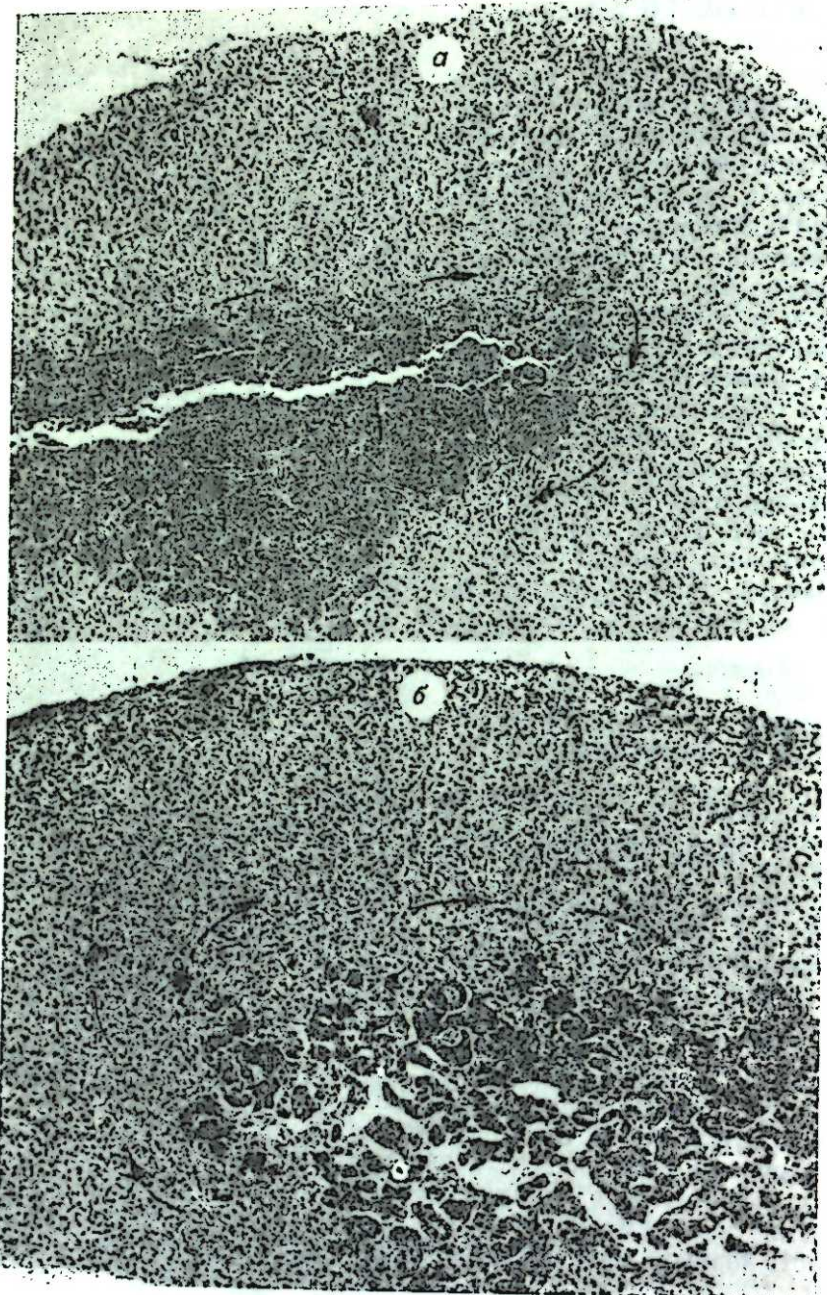


Рис. 1. Кора надпочечников дикой (а) и domesticированной (б) тридцатидневной самки серебристо-черной лисы. Сетчатая зона domesticированной лисы шире, чем у дикой. Окраска гематоксилин-эозином. 7×10 .

Очень существенные различия в строении коры надпочечников выявлены у восьмимесячных животных, т. е. в период полового созревания. У ручных самцов и самок серебристо-черных лис в пучковой зоне отмечается нарушение типичной структуры «столбов», капилляры расширены, довольно часты поля цитоллиза. Ширина пучковой зоны у этой группы лис достоверно меньше данной зоны диких животных (см. таблицу). Сетчатая зона у восьмимесячных domesticируемых самцов и самок серебристо-черных лис состоит из рыхло расположенных клеток. Клетки набухшие, с крупными прозрачными ядрами. Капилляры сетчатой зо-

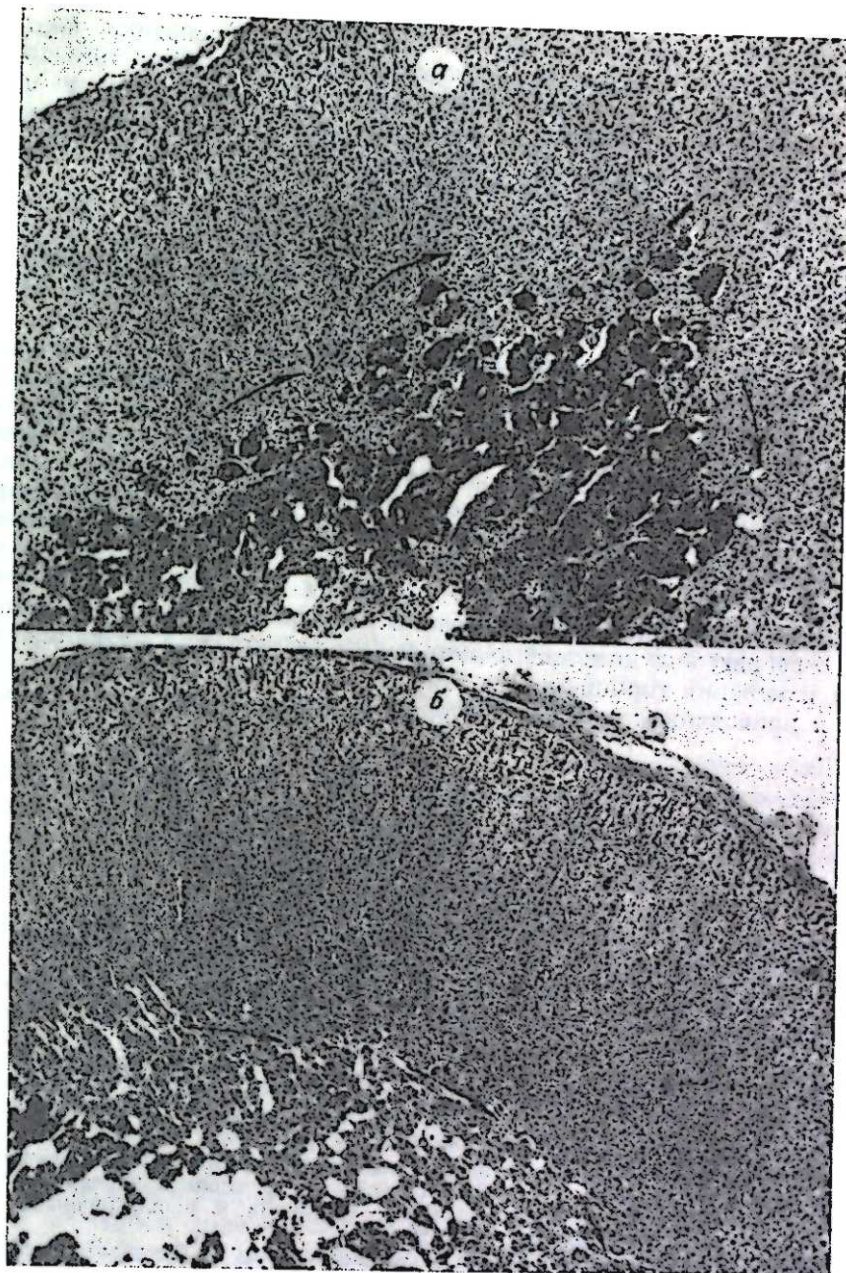


Рис. 2. Кора надпочечников дикой (а) и domesticированной (б) восьмимесячной лисы. а) Ширина сетчатой зоны узкая, местами едва прослеживается; б) ширина сетчатой зоны резко увеличена. Окраска гематоксилин-эозином. 7×10 .

ны расширены, часты кровоизлияния (рис. 2). Ширина сетчатой зоны у ручных животных существенно больше, чем у относительно диких (см. таблицу).

Сравнивая морфологические особенности строения коры надпочечников у самцов и самок серебристо-черных лис двух поведенческих групп, можно отметить наличие существенных различий, выраженных в пучковой и сетчатой зонах. На основании полученных данных складывается впечатление, что у domesticированных серебристо-черных лис в период полового созревания происходит снижение функциональной активности пучковой зоны. В литературе имеются данные, полученные на других

видах животных, свидетельствующим о снижении секреции кортизола надпочечниками в процессе полового созревания [3]. Кроме того, показано, что у domesticированных самок серебристо-черных лисиц в период половой зрелости наблюдается снижение секреции глюкокортикоидов [2]. Вполне вероятно, что и у ручных самцов в этот период также имеет место снижение секреции глюкокортикоидов.

Выявленные различия в строении сетчатой зоны у самок серебристо-черных лисиц с различным типом поведения во все исследованные возрастные периоды и у самцов в период полового созревания можно расценить как результат более высокой функциональной активности сетчатой зоны у ручных животных. Морфологические данные о состоянии сетчатой зоны у месячных и двухмесячных ручных самок коррелируют с имеющимися биохимическими данными по продукции эстрогенов надпочечниками, полученными у этих же групп животных [4]. Факт повышенной функции сетчатой зоны у восьмимесячных domesticированных серебристо-черных лисиц, возможно, отражает повышенную секрецию надпочечниками ручных животных андростендиона и дегидроэпиандростерона, которые, по имеющимся в литературе сведениям, первыми изменяются в процессе полового созревания [5, 6].

Таким образом, в процессе domesticации происходят существенные морфологические изменения в строении коры надпочечников у самцов и самок серебристо-черных лисиц, которые, по-видимому, являются следствием изменения гормонального статуса, вызванного влиянием domesticации и приводящего к более раннему половому созреванию ручных животных.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/XI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Колаева С. Г., Колпакова Л. Л., Луценко Н. Д. и др. Морфологические особенности строения коры надпочечников у domesticированных самок серебристо-черных лисиц.— ДАН СССР, 1975, 224.
2. Бажан И. М., Красс П. М., Колпаков М. Г., Трут Л. Н. Изменение секреторной активности коры надпочечников у серебристо-черных лисиц в процессе domesticации.— ДАН СССР, 1974, 216, 4.
3. Greiner J. W., Kramer R. E., Colby H. D. Changes in adrenocortical function in male and female guinea-pigs during maturation. J. Endocr., 1976, 70, 1.
4. Логвиненко Н. С., Красс П. М., Луценко Н. Д. Влияние domesticации серебристо-черных лисиц на онтогенез эстрадиол-секретирующей способности яичников и надпочечников. Материалы Всесоюз. генет. съезда. Л., 1978.
5. Гончаров Н. П., Казия Г. В., Асо Т. и др. Роль надпочечников и семенников в формировании пула половых стероидов в периферической крови самцов обезьян.— Пробл. эндокр., 1978, 24, 3.
6. Collu R., Ducharme J. R. Role of adrenal steroids in the regulation of gonadotropin secretion of puberty.— J. Ster. Biochem., 1975, 6.

N. D. Lutsenko

EFFECT OF DOMESTICATION ON THE MORPHOFUNCTIONAL STATE OF THE ADRENAL CORTEX IN SILVER FOXES IN DIFFERENT PERIODS OF THE POSTNATAL DEVELOPMENT

Clear-cut differences taking place under the influence of domestication have been found during morphological of the adrenal cortex in relatively wild and tame silver foxes.

In domesticated animals a decrease in the functional activity of zona fasciculata and increase in the reticular function were seen.

М. Н. ЮРИСОВА, Л. Н. ИВАНОВА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНОЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНОЙ СИСТЕМЫ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД У ЛИСИЦ С РАЗЛИЧНЫМ ДЕТЕРМИНИРОВАННЫМ ПОВЕДЕНИЕМ

Domesticация — это адаптация к новым условиям существования в неволе, которая влечет за собой снижение функциональной активности коры надпочечников [1, 2], а также меняет взаимоотношения между надпочечниками и гонадами [3]. Предполагается, что сдвиги эндокринного статуса обусловлены прежде всего изменением функций центральных механизмов регуляции желез внутренней секреции. Поскольку гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система (ГНС) принимает участие в различных реакциях адаптации, мы считаем целесообразным исследовать функциональную активность этой системы у серебристо-черных лисиц при их селекции по поведению. Литературные данные, посвященные изучению ГНС у животных в процессе одомашнивания, не найдены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводили на серебристо-черных лисицах экспериментального хозяйства СО АН СССР, селекционируемых в течение ряда поколений на domesticационное, ручное поведение (ручные лисицы), и животных промышленной популяции (агрессивные, дикие лисицы). Самцов-сеголеток в возрасте 8 мес и взрослых самок в возрасте 1 год 8 мес из этих двух различных по поведению группы забивали электрическим током в ноябре, вне сезона размножения. Мозг с гипофизом от 36 лисиц фиксировали жидкостью Буэна. Парафин-целлоидиновые срезы раскладывали на ступенчатые серии и окрашивали паральдегид-фуксинном (ПАФ) по Гомори — Габу с докрашиванием азокармином.

Каждую область ГНС микроскопировали на 10—15 срезах и оценивали функциональное состояние системы с использованием следующих количественных методик: 1) содержание ПАФ — положительного материала у каждого животного определяли в супраоптическом (СОЯ), постоптическом (ПОЯ), паравентрикулярном (ПВЯ) пептидергических ядрах, в перикарионах и в отростках порознь, в срединном возвышении (СВ) и в задней доле гипофиза (ЗДГ) путем визуальной оценки по 5-балльной шкале; 2) у каждого животного в СОЯ подсчитывали процентное содержание условно выделенных пяти «типов» нейросекреторных клеток, отражающих определенное функциональное состояние; 3) измерение диаметров ядер и ядрышек клеток СОЯ, а также моноаминергического аркуатного (инфундибулярного) ядра (АЯ) производили с помощью винтового окуляра-микрометра; 4) стереологическим методом подсчитывали относительное количество и площадь ядер питуицитов в области СВ.

Все полученные величины подвергали статистической обработке с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфофункциональный и цитометрический анализ крупноклеточных пептидергических гомори-положительных нейросекреторных ядер гипоталамуса (СОЯ, ПОЯ, ПВЯ), а также ЗДГ, проведенный по всем параметрам, указанным в методике, не выявил различий в состоянии этих фор-

Некоторые морфометрические показатели функционального состояния области медно-базального гипоталамуса серебристо-черных лисиц

Группа	Срединное возмещение				Первые клетки аркуатного ядра		
	содержание нейросекрета		питуициты		ядра, мк ²	ядрышки мк ²	
	балл	%	кол-во на ед. площади	площадь одного ядра, усл. ед.			суммарная площадь ядер в поле зрения, усл. ед.
♂ Сеголетки: агрессивные (10)	2,7	100%	122±5	21,1	261±6	496,5±28,6	5,5±0,4
ручные (10)	3,2	119%	117±9	18,3	215±11	474,4±18,9	5,2±0,3
♀ Взрослые: агрессивные (7)	1,8	100%	124±8	19,2	238±8	533,3±17,8	5,2±0,2
ручные (9)	2,7	150%	104±9	18,7	194±8	426,6±10,6	3,8±0,4

* Различия достоверны при $p < 0,05$.

маций между агрессивными и ручными животными. Лишь в области медно-базального гипоталамуса обнаружены некоторые отличия этих двух групп животных у самцов-сеголеток и более яркие — у взрослых самок.

Так, у молодых самцов агрессивной группы в области СВ выявлено умеренное содержание гомори-положительного вещества (см. таблицу), довольно светло окрашенного ПАФ. Отдельные гомори-положительные гранулы в расширениях нейросекреторных волокон расположены рыхло, иногда встречаются полуутопленные «тещи» тел Герринга. Кровоснабжение области СВ умеренное. Капилляры портальной системы часто проникают в гипоталамо-гипофизарный тракт. Клетки эпендимы разрыхлены, танцисты часто выходят из эпендимного слоя.

У молодых самцов ручной группы (по сравнению с агрессивной) как по ходу волокон так и в их расширениях выявляется большее содержание нейросекрета. Его типкториальные свойства и структура имеют определенные особенности: часто встречаются конгломераты неправильной формы, больших размеров, интенсивно окрашенные, гомогенного застойного характера, свидетельствующие о депонировании нейросекрета. Капилляры, чаще спавшиеся, выявляются не на каждом срезе. Число и размеры ядер питуицитов несколько уменьшены (см. таблицу). Эпендима плотным рядом выстилает полость III желудочка. Данные признаки свидетельствуют о тенденции к угнетению активности транспорта и выведения нейрогомонов в области СВ у ручных животных. У этой же группы выявлена тенденция к угнетению функции нервных клеток АЯ: меньшие объемы клеточных ядер и ядрышек свидетельствуют о пониженном уровне метаболизма этих нейронов.

Более яркие различия как в СВ, так и в АЯ, отмечены у взрослых самок. Большинство исследованных признаков у агрессивных и ручных лисиц различаются достоверно (см. таблицу). Кроме того, у агрессивных животных гораздо чаще встречаются контакты гомори-положительных волокон и терминалей с полостью III желудочка и с капиллярами первичной портальной системы в наружном и внутреннем слоях СВ.

Выявленные различия в состоянии нервных, глиальных и сосудистых компонентов СВ и АЯ свидетельствуют об угнетении метаболизма и,

по-видимому, нейрогомональной активности этих областей у лисиц ручной группы в ноябре.

Эти результаты хорошо согласуются с рядом литературных данных. Известно о тенденции к снижению кортикотропной активности гипофиза у доместцированных самок лисиц [2]. Соответственно в этот же сезон уровень кортикостероидов [4], а также прогестерона [5] в периферической крови у ручных самок и самцов значительно ниже, чем у диких, а надпочечники доместцированных лисиц *in vitro* секретируют пониженное количество глюкокортикоидов по сравнению с дикими [1]. Интересно отметить, что у самок эта последняя разница выражена сильнее. Однако зависит ли степень различий, выявленных нами, от пола или возраста, следует проверить специально.

Моноаминергическое АЯ исследователи связывают преимущественно с регуляцией гонадотропной функции гипофиза [6, 7]. Гомори-положительный материал многие авторы считают морфологическим эквивалентом CRF [8—10]. Электронно-микроскопические исследования показывают, что в контакт с системой портальных сосудов аденогипофиза вступают нейросекреторные терминали как моноаминергические, так и пептидергические, видимо, преимущественно гомори-положительные [10—12].

Таким образом, полученные нами данные об угнетении активности нейронов АЯ, а также нейросекреторных, глиальных и сосудистых компонентов области СВ у ручных лисиц по сравнению с агрессивными в ноябре, вне сезона размножения, очевидно, свидетельствуют о том, что в процессе селекции на доместикационный эффект угнетается активность центрального звена регуляции функций аденогипофиза в этот сезон.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/V 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Бажан Н. М., Красс П. М., Колпаков М. Г., Трут Л. Н. Изменение секреторной активности коры надпочечников у лисиц в процессе доместикации.— ДАН СССР, 1974, 216, 4.
2. Колпаков М. Г., Бажан Н. М., Красс П. М., Трут Л. Н. Функциональная активность гипофизарно-надпочечниковой системы у самок лисиц с различными наследственно детерминированными формами оборонительного поведения.— В кн.: Вопросы теоретической и прикладной генетики. Информ. материалы ИЦиГ СО АН за 1974 г. Новосибирск, 1975.
3. Трут Л. Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск, Наука, 1978.
4. Трут Л. Н., Науменко Е. В., Беляев Д. К. Изменение гипофизарно-надпочечниковой функции лисиц при селекции по поведению.— Генетика, 1972, 8, 5.
5. Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Иванова Л. Н. Эндокринная функция гонад у самок лисиц с различными наследственно детерминированными формами оборонительного поведения.— Изв. СО АН СССР, 1978, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.
6. Moll J., Meijis-Roelfs H. M., Kramer P., Dullaart I. Effects of electrical stimulation and of direct current and high frequency lesions of the hypothalamus on gonadotrophin release and puberty in female rats.— Ann. biol. anim. biochem., biophys., 1976, 16, 3.
7. Бабичев В. Н., Игнашков В. Я. Корреляция синтеза и секреции лютеинизирующего гормона с изменением функционального состояния нейронов аркуатной области гипоталамуса под влиянием дофамина в ходе эстрального цикла у крыс.— Физиол. журн. СССР, 1977, 63, 11.
8. Bock R., Salland T., Schwabedal P. E. Histochemical and immunohistochemical properties of the CRF-granules and other Gomori-positive substances of the rat.— Histochem., 1976, 46, 2.
9. Chou V. J., Watkins W. B., Bock R., Schwabedal P. E. Effect of fixation on the demonstration of neurophysin and Gomori-positive substances in neurosecretory granules of the rat hypothalamus.— Histochem., 1977, 51, 4.
10. Поленов А. Л. Взаимодействие пептидных и моноаминовых нейрогомонов — основной принцип двойной нейроэндокринной регуляции.— Усп. физиол. наук, 1979, 10, 1.

- √ 11. Bergland R. M., Torack R. M. An electron microscopic study of the human Infundibulum.—Z. Zellforsch., 1969, 99, 1.
 √ 12. Kobayashi H., Matsui T., Ishii S. Functional electron microscopy of the hypothalamic median eminence.—Internat. Rev. Cytol., 1970, 29.

M. N. Yurissova, L. N. Ivanova

FUNCTIONAL ACTIVITY OF
 THE HYPOTHALAMO-HYPOPHYSIAL NEUROSECRETORY SYSTEM
 IN AUTUMN IN FOXES WITH DIFFERENT DETERMINED BEHAVIOUR

A cytomorphological analysis of the peptidergic gonadotropin-releasing hypothalamo-hypophysial neurosecretory system and of monoaminergic arcuate nucleus (AN) was carried out in silver foxes. In November, out of the reproductive season, a tendency to a suppression of the functional activity of neurosecretory, glial and vascular components of the median eminence and also of AN nervous cells in tame male foxes, younger than one year, was seen in comparison with aggressive animals. This difference increases till a significant one in adult females. In the process of the selection for domestication the activity of the control link of the regulation of adeno-hypophysial functions becomes, evidently, suppressed.

УДК 636.32+38+636.082.1

В. И. ГЛАЗКО, Г. А. СТАКАН, Г. Г. ГОНЧАРЕНКО

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЛЛЕЛЕЙ ТРАНСФЕРРИНОВОГО ЛОКУСА
 У ЧИСТОПОРОДНЫХ И КРОССБРЕДНЫХ ОВЕЦ

Интерес, проявляемый к генетически детерминированным вариантам белков в генетике сельскохозяйственных животных, обусловлен несколькими причинами: возможностью использования биохимических маркеров для паспортизации и установления истинного происхождения животных, оценкой степени генетического разнообразия различных пород, линий и анализом филогении между исследуемыми породами [1—5]. Одной из наиболее изученных систем в плазме крови овец является трансферрин. Среди различных пород овец найдено около двадцати вариантов трансферрина (Tf) [6].

Задача настоящей работы — изучение распределения аллелей трансферринового локуса у чистопородных и кроссбредных овец и оценка генетического расстояния между исходными родительскими породами и различными вариантами скрещивания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на овцах, полученных в процессе выведения нового типа мясо-шерстных овец лабораторией генетических основ селекции животных (зав. лабораторией д-р биол. наук Г. А. Стакан).

Животные, взятые для анализа, принадлежали к исходным родительским породам: алтайской тонкорунной (А), ромни-марш (Р) и линкольн (Л), а также к кроссбредным овцам различных комбинаций скрещивания от исходных родительских пород. Анализировались следующие варианты скрещивания: двухпородные — Л×А и Р×А, трехпородные Р×Л×А (ЗР) и Л×Р×А (ЗЛ), трехпородные от разведения «в себе» ЗР×ЗЛ (F₂¹) и ЗЛ×ЗЛ (F₂²), а также животные, относящиеся к новой

мясо-шерстной полутонкорунной группе овец F₃ (F₂¹×F₂²). Овцы содержались в экспериментальном хозяйстве СО АН СССР (под Новосибирском). Кровь для анализа брали из яремной вены в пробирки, содержащие гепарин. Плазму крови получали центрифугированием при 800 g в течение 10 мин. Электрофорез для определения типов трансферрина проводили в 13%-ном крахмальном геле [7]. Для выявления зон трансферрина гелевой блок после электрофореза окрашивали 1%-ным раствором амидо-черного или нигрозина. Типировку найденных электрофоретических вариантов проводили по международным стандартам, любезно присланным проф. А. Стратилом из ЧССР. Для определения генных концентраций и достоверности разницы при сравнении использовали стандартные расчеты [8, 9]. Генетические расстояния по трансферриновой системе между исследуемыми группами овец рассчитывали по методам М. Нея [10] и Дж. Роджерса [11].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Трансферрины выявляются у ягнят сразу после рождения и не меняются в течение жизни. После электрофореза образцов плазмы крови овец на фореграммах выявляется (рис. 1) несколько зон трансферрина. Эти зоны контролируются шестью аллелями: А, В, С, Д, Е, Р, которые протипированы на основе международных стандартов. Теоретически, эти шесть аллелей могут образовать 21 генотип, которые встречаются с различной частотой. У исследованных групп животных мы не наблюдали все возможные генотипы, некоторые из них встречались очень редко. В табл. 1 представлены данные по наблюдаемым и ожидаемым фенотипам трансферрина, рассчитанным по формуле Харди — Вейнберга. Из данных видно, что у алтайской тонкорунной породы наблюдается существенный недостаток гомозигот типа АА и избыток гетерозигот типов АС и АД. Остальные породы и различные варианты скрещивания находятся в равновесии. Наблюдаемое распределение фенотипов трансферрина у них соответствует ожидаемому. В табл. 2 представлены генные концентрации обнаруженных аллелей среди животных исходных родительских пород и их помесей. Наибольшее количество аллелей (6) найдено у овец алтайской тонкорунной породы, меньшее (4 аллеля) — в породе линкольн.

Каждая исходная порода и новая мясо-шерстная группа овец (F₃) имели свой профиль распределения аллельных концентраций (рис. 2). По концентрации аллеля А достоверно отличаются между собой породы алтайская и линкольн; линкольн и ромни-марш; отличие по Tf^A между породами алтайской и ромни-марш не достоверно (см. табл. 2). Генные концентрации у овец исходных пород аллеля Tf^B при сравнении достоверно отличаются между алтайской породой и ромни-марш, между алтайской и линкольн. Различия по Tf^B между полутонкорунными

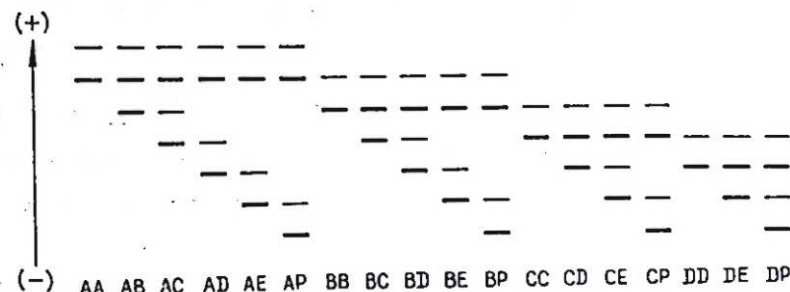


Рис. 1. Схема типов трансферринов, встречающихся в плазме крови исследованных овец.

Таблица 1
Распределение различных типов трансферрина среди исходных чистопородных животных и овец различных комбинаций скрещивания

Порода и тип скрещивания	n	Трансферриновые аллели																
		AA	AB	AC	AD	AE	AF	AG	AH	AI	AJ							
A	27	46	36	51	8	2	1	1	7	1	1	1	4	4	4	5	—	2
Р	42,24	13,69	27,89	34,39	4,51	2,00	4,11	4,52	5,57	0,73	0,32	0,32	4,60	11,35	1,49	7,00	1,84	0,81
И	30	40	7	7	—	3	13	8	5	—	1	—	2	2	—	—	—	—
О	29,03	39,68	10,41	6,91	0	1,96	13,56	7,12	4,72	0	1,36	0	0,93	1,24	0	0,34	0,41	0,23
И	8	11	9	1	—	—	3	16	—	—	—	—	11	1	—	—	—	—
О	5,65	10,16	14,78	0,63	0	0	4,53	13,2	0,56	0	0	0	9,6	0,86	0	0,01	0	0
И	6	13	9	10	1	1	1	1	8	—	—	—	1	—	—	—	—	—
О	10,35	10,71	5,41	8,06	0,46	0,46	2,81	2,82	4,24	0,24	0,24	0,24	0,71	2,11	0,12	1,58	0,18	0,18
И	14	11	10	4	—	—	—	11	2	—	—	—	4	1	—	—	—	—
О	12,11	11,39	13,73	3,18	0	0,47	2,68	6,46	1,49	0	0,22	0,22	3,89	1,8	0	0,27	0,002	0
И	8	26	24	8	—	—	6	16	7	—	—	—	7	10	—	—	—	—
О	12,04	20,15	21,11	8,07	0	0,67	5,87	17,67	6,76	0	0,56	0,56	0,26	7,08	0	1,35	0	0
И	8	18	7	2	—	—	9	8	2	—	—	—	2	—	—	—	—	—
О	8,33	17,8	7,21	1,54	0	0,75	9,51	7,7	1,64	0	0,80	0,80	4,56	0,67	0	0,32	0,07	0,07
И	9	22	16	16	—	—	2	12	2	—	—	—	4	2	—	—	—	—
О	15,28	16,94	18,67	8,51	0	0	4,69	8,91	4,72	0	0	0	4,23	4,47	0	1,18	0	0
И	4	11	11	11	1	—	1	7	10	—	—	—	8	11	—	—	—	—
О	5,59	7,99	11,98	10,63	0,25	0	2,85	8,56	7,60	0,18	0	0	8,42	11,39	0,27	5,06	0,24	0
И	11	18	17	9	—	—	10	18	14	1	—	—	9	11	—	—	—	1
О	8,71	18,74	16,89	12,41	0,27	0,27	10,08	18,17	13,35	0,28	0,28	0,28	8,19	12,03	0,26	4,41	0,19	0,18

Таблица 2
Генные концентрации различных аллелей трансферринового локуса среди исходных чистопородных овец, животных различных комбинаций скрещивания

Порода и тип скрещивания	n	Трансферриновые аллели									
		A		B		C		D		E	
		A	F ^A	B	F ^B	C	F ^C	D	F ^D	E	F ^E
1. A	165	0,506± 0,028	F _{1/2} =0,04 F _{1/10} =36,06***	0,082± 0,014	F _{1/2} =69,88** F _{1/10} =41,40*	0,167± 0,020	F _{1/2} =7,66** F _{1/10} =6,82*	0,206± 0,022	F _{1/2} =18,02*** F _{1/10} =0,42	0,027± 0,018	0,012± 0,06
2. P	118	0,496± 0,031	F _{2/3} =10,08** F _{2/10} =28,36**	0,339± 0,030	F _{2/3} =1,38 F _{2/10} =1,7	0,089± 0,017	F _{2/3} =41,62*** F _{2/10} =25,14***	0,059± 0,014	F _{2/3} =3,74* F _{2/10} =20,04***	0	0,017± 0,008
3. JI	60	0,308± 0,041	F _{3/1} =14,50*** F _{3/10} =0,76	0,275± 0,040	F _{3/1} =23,74*** F _{3/10} =0,02	0,400± 0,044	F _{3/1} =24,46*** F _{3/10} =7,65**	0,017± 0,01	F _{3/1} =40,76*** F _{3/10} =34,74***	0	0
4. P×A	51	0,451± 0,048	F _{4/10} =11,2**	0,235± 0,041	F _{4/10} =0,90	0,118± 0,031	F _{4/10} =9,36**	0,176± 0,037	F _{4/10} =0,06	0,010± 0,009	0,010± 0,009
5. JI×A	58	0,457± 0,045	F _{5/10} =13,02***	0,215± 0,037	F _{5/10} =2,02	0,259± 0,040	F _{5/10} =0,02	0,060± 0,020	F _{5/10} =12,80***	0	0,009± 0,009
6. 3P	58	0,379± 0,043	F _{6/10} =4,82*	0,405± 0,044	F _{6/10} =5,16*	0,164± 0,033	F _{6/10} =4,08*	0,035± 0,014	F _{6/10} =21,66***	0	0,017± 0,011
7. 3JI	114	0,325± 0,030	F _{7/10} =2,12	0,272± 0,028	F _{7/10} =0,08	0,285± 0,028	F _{7/10} =0,50	0,109± 0,020	F _{7/10} =5,98*	0	0,009± 0,006
8. 3P×3JI(F ₂)	85	0,424± 0,037	F _{8/10} =11,82**	0,235± 0,031	F _{8/10} =1,26	0,223± 0,034	F _{8/10} =2,60	0,118± 0,024	F _{8/10} =8,84**	0	0
9. 3JI×3JI(F ₂)	79	0,266± 0,034	F _{9/10} =0,002	0,190± 0,030	F _{9/10} =4,76*	0,285± 0,034	F _{9/10} =0,40	0,253± 0,033	F _{9/10} =2,38	0,006± 0,006	0
10. F ₂ (F ₂ ×F ₂)	125	0,264± 0,026		0,284± 0,028		0,256± 0,026		0,188± 0,024		0,004± 0,003	0,004± 0,003

**P≥0,95
***P≥0,99
****P≥0,999

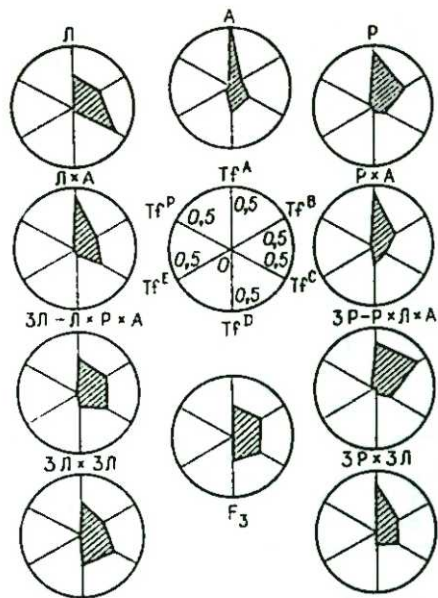


Рис. 2. Профиль генных концентраций аллелей Tf-локуса.

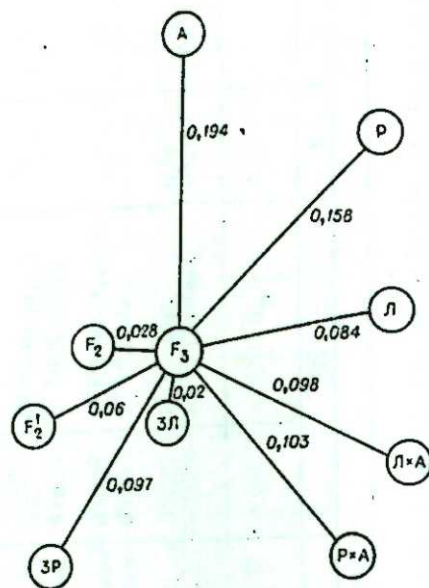


Рис. 3. Дистанция (по Нею) между овцами группы F₃, исходными породами и промежуточными вариантами скрещивания.

не достоверны. Исходные породы достоверно отличаются между собой по трансферриновым аллелям Tf^C и Tf^D.

Новая мясо-шерстная группа (F₃) достоверно различается по частоте аллеля Tf^A от исходных родительских пород — алтайской и ромни-марш. Снижение генной концентрации Tf^A у овец группы F₃ по сравнению с породой линкольн не достоверно. Такая же тенденция наблюдается при сравнении с промежуточными вариантами скрещивания. Типы скрещивания 3Л, 3Л × 3Л не достоверно отличаются по Tf^A от овец группы (F₃), в то время как с типами Л × А; Р × А; ЗР и ЗР × 3Л различаются достоверно.

Анализируя данные табл. 2, можно отметить, что частота аллеля Tf^B выше у овец, относящихся к полутонкорунным (линкольн, ромни-марш и F₃), чем у животных алтайской тонкорунной породы. Разница по генной частоте Tf^B новой группы (F₃) с алтайской тонкорунной достоверна. Различия с полутонкорунными породами ромни-марш и линкольн не достоверны. Новый тип мясо-шерстных овец (F₃) по генной концентрации Tf^B также не отличается достоверно от промежуточных вариантов скрещивания: Р × А, Л × А, ЗР × 3Л. Разница с типами скрещивания ЗР и 3Л × 3Л достоверна. При сравнении генных концентраций аллеля Tf^C, новая группа (F₃) достоверно отличается от исходных родительских пород. Сравнивая генные частоты у двухпородных и трехпородных животных, можно отметить, что частота Tf^C выше в типах скрещивания Л × А, 3Л, 3Л × 3Л, чем в типах Р × А, ЗР и ЗР × 3Л. Очевидно, это обусловлено высокой генной частотой Tf^C у породы линкольн, по сравнению с ромни-марш. Генная концентрация Tf^C у группы овец F₃ достоверно выше, чем у типов скрещивания Р × А и ЗР. Отличия с другими вариантами скрещивания Л × А, 3Л, ЗР × 3Л, 3Л × 3Л не достоверны.

При сравнении генной концентрации Tf^D овец группы F₃ с исходными родительскими породами различия достоверны с полутонкорунными (ромни-марш и линкольн). Разница между F₃ и алтайской породой не достоверна. Трехпородные животные от разведения в себе третьего поколения достоверно отличаются от типов скрещивания Л × А, ЗР,

3Л и ЗР × 3Л. Отличия по Tf^D с вариантами скрещивания Р × А и 3Л × 3Л не достоверны. Сравнение генных концентраций новой мясо-шерстной группы (F₃) с исходными породами показывает, что в формировании профиля генных частот у F₃ участвовали все породы. При этом у исходных родительских пород можно выделить такие аллели, которые по генной концентрации наиболее близки к новому типу овец (F₃): Tf^A породы линкольн, Tf^B пород ромни-марш и линкольн, Tf^D — алтайской тонкорунной породы. Все это в сумме позволило новой мясо-шерстной группе (F₃) иметь отличное, не похожее на исходные родительские породы, распределение генных концентраций (см. рис. 2).

По данным литературы, наиболее распространенными из найденных электрофоретических вариантов трансферрина среди различных изученных пород овец являются аллели Tf^A, Tf^B, Tf^C, Tf^D, Tf^E и Tf^F [12]. В нашем исследовании все эти аллели были представлены в алтайской породе. В породе ромни-марш отсутствовал аллель Tf^E. При исследовании животных породы линкольн установлено только четыре аллеля: Tf^A, Tf^B, Tf^C и Tf^D. Отсутствие Tf^E и Tf^F у овец породы линкольн обнаружено и другими исследователями [12]. Необходимо также отметить высокую генную концентрацию аллеля Tf^B и низкую концентрацию Tf^D у овец полутонкорунных пород по сравнению с алтайской тонкорунной. Высокая генная концентрация Tf^D у алтайской тонкорунной, по-видимому, характерна для мериносовых овец [13].

Нами также оценена степень дифференциации по Tf локусу нового типа мясо-шерстных овец с исходными родительскими породами и с промежуточными вариантами скрещивания. Для этого использовались меры генетического расстояния, предложенные М. Неем [10] и Дж. Роджерсом [11].

Данные расчеты генетического расстояния по Нею представлены на рис. 3. Анализ степени расхождения показал, что овцы группы F₃ при сравнении с исходными родительскими породами ближе расположены к породе линкольн, дальше отстоят от ромни-марш и наиболее удалены от животных алтайской тонкорунной породы. При сравнении животных группы F₃ с промежуточными вариантами скрещивания оказалось, что F₃ ближе расположена к 3Л, чем к типу скрещивания ЗР, и ближе к 3Л × 3Л, чем к варианту скрещивания ЗР × 3Л. (Аналогичная закономерность была получена и при расчете генетической дистанции по методу Роджерса.) Данные по оценке межпородной дифференциации представлены в табл. 3. Из таблицы видно, что порода линкольн наиболее удалена от алтайской тонкорунной породы, но ближе находится к породе ромни-марш. Из полутонкорунных пород, к алтайской тонкорунной ближе ромни-марш, чем порода линкольн.

Овец разводят во всех климатических зонах, они занимают обширный ареал и представлены огромным числом пород и отродий, созданных под влиянием разных экономических, селекционных, хозяйственно-экологических факторов. Однако работ, посвященных анализу внутри и межпородной дифференциации овец, весьма мало. Известно, что породы отличаются большим разнообразием. Большинство пород имеет помесное происхождение, при этом история создания пород часто неясна из-за давности их выведения. В связи с этим представляет большой интерес

Таблица 3
Оценка межпородной дифференциации по трансферриновому локусу

Порода	А	Р	Л	F ₃
По методу Неа				
А	—	—	—	—
Р	0,142	—	—	—
Л	0,290	0,217	—	—
F ₃	0,194	0,158	0,084	—
По методу Роджерса				
А	—	—	—	—
Р	0,217	—	—	—
Л	0,289	0,262	—	—
F ₃	0,232	0,225	0,161	—

информация о меж- и внутрипородных связях. Общность происхождения обычно затрагивает многие признаки, но для оценки целесообразнее использовать отдельные фенотипические признаки с четким генетическим контролем, не зависящие от факторов внешней среды. Такие признаки могут лучше отразить породные различия. Интересно в этом отношении исследование Е. А. Егорова с соавторами [14] внутрипородных и межпородных популяционных связей овец Средней Азии и Казахстана по генетическим системам трансферрина и гемоглобина. Авторы пришли к выводу, что несмотря на большое разнообразие по шерстно-конституциональным и смушковым типам, окраскам и другим признакам каракульская порода едина; установленные связи отражают особенности создания породы и раскрывают миграционные пути. Дифференциация между породами овец, разводимых в Болгарии (аскапийская, кавказская, болгарская тонкорунная), была рассчитана с использованием системы трансферрина и гемоглобина [15]. Анализ полученных данных показал отсутствие четкой дифференциации внутри и между породами. Тесная связь между группами овец отражает общность происхождения изученных пород.

Как мы полагаем, метод генетических дистанций в настоящее время является наиболее адекватным для характеристики генофонда стад сельскохозяйственных животных. Особый интерес этот метод приобретает в связи с широким применением межпородных скрещиваний, когда важно знать, насколько генетически близки исходные родительские формы, принимающие участие в скрещивании, и каково их влияние на конечный продукт скрещивания. Другая возможность приложения метода — это, по-видимому, оценка внутрипородной дифференциации, когда в племенных хозяйствах с животными хорошо консолидированной породы ведется работа по созданию отдельных линий. Следовательно, повышение продуктивности осуществляется не за счет массового отбора, а за счет межлинейных кроссов. Характеристика отдельных особей в таких линиях по фенотипическим показателям не информативна и оценить степень консолидации и дифференциации линии весьма трудно. Объективным методом оценки консолидации и дифференциации линий наряду, конечно, с анализом по продуктивным особенностям, как нам кажется, является использование генетических дистанций и популяционно-генетических параметров. Информация, получаемая при использовании популяционно-генетических параметров, важна также для характеристики пород. Известно, что как следствие географической изолированности животных одной породы, из-за применения в различных хозяйствах различных систем разведения, может быть расхождение в пределах породы и выделение различных географических отродий и линий. В таких случаях, как мы полагаем, объективная оценка, очевидно, возможна только с применением популяционно-генетических параметров и расчета генетических дистанций.

ВЫВОДЫ

С помощью крахмально-гелевого электрофореза исследовано распределение аллелей трансферринового локуса у чистопородных и кроссбредных овец различных вариантов скрещивания. Наибольшее количество аллелей найдено у алтайской тонкорунной породы, наименьшее у породы линкольн. Между исследованными группами животных показаны различия по генным концентрациям. Кроме того, установлена межпородная дифференциация по полиаллельной системе трансферрина и выявлена дифференциация в процессе получения нового типа мясо-шерстных пород.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
11/ХII 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнов О. К. Сокращение сроков селекции сельскохозяйственных животных на основе иммуно-цитогенетических и биохимических тестов.— В кн.: III съезд ВОГНЗ. Л., Наука, 1977.
2. Егоров Е. А. Генетические системы белков крови овец. Ташкент, Фан, 1977.
3. Животовский Л. А., Сороковой П. Ф., Мансуров А. М. О вычислении индексов генетического сходства между популяциями животных по частотам генов, контролирующих полиморфные признаки.— Генетика, 1975, 9, 4.
4. Лазовский А. А. Наследственный полиморфизм овец по уровню калия в эритроцитах и некоторым белкам крови. Автореф. канд. дис. Минск, 1971.
5. Тихонов В. И. Использование групп крови при селекции животных. М., Колос, 1967.
6. Fesüs L., Rasmussen B. A. The distribution of transferrin and hemoglobin types in families of Suffolk and Targhee sheep.— Anim. Blood Grps. Biochem. Genet., 1971, 2, 1.
7. Fine J. M., Drilhom A., Marneux M. et al. Polymorphism of transferrin in *Lctalurus melas*.— Anim. Blood Grps. Biochem. Genet. 1970, 1, 4.
8. Ниль Дж., Шэлл У. Наследственность человека. М., 1958.
9. Плохинский И. А. Алгоритмы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1967.
10. Nei M. The theory and estimation of genetic distance. In genetic structure of populations, Ed./N. E. Moton. Univ. Press. of Hawaii, Honolulu, 1973.
11. Rogers J. S. Measures of genetic similarity and genetic distance.— In: Studies in genetics, v. 11. Univ. Texas Publ., 1972.
12. Nix C. F., Bogart R., Price D. A. Genetics of plasma transferrins in five breeds of sheep.— J. Heredity. 1969, 60, 5.
13. Rasmussen B. A., Tucker E. M. Transferrin types and reproduction in sheep.— Anim. Blood. Grps. Biochem. Genet. 1973, 4, 2.
14. Егоров Е. А., Дьячков И. И., Родионов Г. Р. Применение метода вроцлавской таксономии для изучения популяционной связи овец Средней Азии и Казахстана. (по данным анализа Hb, Tf).— Генетика, 1971, 7, 6.
15. Тяпков Св. Прочувание втретнопородиета дифференциации на якон породе овце с помощта на кодоминантните системи на трансферините и хемоглобине.— Генетика и селекция (НРБ), 1976, 9, 2.

V. I. Glazko, G. A. Stakan, G. G. Goncharenko

DISTRIBUTION OF ALLELES OF TRANSFERRIN LOCUS IN THE CLEANBREED AND CROSSBREED SHEEP

By means of starch gel electrophoresis the distribution of alleles of transferrin locus in the cleanbreed and crossbreed sheep of different variants of breeding was studied. The highest number of alleles was revealed in the Altai thin-fleeco breed (Tf^A , Tf^B , Tf^C , Tf^D , Tf^E and Tf^F). The Lincoln breed had only Tf^A , Tf^B , Tf^C and Tf^D alleles. Differences for frequencies of genes between studied animal groups were shown. It is also found the genetic distance between studied animal groups.

УДК 58.036.1+633.111.1

В. Ф. АЛЬТЕРГОТ, О. И. ЗУБКУС, Л. А. ИГНАТЬЕВ

ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ ИНТАКТНОГО И ОТДЕЛЕННОГО ЛИСТА ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Для познания закономерностей повреждения, адаптации и устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды важно изучить роль целостности растительного организма в данных процессах [1, 2]. Изолированная ткань, орган отличаются от целостного растительного организма тем, что последнему в дополнение к клеточным функциям присущи взаимосвязь и взаимодействие органов на основе транспорта

веществ, наличие конкурентных отношений между отдельными фитомерами, т. е. реакции надклеточного уровня, которые оказывают влияние на его синтетическую способность.

В изолированных тканях, отделенных органах возможности к ресинтезу белка резко ограничены [3, 4]. Это ограничение еще более заметно у изолированных тканей, подвергнутых воздействию неблагоприятных факторов [5]. Так, в опытах с обезвоживанием отделенных листьев огурцов и конских бобов [6] обогащение белковой фракции изотопом ^{15}N протекало без увеличения количества белкового азота. Включение метки в аминокислоты в этом случае было связано с обновлением белка, но в пределах, обеспечивающих лишь постоянный уровень его концентрации. Следовательно, устойчивость к обезвоживанию отделенных органов могла определяться устойчивостью существующих на данный момент биополимеров и только частично — вновь синтезированного белка.

Аналогично устойчивость к повреждению, например, высокой температурой у изолированных растительных клеток может происходить за счет упрочения, стабилизации этих биополимеров, главным образом белковых молекул, изменения их конформационной гибкости [7].

У целостного растущего растения синтетическая способность значительно выше, поэтому у него всевозрастающий вклад в белковый комплекс будет вносить вновь синтезированный белок. И если синтетическая активность происходит в условиях действия неблагоприятной температуры, то возможно качественное изменение биомолекул. Этот пример может служить основанием для определения роли надклеточных реакций в жароустойчивости целостного растения по сравнению с отделенным органом, у которого такие реакции проявляются менее четко.

Настоящее исследование посвящено изучению роли целостности растения в устойчивости отдельных его фитомеров к неблагоприятному действию повышенной температуры.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служила водная культура растений яровой пшеницы сорта Новосибирская 67 в фазе трех листьев, выращенных на питательном растворе Кюпа при освещении 30 000 лк и фотопериоде 14 ч. В одном из вариантов действию повышенной температуры подвергались листья в системе целостного растения со всей надземной частью (вариант O_1), в другом (вариант O_2) — листья определенного яруса, но предварительно срезанные и помещенные основанием в воду. Листья этого же яруса в варианте O_1 срезались только перед определением их физиологического состояния. Контролем служили такие же листья, но без прогрева — (K_1 и K_2).

Экспериментальным путем было найдено, что срезанный лист пшеницы при погружении основанием в воду сохраняет естественную окраску и тургор в течение 5—6 дней. В дальнейшем начинается его пожелтение и увядание. По мнению А. Т. Мокропосова и Н. А. Иванова [8], деградация структур в изолированных листьях происходит в порядке, обратном их значимости для жизнедеятельности клеток. Нарушение структурной организации эндоплазматического ретикулума происходит через 2 дня, митохондрий — через 3, а хлоропластов и ядер — только через 7—8 дней [9]. Так как для нас было важно, чтобы клетки не испытывали острого дефицита в снабжении энергией дыхания (сохранность митохондрий), продолжительность одного опыта не превышала трех дней.

Прогрев растений проводился в климатической камере при освещенности 10 000 лк и относительной влажности воздуха, близкой к 100%, в двух режимах: режим I — быстрый подъем температуры от 25 до 46° С

за 0,5 ч + 2 ч при 46°; режим II — также прогрев при 46° в течение 2 ч, но с предварительным подъемом температуры до этого уровня в течение 3 ч. У целостных растений прогреву подвергалась только надземная часть. Корни за счет термостатирования содержали при оптимальной температуре, для того чтобы они не подвергались тепловому повреждению и тем самым сохраняли свою функциональную активность. После прогрева листья и целостные растения помещали в одинаковые условия с контролем.

Состояние растений определяли сразу после прогрева, через одни и через три суток после воздействия повышенной температуры по интенсивности дыхания [10], вымываемости электролитов [11] и энергетическому балансу дыхательного метаболизма.

Известно, что внутриклеточный энергетический баланс можно выразить уравнением $\Delta U = E_{\text{дых}} - Q$, где ΔU — изменение энергии биологической системы, $E_{\text{дых}}$ — суммарное количество энергии, освобождаемое в процессе дыхания, Q — суммарная убыль энергии через теплоотдачу [12]. Общее количество энергии, выделяемой при дыхании ($E_{\text{дых}}$), находилось как произведение калорического коэффициента кислорода для углеводов на интенсивность дыхания [12]. Расчеты, таким образом, производили на основании того, что величина дыхательного коэффициента у растений в наших опытах была близка к единице. Определенные соотношения между $E_{\text{дых}}$ и Q , т. е. подведение баланса энергии при дыхании, дает возможность характеризовать энергетическое состояние биологической системы (ее энергетический уровень). Стимуляция дыхания 2,4-ДНФ, определение которой проводилось в данном эксперименте, дает дополнительные сведения об его энергетической эффективности.

Регистрацию тепловых эффектов растений проводили с помощью 4-ячеечного дифференциального микрокалориметра типа Тиана — Кальве, позволяющего использовать в опыте выборку целых растений [13]. Основные характеристики микрокалориметра: P/g первой ячейки — 3,72, второй — 3,83, третьей — 3,75 и четвертой — 3,87 кал/(с · мм); τ соответственно 411, 451, 411 и 447 с. Соединение калориметрических ячеек в дифференциальную схему осуществляется попарно: 1—3, 2—4. Инфильтрацию листьев раствором 2,4-ДНФ концентрации $2,5 \cdot 10^{-4}$ М и водой осуществляли с помощью центрифугирования при ускорении 1400 g в течение 10 мин. После центрифугирования листья раскладывали на 40 мин для подсушивания до первоначального веса, после чего у них определялась интенсивность дыхания.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Комплекс показателей, характеризующих состояние растений, позволял судить как об их устойчивости, так и о метаболизме в целом. Известно, что вымываемость электролитов из листьев является относительно простым способом, с помощью которого можно делать обобщенные заключения о структурных изменениях цитоплазмы клеток и ее мембран при тепловом повреждении растений [14]. Данные настоящего эксперимента показали, что после воздействия повышенной температуры в режиме с быстрым ее подъемом происходит увеличение вымываемости электролитов из листьев растений, однако различия между вариантами O_1 и O_2 на протяжении всего опыта оказались недостоверными, хотя между контрольными листьями K_1 и K_2 разница по этому показателю была существенной, т. е. само по себе отделение листьев служило причиной повышения вымываемости электролитов (рис. 1, а). Отсутствие различий в степени изменения вымываемости электролитов из листьев вариантов O_1 и O_2 наблюдалось после прогрева растений и в режиме с постепенным подъемом температуры (режим II), но только сразу после теплового воздействия. Через один, а тем более через три суток между опытными

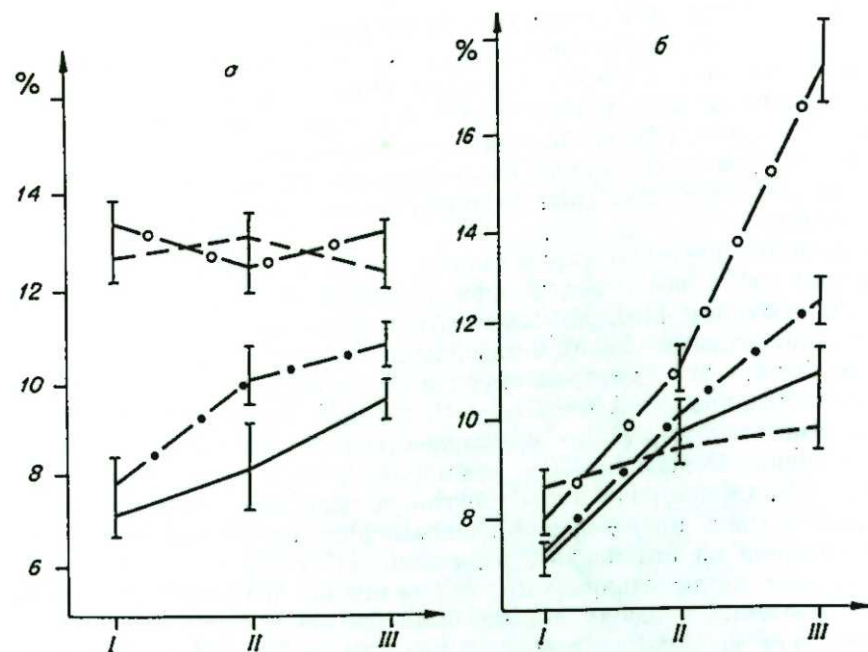


Рис. 1. Вымываемость электролитов из интактных и отделенных листьев пшеницы в последствии прогрева, в % от максимальной:
 а — прогрев в режиме $25^{\circ} \rightarrow 46^{\circ} \times 0,5 \text{ ч} + 46^{\circ} \times 2 \text{ ч}$; б — прогрев в режиме $25^{\circ} \rightarrow 46^{\circ} \times 3 \text{ ч} + 48^{\circ} \times 2 \text{ ч}$. — контроль (K_1), — — — опыт (O_1), — — — контроль (K_2), — о — о — опыт (O_2); I, II, III — сроки определений соответственно сразу, через 1 и 3 сут после теплового воздействия.

вариантами появляются достоверные различия (см. рис. 1, б), но если у интактных прогретых листьев пшеницы вымываемость электролитов к концу определений даже ниже, чем в контроле (9,9 против 10,8%), то у варианта O_2 она резко возрастает до 17,5%, что может свидетельствовать о прогрессирующем разрушении мембран, бислоев, усиление процессов гидролиза в клетках отделенных прогретых листьев. Подтверждением этому может служить определенная направленность таких физиологических процессов, как интенсивность дыхания, энергетический баланс дыхательного метаболизма, накопление сухой массы.

В неблагоприятных условиях внешней среды роль дыхания как энергетического процесса значительно возрастает и поддержание его на относительно высоком уровне позволяет растению выйти из этих условий с наименьшими повреждениями [15]. Увеличение интенсивности дыхания у листьев опытных растений и в данном эксперименте (рис. 2) можно связать с необходимостью поставки дополнительного количества свободной энергии, требуемой для ликвидации тепловых повреждений. Однако уровень подъема интенсивности этого процесса по вариантам зависел от режимов теплового воздействия. Как и при измерении вымываемости электролитов (см. рис. 1, а), в режиме с быстрым подъемом температуры существенных различий между отделенными и интактными листьями не обнаружено (см. рис. 2, а), тогда как при медленном повышении температуры (режим II) прогретые изолированные листья дышали значительно энергичнее по сравнению со своим контролем K_2 (на 42%), чем листья, прогретые в системе целостного растения, которые после первоначальной стимуляции дыхания в дальнейшем имели тенденцию к снижению интенсивности процесса до уровня контроля (см. рис. 2, б). Интенсивность дыхания отделенных листьев (O_2) через 3 дня после прогрева составляла 238% к дыханию неотделенных прогретых листьев (O_1).

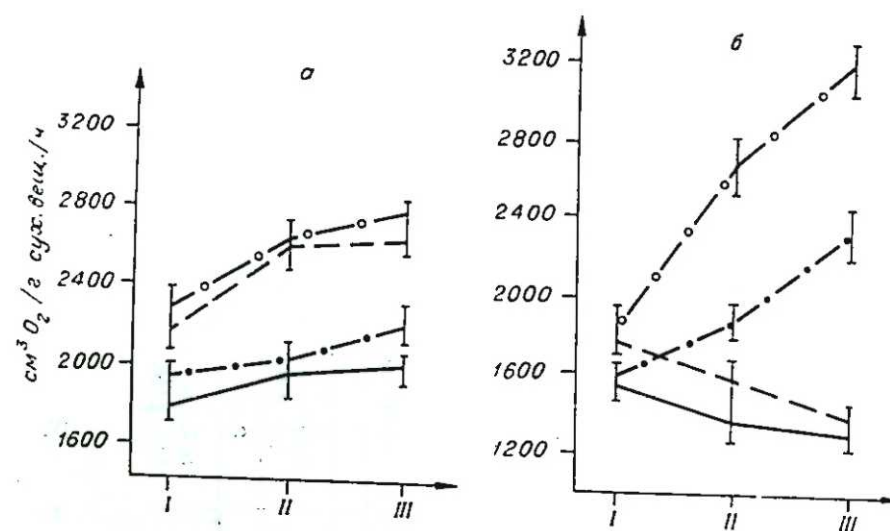


Рис. 2. Интенсивность дыхания интактных и отделенных листьев пшеницы после теплового воздействия, в $\text{см}^3 \text{O}_2 / \text{г сух. вещ.} / \text{ч}$. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Если усиление дыхания в условиях данного опыта считать защитной функцией от повреждающего действия повышенной температуры, то отсюда следует вывод о более интенсивном восстановлении нарушенных структур и функций отделенного прогретого листа. Однако такой вывод был бы правомерен при условии одновременного сохранения ими высокой интенсивности синтетической функции и оптимального соотношения слагающих энергетического баланса дыхательного метаболизма.

Сравнительное изучение энергетического баланса интактного и отделенного листа пшеницы после теплового воздействия было проведено без соответствующих контрольных вариантов. Не использован в этих экспериментах и режим прогрева с быстрым подъемом температуры, так как не обнаружено достоверной разницы между опытными вариантами по исследуемым показателям.

Из данных табл. 1 видно, что общая направленность слагающих дыхательного энергетического обмена у опытных вариантов носит противоположный характер.

Если у отделенных листьев общее количество энергии, выделяемой при дыхании ($E_{\text{дых}}$), в течение опыта увеличивалось, то интактные листья к концу эксперимента снизили количество этой энергии. Тем не менее отношение $Q/E_{\text{дых}}$ интактных листьев (O_1), особенно в конечной точке, было более благоприятным, чем у отделенных (O_2), что находит свое выражение в более резком увеличении во времени теплопродукции (Q) последних по сравнению с уменьшением интенсивности дыхания листьев варианта O_1 .

Одной из причин увеличения выделения тепла растениями в экстремальных условиях может быть разобщение окисления с фосфорилированием [16, 17]. Представлялось естественным использовать в исследованиях 2,4-ДНФ, эффект от действия которого, как предполагают, обусловлен освобождением окисления из-под контроля сопряженного фосфорилирования [18], следствием чего и является стимуляция дыхания. Хотя, по мнению О. А. Семихатовой [19], метод разобщающих ядов является не количественным, а только качественным и изменение стимуляции дыхания необязательно означает изменение именно степени сопряжения

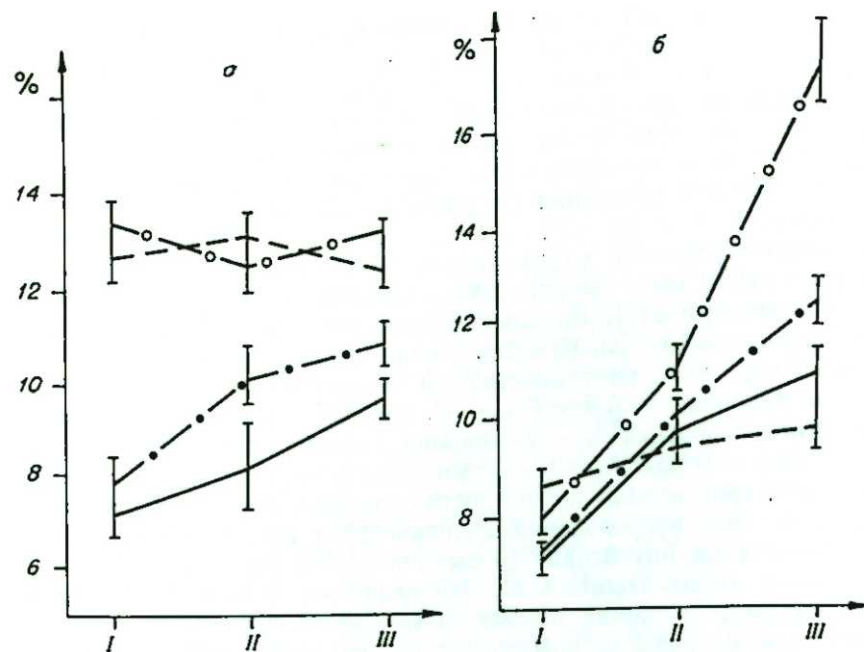


Рис. 1. Вымываемость электролитов из интактных и отделенных листьев пшеницы в последствии прогрева, в % от максимальной:
 а — прогрев в режиме $25^{\circ} \rightarrow 46^{\circ} \times 0,5 \text{ ч} + 46^{\circ} \times 2 \text{ ч}$; б — прогрев в режиме $25^{\circ} \rightarrow 46^{\circ} \times 3 \text{ ч} + 48^{\circ} \times 2 \text{ ч}$. — контроль (K_1), — — — опыт (O_1), — — — контроль (K_2), — — — — — опыт (O_2); I, II, III — сроки определений соответственно сразу, через 1 и 3 сут после теплового воздействия.

вариантами появляются достоверные различия (см. рис. 1, б), но если у интактных прогретых листьев пшеницы вымываемость электролитов к концу определений даже ниже, чем в контроле (9,9 против 10,8%), то у варианта O_2 она резко возрастает до 17,5%, что может свидетельствовать о прогрессирующем разрушении мембран, блокомкомплексов, усилении процессов гидролиза в клетках отделенных прогретых листьев. Подтверждением этому может служить определенная направленность таких физиологических процессов, как интенсивность дыхания, энергетический баланс дыхательного метаболизма, накопление сухой массы.

В неблагоприятных условиях внешней среды роль дыхания как энергетического процесса значительно возрастает и поддержание его на относительно высоком уровне позволяет растению выйти из этих условий с наименьшими повреждениями [15]. Увеличение интенсивности дыхания у листьев опытных растений и в данном эксперименте (рис. 2) можно связать с необходимостью поставки дополнительного количества свободной энергии, требуемой для ликвидации тепловых повреждений. Однако уровень подъема интенсивности этого процесса по вариантам зависел от режимов теплового воздействия. Как и при измерении вымываемости электролитов (см. рис. 1, а), в режиме с быстрым подъемом температуры существенных различий между отделенными и интактными листьями не обнаружено (см. рис. 2, а), тогда как при медленном повышении температуры (режим II) прогретые изолированные листья дышали значительно энергичнее по сравнению со своим контролем K_2 (на 42%), чем листья, прогретые в системе целостного растения, которые после первоначальной стимуляции дыхания в дальнейшем имели тенденцию к снижению интенсивности процесса до уровня контроля (см. рис. 2, б). Интенсивность дыхания отделенных листьев (O_2) через 3 дня после прогрева составляла 238% к дыханию неотделенных прогретых листьев (O_1).

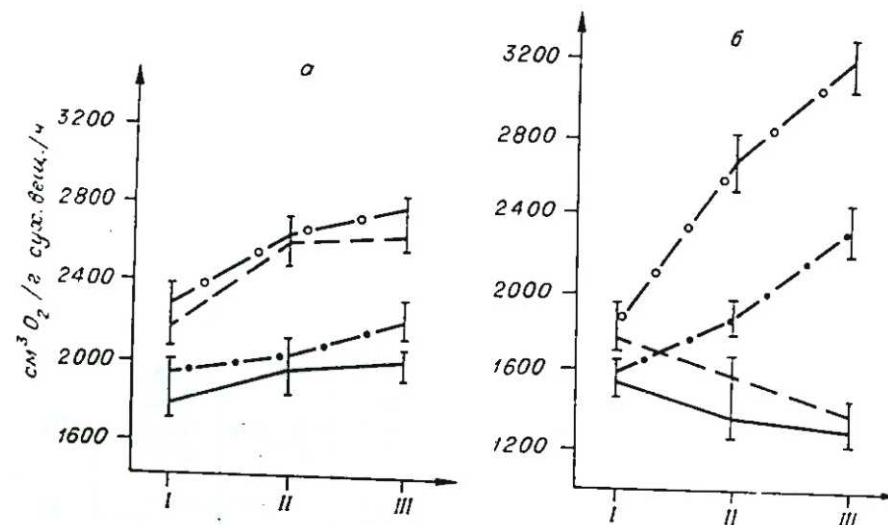


Рис. 2. Интенсивность дыхания интактных и отделенных листьев пшеницы после теплового воздействия, в $\text{см}^3 \text{O}_2 / \text{г сух. вещ.} / \text{ч}$. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Если усиление дыхания в условиях данного опыта считать защитной функцией от повреждающего действия повышенной температуры, то отсюда следует вывод о более интенсивном восстановлении нарушенных структур и функций отделенного прогретого листа. Однако такой вывод был бы правомерен при условии одновременного сохранения им высокой интенсивности синтетической функции и оптимального соотношения слагающих энергетического баланса дыхательного метаболизма.

Сравнительное изучение энергетического баланса интактного и отделенного листа пшеницы после теплового воздействия было проведено без соответствующих контрольных вариантов. Не использован в этих экспериментах и режим прогрева с быстрым подъемом температуры, так как не обнаружено достоверной разницы между опытными вариантами по исследуемым показателям.

Из данных табл. 1 видно, что общая направленность слагающих дыхательного энергетического обмена у опытных вариантов носит противоположный характер.

Если у отделенных листьев общее количество энергии, выделяемой при дыхании ($E_{\text{дых}}$), в течение опыта увеличивалось, то интактные листья к концу эксперимента снизили количество этой энергии. Тем не менее отношение $Q/E_{\text{дых}}$ интактных листьев (O_1), особенно в конечной точке, было более благоприятным, чем у отделенных (O_2), что находит свое выражение в более резком увеличении во времени теплопродукции (Q) последних по сравнению с уменьшением интенсивности дыхания листьев варианта O_1 .

Одной из причин увеличения выделения тепла растениями в экстремальных условиях может быть разобщение окисления с фосфорилированием [16, 17]. Представлялось естественным использовать в исследованиях 2, 4-ДНФ, эффект от действия которого, как предполагают, обусловлен освобождением окисления из-под контроля сопряженного фосфорилирования [18], следствием чего и является стимуляция дыхания. Хотя, по мнению О. А. Семихатовой [19], метод разобщающих ядов является не количественным, а только качественным и изменение стимуляции дыхания необязательно означает изменение именно степени сопряжения

Таблица 1

Изменение энергетического баланса при дыхании у интактного (O_1) и отделенного (O_2) листа пшеницы

Вариант опыта	В день прогрева			Через 1 сут			Через 3 сут		
	Q	E _{дых}	Q/E _{дых} , %	Q	E _{дых}	Q/E _{дых} , %	Q	E _{дых}	Q/E _{дых} , %
	кал на 1 г сухого веса за 1 ч			кал на 1 г сухого веса за 1 ч			кал на 1 г сухого веса за 1 ч		
O_1	5,76±0,21	7,99±0,30	72,0	5,80±0,18	6,50±0,28	89,3	4,64±0,17	6,11±0,25	76,0
O_2	6,03±0,18	8,25±0,39	73,1	8,56±0,35	8,63±0,43	99,2	11,48±0,58	12,42±0,65	92,4

Таблица 2

Эффективность дыхания листьев пшеницы в последствии повышенной температуры

Вариант опыта	В день прогрева			Через 1 сут			Через 3 сут					
	интенсивность дыхания после инфильтрации	Н ₂ O	ДФФ	% стимуляции	интенсивность дыхания после инфильтрации	Н ₂ O	ДФФ	% стимуляции	интенсивность дыхания после инфильтрации	Н ₂ O	ДФФ	% стимуляции
	O_1	2790±142	3527±190	126,4	2010±185	3130±205	155,6	1620±93	2262±156	139,6	1620±93	2262±156
O_2	2850±168	3249±187	114,0	2720±146	3310±180	121,8	3250±152	3640±194	112,0	3250±152	3640±194	112,0

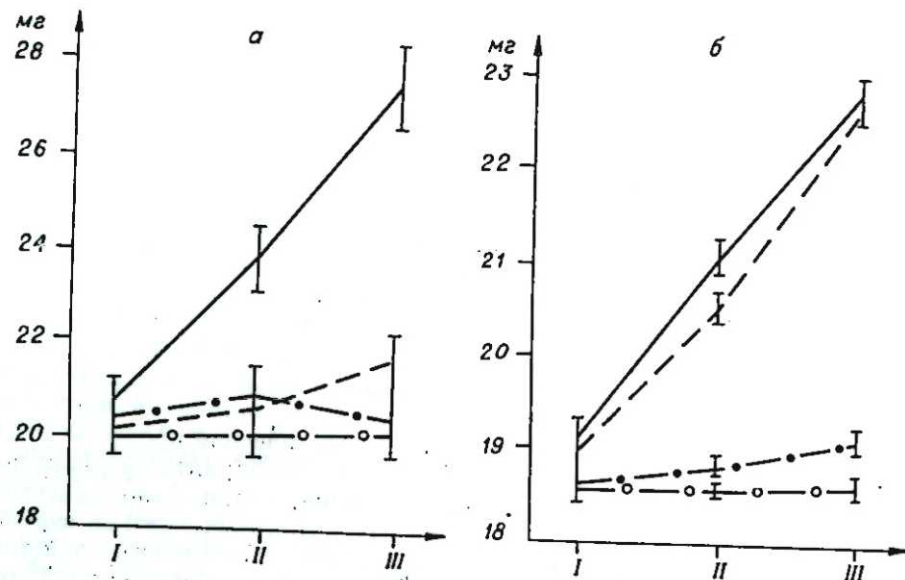
Примечание. Интенсивность дыхания измерилась в мл C_2H_4 сух. вещества за 1 ч.

Рис. 3. Сухой вес интактных и отделенных листьев пшеницы после теплового воздействия.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

окисления и фосфорилирования, мы использовали его для сравнительной оценки опытных вариантов.

Результаты эксперимента (табл. 2) показали, что инфильтрация отделенных прогретых листьев способствовала стимуляции их дыхания, но в значительно меньшей мере по сравнению с листьями, прогретыми в системе целостного растения, особенно через один и трие суток после прогрева.

Прогрессирующее увеличение теплопродукции листьев варианта O_2 на фоне повышенной интенсивности дыхания сопровождается невысокой, малоизменяющейся стимуляцией его 2,4-ДФФ. Таким образом, одной из причин значительного нарушения энергетического обмена у этих листьев можно считать резкое снижение энергетической эффективности дыхания.

Нарушение оптимального соотношения составляющих энергетического баланса (см. табл. 1, 2), повреждение структуры цитоплазмы растительных клеток (см. рис. 1), по-видимому, и служили причиной подавления их синтетической способности. Сам факт отделения уже заметно ее снижает (рис. 3, а, б). Однако после действия режима с постепенным подъемом температуры прогретые неотделенные листья имели меньший вес относительно своего контроля, впоследствии они сравниваются с ним, тогда как разница в весе листьев O_2 и K_2 увеличивается во времени от момента окончания прогрева (см. рис. 3, б). Примечательно то, что относительно высокая синтетическая способность листьев варианта O_1 наблюдается после прогрева с постепенным подъемом температуры и хорошо коррелирует с нормализацией процесса дыхания (см. рис. 2, б) и его энергетического баланса (см. табл. 1, 2) и, наконец, с быстрой ликвидацией поврежденной структуры цитоплазмы растительных клеток (см. рис. 1, б).

Можно полагать, что такие особенности действия температурного фактора, как постепенность его возрастания, большая длительность, позволяют растению проявить максимум защитных реакций как структурного, так и функционального характера, а на кратковременное или внезапное действие повреждающей температуры растительный организм отвечает прежде всего изменениями своей микроструктурной организа-

ции [20]. В настоящем исследовании не обнаружено существенных различий между опытными вариантами по вымываемости электролитов (см. рис. 1, а), интенсивности дыхания (см. рис. 2, а) и сухому весу листьев (см. рис. 3, а) при быстром подъеме температуры, поскольку относительная внезапность и кратковременность теплового воздействия не позволяла проявиться защитному действию функций как отделенного, так и интактного листа. Ответная реакция на повреждающее действие температуры, определяющаяся в основном терморезистентностью структур, в этом случае нивелировала защитную роль функций целостного растения, которые намного богаче таковых отделенного листа.

В природной обстановке «жесткое» действие повышенной температуры наблюдается реже, а типичным ходом ее являются ритмы — постепенность подъема и спада в суточном цикле. В этом случае ключевыми защитными реакциями растения будут реакции организменного типа (транспорт веществ, энергетический обмен, синтетические процессы и др.). Положительная роль их в устойчивости к неблагоприятным факторам более полно проявляется у целостного растения, что и было подтверждено физиологическим состоянием прогретых интактных листьев в режиме постепенно возрастающего и относительно длительного действия повышенной температуры (см. рис. 1—3, б), характеризующимся быстрым восстановлением процесса дыхания и энергетического обмена (см. табл. 1, 2) после легкого их повреждения.

ВЫВОДЫ

1. При постепенном возрастании температуры до супермаксимальной (46°C) устойчивость интактного листа пшеницы выше, чем у отделенного; при внезапном — различия недостоверны.

2. Достаточно полной характеристикой жароустойчивости интактного органа является комплекс: интенсивность дыхания, энергетический баланс, накопление сухого вещества.

3. При разработке методов диагностики сельскохозяйственных культур на устойчивость к неблагоприятным факторам в природной обстановке необходимо учитывать целостность растительного организма и характер их действия.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21/1 1980

ЛИТЕРАТУРА

- Игнатъев Л. А. Физиологический эффект теплового воздействия на семена и проростки пшеницы. Канд. дис. Новосибирск, 1973.
- Альтергот В. Ф., Игнатъев Л. А. К проблеме диагностики жароустойчивости высших растений. — В кн.: Физиология устойчивости растений в континентальном климате. Новосибирск, Наука, 1976.
- Клячко Н. Л., Кулаева О. Н. Факторы старения и омоложения листьев. — В кн.: Биология развития растений. М., Наука, 1975.
- Brady C. J., Tung Heng Fond. Rate of protein synthesis in senescing detached wheat leaves. — Austral J. Plant Physiol., 1975, N 2.
- Mother K., Baudisch W. Untersuchungen über die Reversibilität der Ausbleichung grüner Blätter. — Flora (Jena), 1958, 146.
- Корецкая Т. Ф., Жолкевич В. Н. Обновление белка при завядании растений. — Физиол. раст., 1966, т. 13, вып. 6.
- Александров В. Я. Цитофизиологические и цитозоологические исследования устойчивости растительных клеток при действии высоких и низких температур. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Экспериментальная ботаника, 1963, т. 16.
- Мокронос А. Т., Иванова Н. А. Фотосинтетическая функция листа картофеля в автономном и системном режимах. — Физиол. раст., 1970, т. 17, вып. 2, с. 265—273.
- Shaw M., Manocha M. S. Fine structure in detached senescing wheat leaves. — Canad. J. Bot., 1965, 43, N 6.

- Куперман И. А., Бочков А. Г. Установка для измерения газообмена биологических объектов. — Изв. СО АН СССР, 1972, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.
- Dexter S. T., Tottingham W. E., Graber L. E. Investigations of plants by measurements of electrical conductivity. — Plant Physiol., 1932, v. 7, N 1.
- Жолкевич В. Н. Энергетический баланс при дыхании растительных тканей в условиях различного водоснабжения. — Физиол. раст., 1961, т. 8, вып. 4.
- Зубкус О. П., Черепанин М. А., Игнатъев Л. А. Использование дифференциального микрокалориметра Тана — Кальве для исследования энергообмена высшего растения. — Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.
- Васильева Н. Г. Влияние высоких температур на коллоидно-химические свойства протоплазмы. — ДАН СССР, 1953, 88, № 2.
- Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., Наука, 1968.
- Скулачев В. П. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Самуилов Ф. Д., Гордон Л. Х. Изменение некоторых сторон дыхательного метаболизма растений при нарушении фосфорного питания. — ДАН СССР, 1968, 179, № 1.
- Жолкевич В. Н., Рогачева А. Я. Влияние 2,4-дипитрофенола на потребление кислорода завядающими растениями. — Физиол. раст., 1964, 11, вып. 4, с. 662—666.
- Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л., Наука, 1974.
- Куркова Е. Б., Моторина М. В. Ультраструктура хлоропластов и фотосинтез при различной скорости обезвоживания. — Физиол. раст., 1974, 21, вып. 1.

V. F. Altergot, O. P. Zubkus, L. A. Ignatiev

THE HEATSTABILITY OF INTACT AND SEPARATED LEAF OF WHEAT

After the heating of intact and separated leaves of two weeks age wheat we see their physiological state on the washing out of electrolyts, energy exchange and the accumulation of dry substance.

Intact leaves were characterised in comparison with separated ones by less damage and quicker reestablishment of broken structures and functions.

The results of the experiment revealed the role of the integrity of the plant organism in the power of heat damage and showed the necessity of taking into consideration of this factor in estimation of the plant stability.

УДК 581.1—633.1

В. Л. ОСАКОВСКИЙ, Т. Н. СОЛОМОНОВА

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ХЛОРОПЛАСТОВ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

По ранее опубликованным нашим данным, генотипические сортовые различия пшениц влияют на сроки появления фосфорилирующей активности хлоропластов. У местного сорта пшеницы Якутяпка 224 она обнаруживается на три дня раньше, чем у иворайонного сорта Саратовская 29 [1]. Существенные отличия наблюдаются и в оптимумах рН и температуры фосфорилирующей активности их хлоропластов. Ранее проявление функциональной активности хлоропластов у растений местного сорта пшеницы, по-видимому, является одним из признаков адаптации к экстремальным условиям Севера.

В связи с этим нами предприняты более детальные исследования характера и условий проявления фотофосфорилирующей активности хлоропластов у растений сортов пшеницы различной приспособленности к условиям Якутии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семена двух сортов яровой гексалиндной пшеницы Якутянка 224 и Саратовская 29 на третий день после появления ростков в темноте переносили в среду Кнопа и в дальнейшем проращивали на искусственном свете при освещенности 2000 л с 12-часовым фотопериодом. Для выделения хлоропластов брали первые листья.

Определение фотофосфорилирующей активности хлоропластов проводили в условиях, описанных ранее [1]. Состав реакционной смеси в мМ: NaCl — 20, MgCl₂ — 3,3, АДФ — 3,3, K₂HPO₄ — 3,3, трис-НСI — 15, в зависимости от условий эксперимента рН среды 7,8 или 8,1, феназиметасульфат — 0,03 и хлоропласты из расчета 80—100 мкг хлорофилла.

Хлоропласты фрагментировали в среде выделения с помощью дигитонина (в соотношении хлорофилл — дигитонин 1 : 1). Суспензию хлоропластов с дигитонином в конечной концентрации 0,3% инкубировали в течение 20 мин при 0°C в присутствии 5мМ MgCl₂. После окончания инкубации суспензию хлоропластов разводили средой выделения и центрифугировали при 1000 g в течение 10 мин. Осадок отбрасывали, а супернатант центрифугировали вначале при 20 000 g в течение 15 мин, затем при 145 000 g 30 мин. Осадки суспендировали в среде выделения хлоропластов, суспензия первого осадка соответствует гранам, второго осадка — фрагментам мембран межгранных ламелл. Фосфор определяли по методу Лоури, хлорофилл в ацетоновой вытяжке — по Арнону.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика фосфорилирующей активности хлоропластов по дням роста листьев подтверждает данные предыдущих опытов о существовании различий в сроках её появления в зависимости от генотипических особенностей сорта [1]. Как видно из рис. 1, фосфорилирующая активность хлоропластов у обоих сортов пшеницы зависит от возраста листьев. У Якутянки 224 рост первого листа прекращается на 8-й, а у Саратовской 29 на 9-й день. Фосфорилирующая активность хлоропластов у них появляется вначале в верхней половине листа, соответственно по сортам, на 10-й и 13-й день.

В это время максимальная активность в хлоропластах обоих сортов наблюдается при рН среды 7,8. С возрастом к моменту появления фосфорилирующей активности во всех частях листа, данный оптимум расширяется и смещается в щелочную сторону. Это особенно ясно наблюдается при сравнении фосфорилирующей активности хлоропластов листьев, выделенных из растений, выращенных при нормальной температуре, и растений, подвергнутых кратковременному охлаждению (рис. 2). У хлоропластов листьев Саратовской 29 наблюдается два хорошо выраженных оптимума рН фосфорилирующей активности (рис. 3), что связано, по-видимому, с большей длиной её листьев и, соответственно, большей возрастной гетерогенностью тканей вдоль их длины. Это подтверждается различной активностью хлоропластов, выделенных из верхней и нижней половины листа (рис. 4). Кроме того, фотофосфорилирующая активность этих хлоропластов отличается и по температурному оптимуму. Так, максимальная активность хлоропластов, выделенных из нижней половины листа, проявляется при 15°C, а хлоропластов из верхней половины при 20—25°C (рис. 5). Эти особенности объясняются возрастным различием

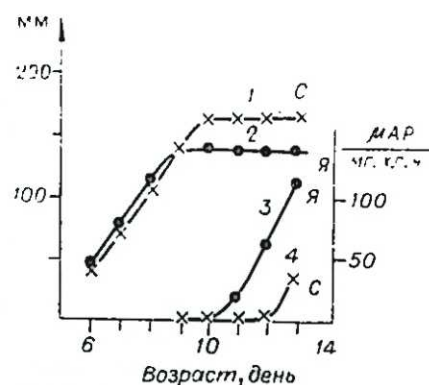


Рис. 1. Динамика роста первого листа проростков Якутянки 224 (я) и Саратовская 29 (с) и уровня фосфорилирующей активности хлоропластов их листьев в зависимости от возраста растений.

Каждая точка кривых 1, 2 роста длины листа соответствует среднему арифметическому значению из замеров 15 растений. Длина листа выражена в миллиметрах. Разброс каждой точки не превышает 11% для обоих сортов. 3, 4 — уровень фосфорилирующей активности хлоропластов в мкАР/мг. хл. ч.

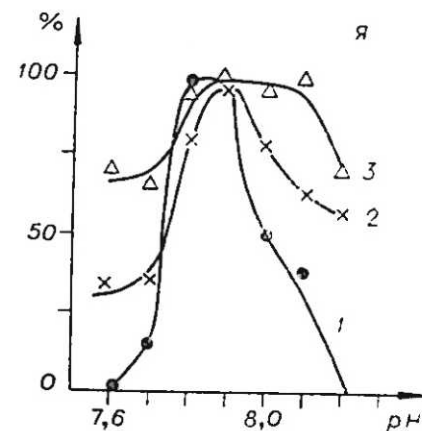


Рис. 2. Возрастные изменения зависимости фосфорилирующей активности хлоропластов Якутянки 224 от рН инкубационной среды.

Хлоропласты, выделенные из листьев нормально развивающихся 12-дневных (1) и 13-дневных проростков (3) из части этих же 13-дневных проростков, предварительно выдержанных сутки на холоду при плюс 8—9°C (2). На рис. 2 — 7 фосфорилирующая активность дана в % от максимального значения каждого варианта.

хлоропластов клеток тканей листа верхней и нижней половинок. По-видимому, хлоропласты клеток нижней половины листа представлены в основном мембранами ламеллярной системы, в то время как хлоропласты клеток верхней половины листа — системой мембран межгранных и гранальных ламелл. Это подтверждается результатами отдельного определения фотофосфорилирующей активности фрагментов мембран межгранных и гранальных ламелл, выделенных из хлоропластов клеток тканей верхней половины листа. Как видно из рис. 6, оптимум рН и температуры фосфорилирования мембран межгранных ламелл идентичен этим же параметрам хлоропластов клеток нижней половины листа, где менее развита гранальная система.

Мембраны ламелл и гран хлоропластов проявляют разную чувствительность к разбавителям. На рис. 7 представлена фотофосфорилирующая

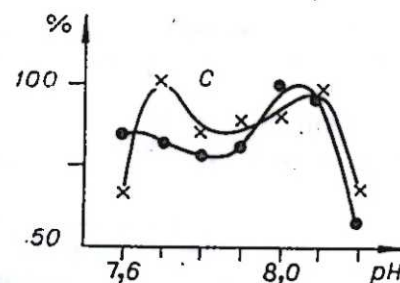


Рис. 3. Типичные кривые зависимости фосфорилирующей активности хлоропластов листьев Саратовская 29 от рН инкубационной среды.

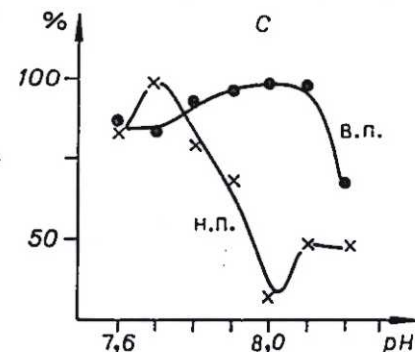


Рис. 4. Фосфорилирующая активность хлоропластов, выделенных из нижней (н. п.) и верхней (в. п.) половины листа проростков Саратовская 29 в зависимости от рН инкубационной среды.

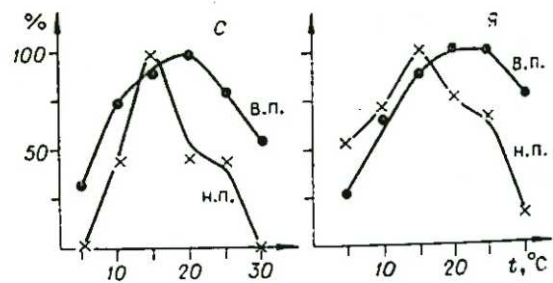


Рис. 5. Зависимость от температуры фосфорилирующей активности хлоропластов, выделенных из нижней и верхней половины листа проростков Якутянки 224 и Саратовской 29.

ности хлоропластов листьев у изученных растений связано с формированием ламеллярной системы. Фосфорилирование мембран ламеллярных и гранальных структур существенно отличаются по оптимуму pH, чувствительности к температуре и к разобщителям.

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении особенностей формирования начальных этапов биогенеза фотосинтетически активных мембран хлоропластов растений большое значение имеет выбор объекта исследования. В настоящее время для изучения развития функциональной активности хлоропластов стали использовать растения с линейной формой листа, характеризующиеся выраженной возрастной гетерогенностью тканей вдоль длины листа в начале роста [4]. Листья этих растений дают возможность вычленять участки их тканей с определенным возрастным составом клеток, соответственно хлоропластам, и проследить развитие функциональной активности мембран хлоропластов в начальных этапах их биогенеза.

Фотофосфорилирующая активность мембран хлоропластов определяется их способностью удерживать трансмембранный градиент ионов водорода и трансформировать энергию этого градиента в энергию молекулы АТФ [5, 6]. Удобным тестом для индикации фосфорилирующей активности мембран хлоропластов является фотофосфорилирование, катализируемое феназинметасульфатом. Последний катализирует реакцию переноса электронов по самой короткой замкнутой цепи, включающей минимальное число переносчиков [6, 7].

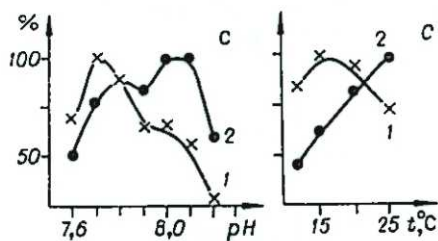


Рис. 6. Фосфорилирующая активность фрагментов хлоропластов, выделенных из верхней половины листа проростков Саратовская 29 в зависимости от pH инкубационной среды и температуры. 1 — мембраны межгранных ламелл, 2 — мембраны гран.

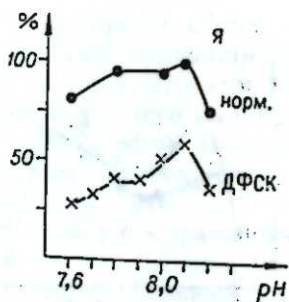


Рис. 7. Фосфорилирующая активность хлоропластов листьев Якутянки 224 в зависимости от pH инкубационной среды в присутствии дифенилсемикарбазида (1,5 мМ).

щая активность мембран ламелл и гран хлоропластов листьев Якутянки 224 с дифенилсемикарбазидом [3]. По этим данным, фосфорилирование мембран ламелл оказалось более чувствительно к разобщителю, чем гранальных. Подобный ингибирующий эффект на фотофосфорилирование хлоропластов был обнаружен и с хлористым аммонием (0,5 мМ).

Таким образом, проявление фосфорилирующей актив-

По приведенным выше данным, способность к фотофосфорилированию хлоропластов вначале появляется в мембранах ламелл, из которых в дальнейшем будут составляться гранальные структуры. При комплекции ламелл в граны, по-видимому, происходит дальнейшая дифференциация мембран ламелл или их перестройка, так как фосфорилирующая активность мембран ламелл и гран существенно отличаются по оптимумам pH и температуры, а также по чувствительности к разобщителям. Ранее проявление способности к фосфорилированию мембран ламелл хлоропластов у местного сорта Якутянка 224 по сравнению с инорайонной Саратовской 29 определяется более ранним развитием их мембран.

Институт биологии ЯФ
СО АН СССР,
Якутск

Поступила в редакцию
15/VII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Осаковский В. Л., Алексеев В. Г. Функциональная активность хлоропластов пшеницы в условиях Севера.—Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.
2. Roberts D. W. A. Canadian Journal of Botany, 1952, v. 30, N 5.
3. Takashi Yamashita et al. Plant Physiol, 1969, v. 44.
4. Neil R. Baker, Rachel Leech. Plant Physiol., 1977, v. 60.
5. Jagendorf A. T., Uribe E. Proc. Nat. Acad. Sci. US, 1966, v. 55.
6. Reeves S. G., Hall D. O. Biochem. et Biophys. Acta, 1978, N 463.
7. Hauska G., Reimer S., Trebst A. Biochem. et Biophys. Acta, 1974, N 357.

V. L. Osakovskiy, T. N. Solomonova

AGE ALTERINGS OF FUNCTIONAL ACTIVITY OF CHLOROPLASTS IN SPRING CORN

The age alteratings of functional activity of chloroplast in spring corns of sorts Yakutianka 224 and Saratovskaya 29 were studied. It was demonstrated, that at the beginning of growth of plants the emergence of phosphorylational activity of the chloroplasts of the first leaf was connected with the formation of lamellar system. The phosphorylative activity of the membrane of lamellar and granal structures essentially distinguished by optimum of pH, by the sensibility of temperature and uncouplers. The ability of phosphorylation of chloroplasts of the local sort of corn is manifested by more early age of leaves, than that of the other origin. It is, apparently, determined by the acceleration of process of biogenesis of lamellar membrans in them.

УДК 581.1 : 577.3

В. К. ВОЙНИКОВ

К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ ИНТАКТНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ МИТОХОНДРИЙ

При изучении окислительного фосфорилирования одним из признаков интактности митохондрий служит высокий коэффициент дыхательного контроля (ДК), величина которого сильно зависит от условий разрушения ткани, состава среды выделения и температурного режима. Одним из факторов, понижающих ДК, является высокий уровень свободных жирных кислот. Специфическая способность сывороточного альбумина связывать свободные жирные кислоты, которые служат эндогенными разобщителями окисления и фосфорилирования [1, 2], обусловила широкое применение

ние этого препарата в средах при изоляции функционально активных митохондрий. Особенно интенсивно сывороточный альбумин используют исследователи растительных митохондрий. Известные к настоящему времени методы получения интактных митохондрий из тканей растительных объектов предполагают включение бычьего сывороточного альбумина (БСА) во все среды, начиная от среды изоляции и кончая средой инкубации [3—6]. Однако такое повсеместное присутствие БСА не всегда желательно из-за загрязнения препарата чужеродным белком, что затрудняет количественную оценку митохондриального белка в данной суспензии. Кроме того, присутствие БСА в среде инкубации снижает эффективность действия такого разобщителя процессов окисления и фосфорилирования, как динитрофенол. При этом скорость дыхания в присутствии динитрофенола часто не достигает той величины, которая наблюдалась в состоянии 3 (см. табл. 2). Все это побудило нас изучить возможность получения интактных растительных митохондрий с использованием среды выделения, ресуспендирования и инкубации, из состава которых был исключен БСА. Одновременно испытывалась возможность проведения всей процедуры изоляции митохондрий не в холодной комнате, а при температуре окружающего воздуха 20—25°C, но с использованием предварительно охлажденных растворов. Были применены некоторые модификации и при разрушении растительного материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы этиолированные побеги 2,5-суточных проростков кукурузы (*Zea mays* L.) сорта Омская 2 и озимой ржи (*Sekale cereale* L.) сорта Тулунская зеленозерная. Проростки выращивали на влажной фильтровальной бумаге в термостате при 26°. Для получения митохондрий парезали побеги длиной 1,5—2 см (6—8 г), помещали их на несколько минут в холодильник (0°). Затем растительный материал высыпали в стакан гомогенизатора, заливали средой выделения (соотношение навески побегов и среды 1:6) и быстро измельчали ножницами. Измельченные побеги разрушали, продавливая с помощью пресса ткань растений через небольшие отверстия (диаметр 1—1,2 мм) в поршне (рис. 1). Среда выделения содержала сахарозу (0,5 М), трис-НСI буфер (0,05 М, рН 7,4), ЭДТА (0,005 М), КСI (0,01 М), MgCl₂ (0,001 М) и цистеин (0,05%).

Полученный гомогенат фильтровали через капроновую ткань и центрифугировали при 2 000 г в течение 3 мин. Надосадочную жидкость сливали и центрифугировали 3 мин при 20 000 г. Полученный осадок митохондрий тщательно промывали в течение 3 мин в 8 мл среды выделения, из состава которой был исключен цистеин (среда промывания). В одном варианте опыта эта среда не содержала БСА, а в другом — содержала 10 мг БСА на 1 мл [7]. Промытые митохондрии снова осаждали центри-

Рис. 1. Пресс и гомогенизатор.

1 — корпус пресса, 2 — винт, 3 — стакан гомогенизатора (высота 110, диаметр 40 мм), 4 — поршень с 20 отверстиями диаметром 1 мм, 5 — сосуд со льдом. Все детали изготовлены из нержавеющей стали.

фугированием при 20 000 г в течение 3 мин и ресуспендировали в 0,3 мл среды, содержащей сахарозу (0,5 М) и трис-НСI буфер (0,05 М, рН 7,4). Выделение митохондрий проводили при комнатной температуре окружающего воздуха, однако гомогенизатор, центрифужные стаканы, ротор, пипетки, растворы — все, используемое при выделении, заранее охлаждали. Во время выделения как растворы, так и посуда находились в воде со льдом. Так поддерживался строгий температурный режим, при котором температура растворов была близка к 0°, в том числе во время центрифугирования.

Активность митохондрий анализировали полярографически с помощью закрытого платинового электрода при температуре 26° в 1,4 мл среды инкубации, содержащей КСI (0,125 М), трис-НСI буфер (0,05 М, рН 7,4), MgCl₂ (0,001 М), КН₂РO₄ (0,018 М). Субстрат окисления — α-кетоглутарат (5 мМ). Митохондрии помещали в мягкие условия [8]. После минутной инкубации в ячейку добавляли АДФ (130 мкМ), наблюдая при этом несколько циклов фосфорилирования. Затем регистрировали дыхание в присутствии динитрофенола (3,9 · 10⁻⁵ М) и дыхание, устойчивое к антимицину А (10 мкМ) [9]. После окончания поглощения кислорода митохондриями из ячейки брали пробу на белок, который определяли по методу Лоури [10].

Коммерческий препарат БСА очищали от примеси жирных кислот обработкой смесью спирта и серниго эфира (1:1) [11].

Результаты обработаны статистически: рассчитаны средние арифметические величины по 2—4 циклам фосфорилирования и доверительные интервалы при 5%-ном уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 2, а показано дыхание и фосфорилирование митохондрий кукурузы, изолированных по описанному выше способу. Примечательным является невысокая интенсивность поглощения кислорода митохондриями в состоянии 4. Эта величина колеблется от одного цикла фосфорилирования к другому в пределах 4—6 наноатомов кислорода в 1 мин на 1 мг митохондриального белка. Довольно высокие величины ДК свидетельствуют о хорошем качестве изолированных митохондрий.

Следует заметить, что разрушение растительного материала с помощью пресса позволило значительно сократить время проведения

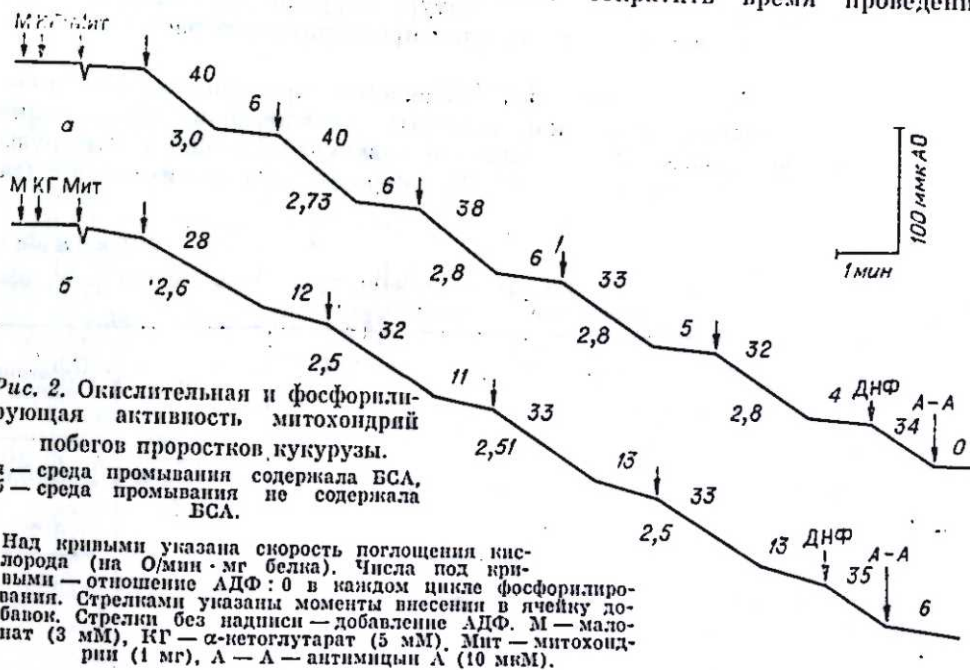


Рис. 2. Окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий побегов проростков кукурузы. а — среда промывания содержала БСА, б — среда промывания не содержала БСА.

Над кривыми указана скорость поглощения кислорода (на 0/мин · мг белка). Числа под кривыми — отношение АДФ: 0 в каждом цикле фосфорилирования. Стрелками указаны моменты внесения в ячейку добавок. Стрелки без надписи — добавление АДФ. М — малонат (3 мМ), КГ — α-кетоглутарат (5 мМ). Мит — митохондрии (1 мг), А — А — антимицин А (10 мкМ).

Таблица 1

Изменение величины дыхательного контроля у митохондрий озимой ржи в зависимости от условия разрушения ткани и присутствия БСА в средах выделения

Среды выделения, имеющие в своем составе БСА	Дыхательный контроль
<i>В ступке</i>	
Среда промывания	3,21±0,13
<i>С помощью пресса</i>	
Среда промывания	4,14±0,08
Среда промывания и инкубации	4,06±0,06
Среда выделения, промывания, ресуспендирования и инкубации	4,00±0,36

то все выгоды от применения измельчения с помощью пресса становятся очевидными. Величина ДК в этом случае значительно выше, чем при разрушении в ступке. Об этом свидетельствует сравнение дыхательного контроля при окислении НАД-зависимых субстратов у митохондрий озимой ржи после разрушения ткани в ступке и с помощью пресса (табл. 1).

Известно, что важным условием выделения функционально активных митохондрий является строгое соблюдение температурного режима. Повышение температуры растворов выше +4° на любом из этапов выделения приводит к снижению величины ДК [3, 8]. Чтобы избежать этого, выделение митохондрий, как правило, проводят в холодной комнате при температуре воздуха 0°. Следует заметить, что, используя описанную выше методику изоляции митохондрий при комнатной температуре воздуха, нам удалось сохранить в средах выделения температуру, близкую к 0°, за счет предварительного охлаждения растворов и посуды и проведения всех операций во льду. Величина дыхательного контроля при этом оставалась такой же (4,14±0,08), какой она была при выделении митохондрий в холодной комнате (4,16±0,06).

Таким образом, полученные результаты показали, что изоляцию интактных митохондрий необязательно вести в холодной комнате, ее можно осуществить при комнатной температуре окружающего воздуха, если все операции проводить во льду, охладив предварительно растворы и посуду.

Исключение БСА из всех сред (выделения, промывания, ресуспендирования, инкубации) позволяет получить митохондрии, обладающие дыхательным контролем, но эта величина невелика: 2,4—2,9 у кукурузы (рис. 2, б) и 2,2 у озимой ржи (табл. 2). Скорость поглощения кислорода

Таблица 2

Активность митохондрий, изолированных из побегов проростков озимой ржи, при окислении α-кетоглутарата

Условия промывания митохондрий	Состояние 3	Состояние 4	ДНФ	Антимицин А	ДК	Отношение АДФ:О
	на кислорода/мин·мг белка					
0°C, 3 мин, среда промывания с БСА	48,0±2,2	11,6±0,8	47,0±5,4	4,4±0,8	4,14±0,08	2,90±0,05
0°C, 3 мин, среда промывания без БСА	43,6±3,6	20,2±2,1	48,4±16,0	—	2,16±0,13	2,59±0,08

этой операции. Достаточно 8—10 с, чтобы разрушить 6—8 г побегов проростков. Растирание этого же количества растительного материала в ступке занимает не менее 3—4 мин. Поскольку известно, что измельчение ткани является одним из слабых звеньев во всей процедуре выделения интактных митохондрий, причем их качество находится в обратной зависимости от длительности этой операции [3, 8],

в состоянии 3 у этих митохондрий несколько ниже скорости дыхания при разобщении окисления и фосфорилирования после добавления динитрофенила. Митохондрии как кукурузы, так и ржи обладают некоторым антимицин-А-резистентным дыханием. При сравнении активности этих оргanelл с активностью митохондрий, полученных после промывания в среде с БСА, можно отметить у последних по сравнению с первыми существенный рост величины ДК (у кукурузы в 2,5 раза, у ржи в 2 раза). Возрастание дыхательного контроля достигается, во-первых, за счет резкого (в два раза) снижения интенсивности дыхания в состоянии 4, во-вторых, за счет увеличения скорости поглощения кислорода в состоянии 3. При этом величина дыхания в присутствии разобщителя остается неизменной. Все это позволяет предполагать, что при изоляции митохондрий в средах без БСА происходит слабое разобщение процессов окисления и фосфорилирования эндогенными свободными жирными кислотами. Уровень свободного окисления при этом повышается. Одновременно происходит некоторое торможение скорости дыхания в состоянии 3, видимо, за счет ингибирования свободными жирными кислотами адениннуклеотидтранслоказы — переносчика, обеспечивающего транспорт адениннуклеотидов через внутреннюю митохондриальную мембрану. При промывании митохондрий в среде с БСА происходит связывание свободных жирных кислот [7] и этим объясняется повышение отношения АДФ:О, скорости дыхания в состоянии 3, снижение дыхания в состоянии 4 [2, 7]. При введении БСА во все среды (выделения, промывания, ресуспендирования, инкубации) митохондрии имеют величину дыхательного контроля не лучше полученной после изоляции митохондрий в средах, из которых только среда промывания имела в своем составе БСА (см. табл. 1).

На основании исследований можно заключить, что для получения митохондрий с высоким дыхательным контролем необходимо связывать эндогенные свободные жирные кислоты с помощью БСА. Однако нет необходимости вводить его во все среды, используемые при выделении и инкубации митохондрий. Достаточно присутствия этого препарата в среде, используемой для промывания изолированных митохондрий.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений
СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
18/VI 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Pressman B. C., Lardy H. A. Effect of surface active agents on the latent ATPase of mitochondria.— *Biochim. biophys. acta*, 1956, 21.
2. Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М., Наука, 1972.
3. Соткоза Д. Ж. Выделение митохондрий и митохондриальных мембран.— В кн.: Биохимическое исследование мембран. М., Мир, 1979.
4. Bonner W. D. Jr. A general method for the preparation of plant mitochondria.— In: *Methods in Enzymology*, 10. N. Y.— London, Acad. Press, 1967.
5. Douce R., Moore A. L., Neuburger M. Isolation and oxidative properties of intact mitochondria isolated from spinach leaves.— *Plant Physiol.*, 1977, 60.
6. McCaig T. N., Hill R. D. Cyanide-insensitive respiration in wheat: cultivar differences and effects of temperature, carbon dioxide, and oxygen.— *Can. J. Bot.*, 1977, 53, 5.
7. Chan S. H. P., Higgins E. Jr. Uncoupling activity of endogenous free fatty acids in rat liver mitochondria.— *Can. J. Biochem.*, 1978, 56, 2.
8. Кондрашова М. Н., Ананенко А. А. Обследование состояния выделенных митохондрий.— В кн.: Руководство по изучению биологического окисления полнорографическим методом. М., Наука, 1973.
9. Войликов В. К. Последствие охлаждения на функциональную активность митохондрий пшеницы, пырея и пшенично-пырейных гибридов.— *Физиол. раст.*, 1978, 244.
10. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randel R. J. Protein measurement with the folin phenol reagent.— *J. Biol. Chem.*, 1951, 193.
11. Звягильская Р. А., Коростелова Н. Л. Очистка препаратов сывороточного альбумина.— В кн.: Методы современной биохимии. М., Наука, 1975.

ON THE PROBLEM OF ISOLATION
OF INTACT PLANT MITOCHONDRIA

The activity of mitochondria isolated from etiolated seedlings of maize and winter rye was studied with polarographic technique. Mitochondria were isolated in different media. Modified conditions of plant material destruction and mitochondria isolation which allow to get mitochondria with good respiratory control and ADP:O ratios were described.

УДК 634.0.164.5+581.81

Ю. Н. ИЛЬЧЕВ

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ХВОИ КЕДРА СИБИРСКОГО
У ДЕРЕВЬЕВ РАЗЛИЧНОЙ СМОЛОПРОДУКТИВНОСТИ

Знание хорошо отличимых признаков, необходимых для отбора высокосмолопродуктивных особей, перспективных в селекционном отношении, имеет большое практическое значение.

К настоящему времени в ряде работ по анализу связи признаков хвои со смолопродуктивностью дерева, выполненных для сосны [1—6], указывается на возможность использования ее в селекции. Однако такие данные совсем отсутствуют для кедра сибирского, живица которого в последнее время находит все большее применение в народном хозяйстве. Сведения, сообщаемые в работах [7—10], касаются в основном общей характеристики анатомической структуры хвои кедра.

В данной работе сделана попытка выявить морфолого-анатомические особенности хвои у деревьев высокой и низкой смолопродуктивности. Исследования проводили в спелых зеленомошной группы типов кедровых древостоев горно-таежного подояса на территории Горно-Алтайского опытного лесокombината.

Объектом анализа служила хвоя двухлетнего возраста, которую брали с побегов второго порядка, с южной стороны из средней части кроны деревьев. Предварительно проводили анализ морфологических признаков хвои (длины, ширины, высоты, формы и т. д.) на 24 деревьях (12 пар). Выявлялась изменчивость названных признаков у игл в пределах пучков, которая оказалась равна 3—5%. С учетом этого для полного морфолого-анатомического анализа было подобрано 8 деревьев (4 пары) из одного насаждения. От каждого дерева с 3 побегов брали через равные расстояния по 5 пучков хвои.

Измерение морфологических показателей хвои (длины, ширины, высоты) выполнено обычным способом. Элементы анатомической структуры (диаметры верхних и нижних * смоляных ходов, диаметр центрального цилиндра, толщина покровных тканей) измеряли на поперечных срезах под микроскопом с помощью винтового окуляра-микрометра. На микрофотографиях планиметром вычислили площади смоляных ходов, центрального цилиндра, ассимиляционной и покровной тканей. Результаты измерений обрабатывали с применением методов математической статистики [11].

* Нижним назван смоляной ход, который расположен в углу, образованном боковыми гранями.

Таблица 1

Категории смолопродуктивности	Номер оп. деревьев	Длина		Ширина		Высота	
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
Низкая	104	114,3±1,83	2,168	1,22±0,018	0,196	0,98±0,057	0,344
Высокая	104a	109,3±0,15		1,27±0,018		1,00±0,016	
Низкая	17	122,5±0,45	4,040	1,29±0,018	0,256	1,09±0,018	0,500
Высокая	17a	114,3±1,98		1,23±0,015		1,10±0,009	
Низкая	80	107,7±0,50	8,132	1,46±0,019	0,040	1,21±0,029	0,801
Высокая	80a	100,3±0,76		1,45±0,016		1,18±0,023	
Низкая	98	103,7±0,61	0,706	1,14±0,020	0,038	0,93±0,018	0,909
Высокая	98a	104,3±0,60		1,15±0,022		0,96±0,023	

Примечание. Стандартное значение при 5%-ном уровне значимости 1,96.

Как видно из табл. 1, иглы хвои у деревьев низкой смолопродуктивности длиннее (до 7%), а различия по ширине и высоте незначительны. При анализе формы хвои подмечено, что у деревьев обеих категорий встречаются различные модификации, однако для высокосмолопродуктивных деревьев более характерной является хвоя с большим углом схождения боковых граней и выпуклостью поверхности (рис. 1, а). Для низкосмолопродуктивных деревьев преобладающей оказалась форма с более острым углом схождения граней (рис. 1, б).

При исследовании анатомии хвои мы обращали внимание как на общий характер развития различных тканей, так и на особенности строения и расположения отдельных анатомических структур. Установлено, что в общих чертах анатомическое строение хвои у деревьев разной смолопродуктивности почти одинаково. По характеру расположения смоляных ходов в хвое у обоих деревьев встречаются: паренхиматический, промежуточный, периферический типы [10].

Однако при паренхиматическом расположении у высокосмолопродуктивных деревьев смоляные ходы часто расположены дальше от периферии, т. е. глубже погружены в паренхимную ткань. Существенных различий в размерах смоляных ходов у деревьев разной смолопродуктивности не обнаружено (табл. 2). Покровные ткани оказались толще у деревьев высокой смолопродуктивности.

В процессе исследования обнаружена хвоя с пятью смоляными ходами. Два вспомогательных смоляных хода расположены довольно симмет-

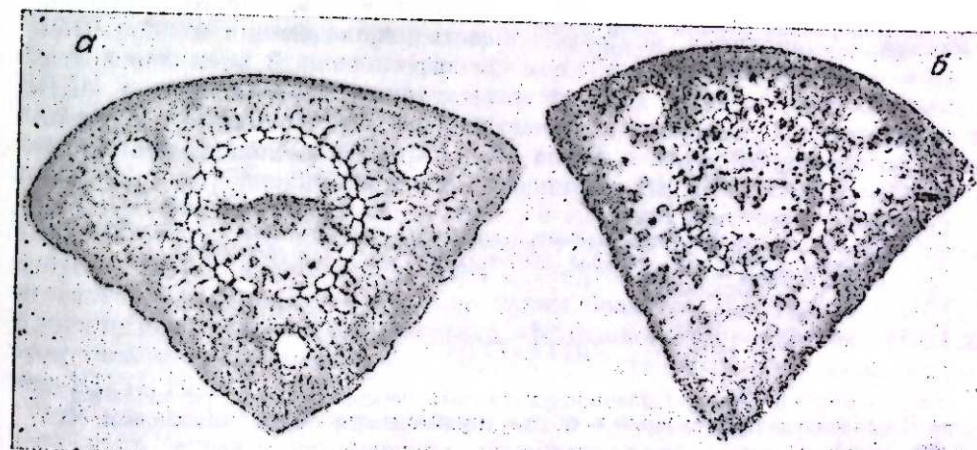


Рис. 1. Поперечное сечение хвои кедра сибирского высокой (а) и низкой смолопродуктивности (б).

Таблица 2

Размер некоторых анатомических элементов хвои, мкм

Категория смолопродуктивности	Номер оп. дерева	Диаметр верхних смоляных ходов		Диаметр нижних смоляных ходов		Диаметр центрального цилиндра		Толщина покровной ткани	
		$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t	$M \pm m$	t
		Низкая	104	68,5±2,2	2,482	73,1±3,0	0,028	454±11,6	1,337
Высокая	104a	79,7±3,9		73,2±1,1		437±5,2		14,1±0,4	
Низкая	17	71,0±3,4	0,781	69,7±1,2	0,316	449±9,1	2,343	11,3±0,5	5,882
Высокая	17a	74,3±2,5		68,4±1,7		423,5±6,5		13,1±0,3	
Низкая	80	97,6±4,9	0,130	104,0±3,0	0,479	532±9,9	3,100	10,6±0,4	3,750
Высокая	80a	96,7±4,8		106,2±3,5		493±9,3		12,2±0,4	
Низкая	88	92,0±3,6	0,562	79,0±2,6	2,353	456,5±4,9	6,167	13,1±0,2	9,643
Высокая	88a	89,3±3,1		87,3±2,1		417,3±4,0		15,8±0,2	

рично в верхних углах хвоинки неподалеку от основных ходов. По строению они такие, как и основные, но значительно меньших размеров (рис. 2).

Для изучения зависимости смолопродуктивности от величины ассимиляционной поверхности хвои нами были вычислены процентные соотношения некоторых элементов и тканей хвои. Оказалось, что у деревьев высокой смолопродуктивности покровные и ассимиляционные ткани развиты сильнее и составляют соответственно 14,1 и 61,9% против 11,5 и 60,6% у низкосмолопродуктивных. Напротив, площадь центрального цилиндра у высокосмолопродуктивных деревьев составила 22,4%, а у низкосмолопродуктивных — 18,6%. Разница площади смоляных ходов незначительна.

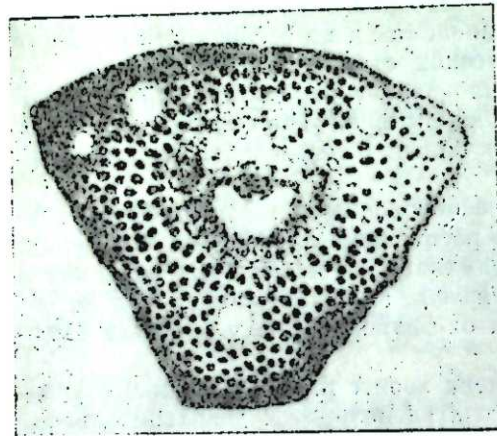


Рис. 2. Поперечное сечение хвои кедр с пятью смоляными ходами.

использован только комплекс количественных и качественных различий таких признаков, как длина и форма хвои, характер расположения смоляных ходов, развитие ассимиляционной и покровной тканей.

Всесоюзное научно-производственное объединение лесной селекции древесных пород «Союзселекция», Воронеж
Поступила в редакцию 18/V 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Василевская Л. С. Смолопродуктивность деревьев сосны, различающихся по морфологическим признакам.— Сб. науч. работ Ин-та лесного хоз-ва, вып. XIII. Минск, 1960.
- Проказин Е. П. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной.— В кн.: Опыт и достижения по селекции древесных пород, вып. 38. М., 1959.
- Терешина Г. А. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1973.

- Чудный А. В. О некоторых признаках и свойствах сосны высокой и низкой смолопродуктивности в Кировской области.— В кн.: Селекция и семеноводство древесных пород. М., 1965.
- Шатерникова А. Н. Анатомическое исследование хвои сосны крымской.— В кн.: Физиология древесных растений. К 90-летию со дня рождения чл.-кор. АН СССР Л. И. Иванова. М., 1962.
- Шульгин В. А. Подбор и разведение сосен высокой смолопродуктивности. М., Лесная промышленность, 1937.
- Адамович Э. И. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) как дерево декоративное, плодовое и смолоносное.— Тр. Перм. с-х. ин-та, 1948, т. 12.
- Малышев Л. И. Применено анатомического метода для целей определения сосен и явления их филогении.— Тр. ВСФ АН СССР, сер. биол., 1958, вып. 7.
- Танкоштан Л. А. Анатомическое строение основных пород Красноярского края.— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 65.
- Храмова Н. Ф. Анатомия и морфология хвои прививок кедр сибирского.— Изв. СО АН СССР, 1966, № 8. Сер. биол. наук, вып. 2.
- Вольф В. Г. Статистическая обработка опытных данных. М., Колос, 1966.

U. N. Ilyichov

ANATOMO-MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF NEEDLES OF PINUS SIBIRICA DU TOUR WITH TREES OF DIFFERENT RESIN-PRODUCTIVITY

The comparative studies of anatomic-morphological signs of needles of *Pinus sibirica* Du Tour have show, that the thickness and height of needles, size of resin canals are connected weakly with resin-productivity of trees. The resin-productivity mostly is connected with length of needles size of central cylinders and thickness of groundtissues.

УДК 617.735—002.156 : 577.155.2

И. Е. МИХАЙЛОВСКАЯ, Р. П. САЛГАННИК

ЭФФЕКТИВНОСТЬ АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНОЙ КИСЛОТЫ В ЛЕЧЕНИИ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ПИГМЕНТНОЙ ДЕГЕНЕРАЦИИ СЕТЧАТКИ

Известно, что наследственная пигментная дегенерация сетчатки (НПДС) широко распространена в человеческой популяции и является одной из главных причин утраты зрения. Эффективных методов лечения НПДС до последнего времени не существовало. Исследования, выполненные С. Ф. Шерешевской и Ю. Е. Морозовым, показали, что при экспериментальной дистрофии сетчатки у кроликов в цитоплазме нервных клеток происходит быстрое падение содержания РНК [1]. Эти и некоторые другие данные позволили Б. Б. Фуку с сотрудниками высказать предположение о том, что генетический дефект при НПДС ведет к нарушению синтеза РНК или рибонуклеотидов и предложить на этом основании заместительную терапию — введение таким больным препаратов РНК [2]. Клинические исследования показали эффективность препаратов РНК при этом тяжелом заболевании, что явилось существенным прогрессом в лечении НПДС [2—8].

В последние годы установлено, что в процессах фоторецепции важную роль играют циклические рибонуклеотиды — циклический 3',5'-аденозинмонофосфат (цАМФ) и циклический 3',5'-гуанозинмонофосфат (цГМФ). Показано, что в фоторецепторных клетках при освещении воз-

растает активность фермента, расщепляющего циклические нуклеотиды — фосфодиэстеразы [9], и падает содержание цАМФ и цГМФ [10]. У мышей линии СЗН/Не при наследственной пигментной дегенерации — заболевании, которое весьма сходно с НПСД человека, обнаружено резкое падение активности этой фосфодиэстеразы [11] и возрастание в несколько раз содержания цГМФ, что считают основной причиной дегенерации сетчатки [12]. Ряд данных говорит об антагонистических отношениях цАМФ и цГМФ в регуляторных процессах в клетках [13]. В связи с этим данными Р. И. Салгаником выдвинуто предположение о том, что введение при НПСД адениловых нуклеотидов, из которых после фосфорилирования до аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) синтезируется цАМФ, может уравновесить избыток цГМФ и, возможно, приостановить дегенерацию сетчатки. Можно также допустить, что в препаратах РНК, оказывающих лечебное действие при НПСД, ответственной за этот эффект, является адениловая кислота.

В связи с изложенными соображениями предпринято исследование эффективности АТФ при введении препарата больным НПСД в количествах, сопоставимых с содержанием адениловой кислоты в дозах РНК, оказывающих лечебное действие при этом заболевании.

Медицинский препарат АТФ отечественного производства или «Фосфобион» (Румыния) вводили внутримышечно по 5 мл в виде 1%-ного раствора 2 раза в день на протяжении 15 дней. Помимо этого больные получали микроволновую диатермию, кислородные ванны, витамин В₆. В слепом опыте больным вместо АТФ вводили по 5 мл физиологического раствора. Под наблюдением были 30 больных в возрасте от 14 до 50 лет, в том числе 14 мужчин, 13 женщин и 3 подростка. У 20 больных имела место периферическая пигментная дегенерация сетчатки, у 4 больных — центральные и периферические поражения сетчатки; у 6 больных к этим поражениям присоединялась врожденная глухота (синдром Ушера).

Острота зрения в результате лечения у 27 больных повысилась на 0,1—0,5; у 3 больных практически не изменилась. Поле зрения расширилось на 10—20° у 18 больных и у 5 человек — на 30° и более; у 7 больных поле зрения существенно не изменилось. Темновая адаптация отчетливо повысилась у 20 больных и не изменилась у 10. Объективное и субъективное улучшение наступало через 4—5 дней, а значительное улучшение — к концу курса, т. е. через 15 дней после начала лечения. При этом наблюдалось и улучшение общего состояния. Улучшение зрительных функций после лечения АТФ сохранялось на протяжении 5—6 мес. Повторный курс давал более стойкий эффект. Побочных реакций или осложнений при введении АТФ не наблюдалось.

Проведение слепого опыта (зашифрованного от больных и персонала) подтвердило объективность полученных данных: введение больным плацебо в виде физиологического раствора не давало эффекта, а дача им АТФ быстро вела к улучшению зрения. Результаты клинических наблюдений свидетельствуют о том, что по терапевтической эффективности АТФ не менее действен, чем препараты РНК [2—8].

Доступность препарата АТФ делает возможным широкое применение его для лечения наследственных ретинитов. Раннее выявление таких больных в семьях с НПСД и применение АТФ при первых симптомах заболевания может предупредить развитие слепоты у большого числа наследственно-отягощенных пациентов (только в СССР утратило зрение из-за наследственного поражения сетчатки не менее 20 000 человек [10]). Предварительные данные показывают, что постоянное еженедельное введение АТФ сохраняет на протяжении длительного времени высокие показатели зрения у больных НПСД.

Полученные данные поддерживают представление о том, что лечебное действие и АТФ, и РНК может быть связано с тем, что эти соединения поставляют субстраты для синтеза цАМФ. Вполне вероятно, что и

иные адениловые нуклеотиды и нуклеозиды, которые могут в клетке фосфорилироваться до АТФ, а также и сама цАМФ (или ее дибутирильное производное), могут обладать терапевтическим действием.

Новосибирский государственный
медицинский институт,
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/IV 1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Шершевская С. Ф., Морозов Ю. Е. Бюл. эксп. биол. и мед., 1968, № 11.
2. Фукс Б. Б., Шершевская С. Ф., Попова Л. М., Шнапер А. Л. Бюл. эксп. биол. и мед., 1969, № 9.
3. Авцын А. П., Фукс Б. Б., Шабанова М. Е., Терещенко О. Д. Вести. АМН СССР, 1977, № 1.
4. Фукс Б. Б., Шершевская С. Ф., Левина Ф. Г., Шабанова М. Е. Вести. АМН СССР, 1971, № 7.
5. Трутнева К. В., Канцельсон Л. А., Богословский А. И. и др. Вести. офтальмологии, 1972, 68.
6. Шершевская С. Ф., Фукс Б. В. Вопросы офтальмологии. Кемерово, 1972.
7. Михайловская И. Е. Актуальные вопросы современной медицины. Новосибирск, 1972.
8. Левина Ф. Г., Шабанова М. Е. Вопросы офтальмологии. Кемерово, 1972.
9. Chader C., Herz L., Fletcher R. Biochim. Biophys. Acta, 1974, v. 347.
10. Orr H. T., Lowry O. H., Cohen A. I., Perrendelli J. A. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1976, v. 73, N 12.
11. Farber D., Lolley R. J. Neurochem., 1973, v. 21.
12. Farber D., Lolley R. Science, 1974, v. 186, N 4162.
13. Kolata G. B. Science, 1973, v. 182, N 4108.

I. E. Mikhailovskaya, R. I. Salganik

EFFICIENCY OF ADENOSINE TRIPHOSPHATE ADMINISTRATION IN TREATMENT OF INHERITED DEGENERATION OF THE RETINA

The prevalence of cyclic GMP over cyclic AMP in the retina is assumed to be the main cause of the inherited degeneration of the retina. The administration of adenosine triphosphate (ATP), as a source of cyclic AMP formation, is suggested for treatment of patients with this disease. Thirty patients received the commercial medical preparation of ATP at dose 5 ml of a 1% solution twice per day for 15 days. In 27 patients, a substantial increase in vision acuity and in 23 patients an expansion of the visual area were observed. The improvement of visual functions was sustained for 5—6 months. The following courses of ATP treatment led even to more pronounced improvement. Repeated administration of ATP to patients with inherited degeneration of the retina is considered as an efficient means of the prevention of blindness.

УДК 575.5 : 591.445

И. И. ЛОБАЧЕВА

КАТАБОЛИЗМ СЕРОТОНИНА МОЗГА И РЕАКТИВНОСТЬ ГИПОФИЗАРНО-НАДПОЧЕЧНИКОВОЙ СИСТЕМЫ ПРИ РАЗНЫХ ВИДАХ СТРЕССА

Достаточно давно установлено, что биогенный амин серотонин принимает участие в регуляции гипофизарно-надпочечникового комплекса. При воздействии на обмен серотонина в мозге получали изменения в функции коры надпочечников [1]. Можно ожидать, что активация гипо-

гипофизарно-надпочечникового комплекса в условиях действия стрессорных факторов также происходит с участием серотонинергической системы мозга. В литературе имеются сведения об изменении метаболизма серотонина в мозге в условиях действия экстремальных факторов, но они довольно противоречивы [2, 3]. Это расхождение может быть обусловлено видом стрессовых воздействий, разной степенью их действия на организм, а также временем, прошедшим после начала стресса. В большинстве работ по изучению метаболизма серотонина при стрессе не исследуется параллельно функционирование одной из основных систем организма, осуществляющих реакцию на стресс, — гипофизарно-надпочечникового комплекса. Определение функционального состояния гипофизарно-надпочечниковой системы позволяет оценить интенсивность стрессорного воздействия на организм, облегчает сравнение разных видов стресса и выявление стрессорных реакций, осуществляющихся с участием серотонинергической системы мозга.

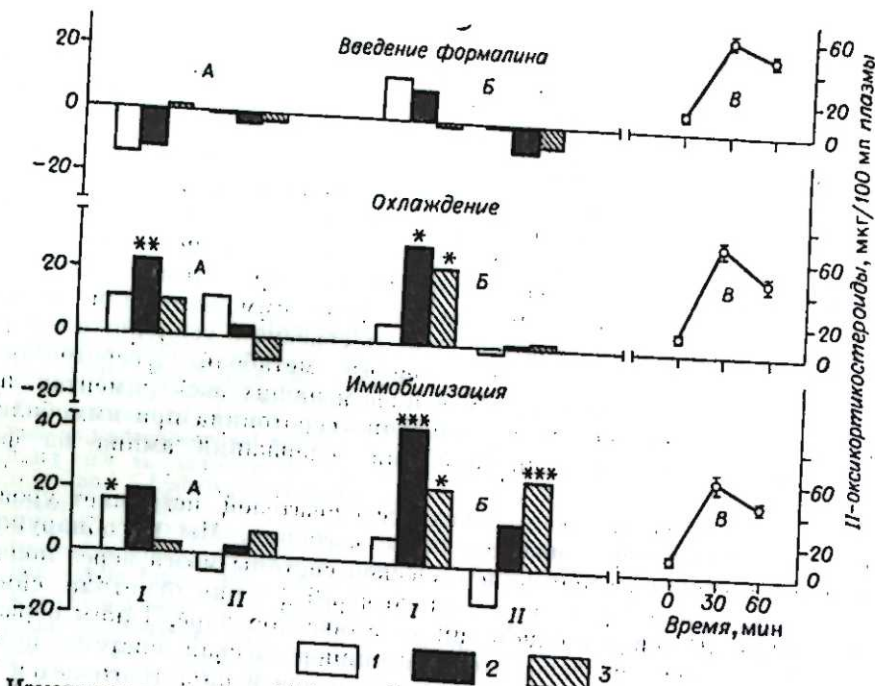
Задача нашей работы — изучение катаболизма серотонина и реакции гипофизарно-надпочечниковой системы при разных типах стрессовых воздействий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты поставлены на самцах крыс линии Вистар весом 150—170 г в зимний период. Использовано три вида стрессовых воздействий: подкожное введение 0,2 мл 3%-ного раствора формалина на 100 г веса, охлаждение в термостатированной сумке при температуре $-3, 4^{\circ}\text{C}$ и иммобилизация — обездвиживание животных путем фиксации их за лапы на животе. Опытных животных забивали через 30 или 60 мин после начала воздействия. В контрольной группе крыс декапитировали сразу же после взятия из клеток. В каждой группе использовано от 6 до 10 животных. На холоду выделяли и взвешивали большие полушария и ствол мозга (промежуточный, средний и задний мозг). Флюориметрическими методами определяли содержание серотонина и 5-гидроксииндолуксусной кислоты (5-ГИУК) в отделах мозга [4] и 11-оксикортикостероидов (11-ОКС) в плазме периферической крови [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Определение содержания 11-ОКС в крови крыс показало, что интенсивность реакции гипофизарно-надпочечниковой системы на все примененные виды стрессоров сходная (см. рисунок). Абсолютный прирост уровня 11-ОКС составил 55, 49 и 48 мкг% через 0,5 ч и 34, 35 и 37 мкг% через 1 ч после начала охлаждения, иммобилизации и введения формалина соответственно. Наиболее интенсивная реакция гипофизарно-надпочечниковой системы развивалась при получасовом воздействии стрессорных факторов. Эта же продолжительность действия стрессоров вызвала наибольшие изменения и в состоянии серотонинергической системы в ответ на охлаждение и иммобилизацию. Получасовое охлаждение и иммобилизация приводили к значительному увеличению в полушариях мозга содержания основного метаболита серотонина (5-ГИУК) и к возрастанию показателя катаболизма, определяемого отношением концентрации метаболита к содержанию амина. Охлаждение увеличивало содержание метаболита и в стволе мозга. Уровень серотонина при этих видах стресса также несколько возрастал, но статистически достоверное увеличение содержания серотонина было отмечено в стволе мозга только при иммобилизации. Так как подъем уровня 5-ГИУК происходил на фоне снижающегося содержания серотонина, можно предположить, что получасовое охлаждение и иммобилизация ускоряют не только катаболизм серотонина в мозге, но и его синтез.



Изменения в концентрации серотонина (1), 5-гидроксииндолуксусной кислоты (2) и в катаболическом коэффициенте (3) в процентах по сравнению с базальным уровнем в стволе мозга (А) и в полушариях (Б) и содержание 11-оксикортикостероидов в плазме (В) после 30- (I) и 60-минутного (II) стресса.
 Различия с контролем достоверны: $p < 0,05$ (*); $0,01$ (**); $0,005$ (***) (при подсчете использованы абсолютные цифры).

При удлинении продолжительности действия стрессоров до 1 ч снижался уровень 11-ОКС в плазме, а изменения в функционировании серотонинергической системы отмечены были только в ответ на иммобилизацию: катаболический коэффициент в полушариях мозга оставался значительно увеличенным ($1,53 \pm 0,07$ по сравнению с $1,20 \pm 0,04$, $p < 0,005$). Введение формалина не отражалось на функционировании серотонинергической системы мозга в наших опытах.

Таким образом, несмотря на то, что все три вида стресса оказались сходными по силе действия, так как вызывали одинаковый прирост уровня 11-ОКС, серотонинергическая система в наибольшей степени затронулась при иммобилизации. Более кратковременное увеличение катаболизма серотонина наблюдалось также при охлаждении, и отсутствовали изменения в ответ на введение формалина.

Иммобилизация является интенсивным и сложным воздействием, в котором наряду с чисто эмоциональной компонентой, вызванной тем, что животные оказываются в необычном для них положении — фиксированными за лапки, действуют и другие, так называемые физические компоненты [6], в том числе болевая, связанная с перетягиванием конечностей марлевыми лигатурами. Эмоциональная компонента иммобилизации в определенной степени аналогична такому более слабому стрессорному воздействию, как рестрикция (ограничение подвижности — помещение животных в очень узкие клетки или домики), которая представляет вариант иммобилизации. Принимая во внимание литературные данные о том, что рестрикция ускоряет катаболизм серотонина в мозге [7], можно думать, что наибольшее воздействие на состояние серотонинергической системы мозга оказывает та компонента иммобилизационного стресса, которая связана с помещением животных в необычную обстановку.

повку, тем более, что введение формалина, действующего на болевые рецепторы, не отразилось на катаболизме серотонина в наших опытах.

Сравнение реакции серотонина мозга на иммобилизацию и введение формалина было проведено ранее в уникальной по своей сложности работе, выполненной группой венгерских исследователей на крысах [8]. Они определяли содержание серотонина и активность триптофан-гидроксилазы, ключевого фермента синтеза амина, на фоне этих двух стрессовых воздействий в отдельных гипоталамических ядрах. Трехчасовая иммобилизация снижала содержание серотонина в целой группе гипоталамических ядер. Активность триптофан-гидроксилазы при этом не менялась, так что снижение уровня серотонина на фоне иммобилизации, обнаруженное этими исследователями, может быть связано с усиленным его расходом. Увеличение уровня основного метаболита серотонина и катаболического коэффициента, отмеченное в наших экспериментах, прямо свидетельствует об усилении утилизации серотонина при иммобилизации, хотя мы и не обнаружили снижения содержания амина на фоне этого стресса.

Формалин, по данным венгерских исследователей, не меняет уровень серотонина в ядрах через полчаса после введения. Мы не обнаружили изменений в состоянии серотонинергической системы мозга через полчаса и 1 ч после введения формалина. Только через 2 ч они отметили снижение концентрации амина в одном гипоталамическом ядре. Таким образом, в этой работе также показано, что серотонинергическая система принимает участие в реакции на иммобилизацию и почти не затрагивается при формалиновом стрессе. К сожалению, авторы не изучали параллельно функцию гипофизарно-надпочечниковой системы, что не позволяет сравнивать интенсивность действия этих двух стрессоров.

В противоположность полученным нами и в работе [8] данным об отсутствии реакции серотонинергической системы на введение формалина, в литературе есть сведения, что применение более концентрированного раствора формалина (10%) вызывает снижение содержания серотонина в гипоталамусе [9]. В более высокой концентрации формалин, по-видимому, оказывает прямое «гуморальное» действие на клетки гипоталамуса [10]. Таким образом, он может вызвать снижение содержания серотонина в гипоталамусе, которое не связано с регуляцией гипофизарно-надпочечникового комплекса, тем более, что в наших экспериментах и в приведенной работе реакция гипофизарно-надпочечниковой системы по приросту 11-ОКС и по достигнутому уровню одинакова.

В наших экспериментах пребывание крыс при температуре $-3, 4^{\circ}\text{C}$ в течение получаса значительно повышало содержание метаболита в стволе мозга и полушариях. При более продолжительном воздействии низкой температуры уровень 5-ГИУК возвращался к норме и одновременно уменьшалась реакция гипофизарно-надпочечниковой системы. В то же время охлаждение не отражалось на уровне серотонина в мозге, что совпадает с опубликованными в литературе данными о том, что содержание животных при немногим более высокой температуре $+3, 4^{\circ}\text{C}$ в течение 5 и 24 ч не меняет уровень серотонина в стволе мозга [11]. У других исследователей охлаждение животных в течение 30 мин и 3 ч при тех же $+3, 4^{\circ}\text{C}$ снижало содержание серотонина в гипоталамусе и целом мозге [9, 12], но так как одновременно не исследовался обмен амина, то о характере изменений в состоянии серотонинергической системы судить трудно. Понижение уровня серотонина и в этом случае может быть обусловлено его интенсивным расходом.

Проведенное нами сравнительное изучение реакции организма на три типа стрессоров показало, что при наличии одинаковой неспецифической компоненты общего адаптационного синдрома (о которой судили по уровню 11-ОКС в крови) специфический компонент стресс-реакции — центральное регуляторное звено — может быть различным в зависимости

от вида стрессового воздействия. Серотонинергическая система мозга, являющаяся одной из основных нейромедиаторных систем, вовлекается в осуществление реакции организма на такие стрессовые воздействия, как иммобилизация и охлаждение, и, по-видимому, не принимает участия в реакции на формалиновый стресс.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/1 1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Науменко Е. В. Центральная регуляция гипофизарно-надпочечникового комплекса. Л., 1971.
2. Corrodi H., Fuxe K., Hökfelt T. The effect of immobilization stress on the activity of central monoamine neurons.— *Life Sci.*, 1968, 7.
3. De Schaepdryver A., Preziosi P., Scapagnini U. Brain monoamines and adrenocortical activation.— *Brit. J. Pharmacol.*, 1969, 35, 4.
4. Curzon G., Green A. Rapid method for the determination of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyindoleacetic acid in small regions of rat brain.— *Brit. J. Pharmacol.*, 1970, 39.
5. Stahl F., Dörner G. Eine einfache spezifische routinemethode zur fluorometrischen bestimmung von unkonjugierten 11-hydroxycorticosteroiden in körperlüssigkeiten.— *Acta Endocrinol.*, 1966, 51.
6. Kvetnanský R. Transsynaptic and humoral regulation of adrenal catecholamine synthesis in stress.— In: Usdin and Snyder *Frontiers in catecholamine research*, New York, Pergamon Press, 1973.
7. Morgan W. W., Rudeen P. K., Pfeil K. A. Effects of immobilization stress on serotonin content and turnover in regions of the rat brain.— *Life Sci.*, 1975, 17, 1.
8. Palkovits M., Brownstein M., Kizer J. S. et al. Effects of stress on serotonin concentration and tryptophan hydroxylase activity of brain nuclei.— *Neuroendocrinol.*, 1976, 22.
9. Vermes J., Telegdy G., Lissák K. Correlation between hypothalamic serotonin content and adrenal function during acute stress. Effect of adrenal corticosteroids on hypothalamic serotonin content.— *Acta Physiologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 1973, 43, 1.
10. Makara G. B., Stark E., Palkovits M. Afferent pathways of stressful stimuli: corticotrophin release after hypothalamic deafferentation.— *J. Endocrinol.*, 1970, 47.
11. Goldberg M. E., Salama A. J. Amphetamine toxicity and brain monoamines in three models of stress.— *Toxicol. Appl. Pharmacol.*, 1969, 14.
12. Corrodi H., Fuxe K., Hökfelt T. Central serotonin neurons and thermoregulation.— In: *Advances in Pharmacology*, 1968, 6, pt B.

I. I. Lobatcheva

BRAIN SEROTONIN CATABOLISM AND HYPOPHYSAL-ADRENAL REACTIVITY UNDER CONDITIONS OF DIFFERENT KINDS OF STRESS

The dynamics of changes of the levels of serotonin, 5-hydroxyindoleacetic acid and catabolic index were investigated in male rat brain stem and cerebral hemispheres under such stress conditions as immobilization, cold exposure and formalin injections. The reactivity of hypophyseal-adrenal axis was estimated by the levels of 11-hydroxycorticosteroids in plasma at the same time.

It was shown that intensity of hypophyseal-adrenal reactivity to all applied kinds of stress being similar, the most pronounced changes on the state of serotonergic system were provoked by immobilization, that reinforced brain serotonin catabolism. The cold exposure for half an hour resulted in significant increase of metabolite concentration in brain areas, but when more prolonged acting of low temperature the 5-hydroxyindoleacetic acid levels returned to normal.

Formalin injections had no effect on the state of brain serotonergic system.

Н. П. КУДРЯВЦЕВА, И. К. ПОПОВА

НОВАЯ МОДЕЛЬ С ДОПОЛНИТЕЛЬНЫМ ИСТОЧНИКОМ ЭНДОГЕННОГО СЕРОТОНИНА

При изучении способности клеток некоторых тканей продуцировать иммунодепрессивные и иммуностимулирующие вещества было найдено [1, 2], что в отличие от других тканей желудочно-кишечный тракт плодов, подсаженный под кожу взрослым сингенным мышам, способен к росту и быстрому формированию органоподобных структур, имеющих строение, типичное для соответствующих отделов желудочно-кишечного тракта взрослых животных*.

Хорошо известно, что желудочно-кишечный тракт является основным источником синтеза серотонина. Биосинтез и депонирование серотонина осуществляют клетки энтерохромаффинной системы [3], синтезирующие его из поступающего с пищей триптофана. Возникло предположение, что энтерохромаффинные клетки слизистой трансплантата желудочно-кишечного тракта также могут быть способны к биосинтезу и депонированию серотонина, создавая дополнительный источник серотонина в организме.

Цель данного исследования — выявить возможности создания модели с дополнительным источником эндогенного серотонина путем трансплантации желудочно-кишечного тракта плодов взрослым сингенным мышам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Самки мышей линии BALB/c на 18—21-й день беременности быстро декапитировали, в стерильных условиях извлекали содержащую плоды матку и помещали ее в охлажденный раствор Хенкса с добавлением пенициллина и стрептомицина. У плодов выделяли желудок с участком двенадцатиперстной кишки, содержащий у мышей наибольшее число истинных энтерохромаффинных клеток — продуцентов и накопителей серотонина [3]. Под нембуталовым наркозом в стерильных условиях этот трансплантат пересаживали под кожу взрослым (2,5—3 мес) половозрелым самцам той же линии BALB/c. В течение трех дней после операции мышам вводили антибиотики.

В качестве контрольных серий использовали интактных мышей, а также ложнопериоперированных, которым под нембуталовым наркозом делали кожный разрез, отсепаховывали и зашивали кожу и затем вводили антибиотики. В специальной серии мышам был подсажен кусочек печени плодов.

Через 30—40 дней после операции контрольных и подопытных животных рассаживали в индивидуальные клетки и через 2—3 дня забивали в одно и то же время, до утреннего кормления, быстрой декапитацией. Трансплантат выделяли, измеряли и взвешивали.

Серотонин определяли флюориметрическим методом [4] в цельной крови, мозге (стволе головного мозга и гипоталамусе) и трансплантатах.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из 42 мышей, которым был подсажен желудок плода с участком двенадцатиперстной кишки, у 9 животных трансплантат не прижился. У остальных 33 животных наблюдалось образование кист разного раз-

* Авторы благодарят зав. лабораторией генетики рака ИЦиГ СО АН СССР д-ра биол. наук Е. В. Грунтенко за ценную консультацию по данному кругу вопросов.

Концентрация серотонина в крови и мозге мышей с дополнительным источником эндогенного серотонина

Серия животных	Кровь, мкг/мл	Ствол головного мозга	Гипоталамус
		мкг/г	
Интактные	1,48±0,097 (9)	0,68±0,022 (9)	0,77±0,037 (9)
Ложнопериоперированные	1,30±0,072 (6)	0,64±0,019 (6)	0,77±0,057 (5)
С трансплантатом печени	1,45±0,125 (5)	—	—
С трансплантатом желудка	2,13±0,149 (7)*	0,62±0,021 (6)	0,88±0,069 (5)

* $p < 0,01$ по сравнению с ложнопериоперированными.

мера — от $0,5 \times 0,5$ до 2×3 см, с обычно светлым серозным секретом. Вес кист без жидкого содержимого колебался от 40 до 200 мг. В стенках кист желудка можно было различить мышечную и кожистую части.

В то же время трансплантат печени плода к моменту забоя во всех опытах полностью рассосался.

Было установлено, что трансплантаты желудка содержат серотонин. Уровень его в трансплантате довольно высок (от 0,2 до 10 мкг/г), хотя и не достигает концентраций, характерных для желудков взрослых интактных мышей этой линии ($13,93 \pm 1,14$ мкг/г), как это было показано нами ранее [5].

Прижившийся трансплантат желудка приводил к отчетливому повышению концентрации серотонина в крови мышей. Уровень серотонина в крови животных, у которых было отмечено развитие кист, был в среднем на 44% выше, чем в контрольных группах (см. таблицу). Содержание серотонина в крови ложнопериоперированных животных, в том числе мышей, которым была подсажена печень, не отличалось от его уровня в крови интактных мышей этой линии.

В то же время содержание серотонина в мозге животных с дополнительным источником серотонина (ДИС-модель) существенно не менялось. В том числе не было обнаружено достоверных изменений в гипоталамусе, гематоэнцефалический барьер которого, по-видимому, более проницаем для биогенных аминов, чем гематоэнцефалический барьер других областей мозга [6].

ОБСУЖДЕНИЕ

Так же как и в предыдущих исследованиях [1, 2] трансплантация желудка плодов сингенных мышей взрослым животным приводила к образованию кист, в которых можно было различить мышечный и железистый слои, характерные для желудка взрослых животных. В подсаженном и развившемся трансплантате через 30—40 дней после операции были обнаружены довольно высокие концентрации серотонина, что свидетельствует о наличии в эпителии кист, как и в нормальном желудке, истинных энтерохромаффинных клеток, продуцирующих серотонин и депонирующих его. Источник синтеза серотонина, аминокислота триптофан, по-видимому, поступает из кровяного русла по кровеносным сосудам, которыми трансплантат в процессе развития обильно прорастает. В свою очередь, синтезированный серотонин поступает в кровяное русло, так как наличие дополнительного источника синтеза серотонина привело к отчетливому увеличению уровня серотонина в крови.

Известно, что в организме млекопитающих желудочно-кишечный тракт, в котором содержится до 90% этого биогенного амина [7], является основным источником периферического серотонина. Кровь же играет роль системы, транспортирующей серотонин, благодаря способности серо-

тонина захватываться тромбоцитами и депонироваться в них в довольно высокой концентрации. Тромбоциты являются своеобразными резервуарами серотонина, разносящими его по всему организму [8]. Эта особенность депонирования и распределения серотонина отличает его от других тканевых биологических веществ, образующихся в желудочно-кишечном тракте.

Необходимо отметить, что увеличение содержания серотонина в крови в ДИС-модели не повлияло на уровень серотонина в головном мозге. В настоящее время установлено, что в мозге существует автономная система метаболизма серотонина [9], отделенная от периферической системы гематоэнцефалическим барьером, плохо проницаемым для серотонина [10]. По-видимому, не чрезмерно высокий, хотя и хронически повышенный уровень серотонина в крови мышей в ДИС-модели не сказывается на содержании серотонина в головном мозге. Таким образом, ДИС-модель характеризуется относительно избирательным повышением периферического серотонина.

К настоящему времени единственным экспериментальным методом повышения уровня серотонина в организме является фармакологический метод, основанный на введении предшественников синтеза серотонина — 5-гидрокситриптофана и реже триптофана. Этот метод обладает рядом недостатков. Прежде всего применение предшественников серотонина вызывает лишь кратковременное, длящееся несколько часов, повышение тканевой концентрации серотонина [11]. При этом уровень серотонина нарастает как в периферических тканях, так и в головном мозге. После введения 5-гидрокситриптофана серотонин образуется не только в местах его естественного накопления, но и в других структурах, содержащих декарбоксилирующий его фермент (декарбоксилазу ароматических L-аминокислот), т. е. и там, где в норме образуются другие биогенные амины, например дофамин [12].

Предложенная ДИС-модель существенно отличается от имевшихся методов тем, что при ее использовании создается хроническое повышение уровня эндогенного серотонина в крови. Такая ситуация возникает при развитии в организме некоторых опухолей [13, 14]. Экспериментальных же аналогов ДИС-модель не имеет.

Нам представляется, что ДИС-модель может быть использована при изучении роли периферического серотонина и для выявления эффектов повышенного содержания серотонина в периферической крови.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/VIII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Zinzar S. N., Svet-Moldavsky G. J., Leitina B. I., Tumjan B. G. Enormous organ-like growth of transplants of fetal digestive tract.— *Transplantation*, 1971, 5.
2. Лейтина Б. И., Аруин Л. И., Зинзар С. Н. и др. Морфогенез эмбриональных трансплантатов желудка на сингенных реципиентах различного возраста.— *Вестн. Акад. мед. наук СССР*, 1978, 2.
3. Hakanson R. New aspects of the formation and function of histamine, 5-hydroxytryptamine and dopamine in gastric mucosa.— *Acta physiol. scand.*, 1970, suppl. 340.
4. Surzon G., Green A. R. Rapid method for determination of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyindoleacetic acid in small region of rat brain.— *Brit. J. Pharmacol.*, 1970, 39.
5. Попова Н. К., Кудрявцева Н. Н., Лубсанова С. Д. Генетический контроль тканевого содержания серотонина у мышей.— *Генетика*, 1978, 14, 10.
6. Weil-Malherbe H. The passage of catecholamines through the blood-brain barrier.— In: *Ciba Foundation Symposium Jointly with the Committee for Symposia on Drug Action on Adrenergic Mechanism*. London, 1960.
7. Douglas W. W. 5-hydroxytryptamine and antagonists; polypeptides — angiotensin and kinins.— In: *The pharmacological basis of therapeutics*. London — Toronto, 1966.

8. Stacey R. S. Platelets and 5-hydroxytryptamine.— In: *5-hydroxytryptamine/ed.* Lewis G. London, Perg. Press, 1958.
9. Diaz P. M., Ngai S. H., Costa E. Factors modulating brain serotonin turnover.— *Advances in Pharmacology*, 1968, 6, pt B.
10. Axelrod J., Inscoc J. K. The uptake and binding of circulating serotonin and the effects of drugs.— *J. Pharmacology and Exptl. Therap.*, 1963, 141.
11. Green A. R., Sawyer J., 1964. Biochemical-pharmacological studies with 5-hydroxytryptophan, precursor of serotonin.— *Progr. Brain Res.*, 1964, 8.
12. Ng L. K., Chase T. N., Kopin J. Release of [³H] dopamine by L-5-hydroxytryptophan.— *Brain Res.*, 1972, 45.
13. Агаев И. Н. Биогенные амины и функция коры надпочечников у больных раком молочной железы.— *Вопр. онкологии*, 1977, 2.
14. Булыгина А. В. Содержание серотонина в крови больных раком легкого.— *Вопр. онкологии*, 1973, 8.

N. N. Kudryavtseva, N. K. Popova

A NEW MODEL WITH AN ADDITIONAL SEROTONIN SOURCE

It was found that the stomach with a part of duodenum of 18—21-day-old foetuses of BALB/c strain of mice transplanted under the skin of adult syngenic mice were able to produce serotonin. The blood serotonin level 1,5 month after the transplantation was about 1,5—fold higher than in sham-operated animals. There were no significant difference found in the brain serotonin content. This experimental model with an additional source of endogenous serotonin is proposed for the study of the role of the peripheral serotonin.

УДК 612.46.08+612.46 : 612.647

Л. Г. КНЯЗЬКОВА

МИКРОДИССЕКЦИОННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЧКИ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Существенные отличия осморегулирующей функции у грызунов различной экологической специализации, отражающие глубокие структурные перестройки концентрирующего механизма, показаны в работах [1—4]. У водяных полевок, крайне влаголюбивых видов, адаптивная эволюция осморегулирующей функции почки шла в направлении усиления гидруреза и снижения способности к осмотическому концентрированию мочи [1—6]. Для этих животных характерно укорочение сосочка почки, изменение соотношения канальцевых и сосудистых структур в области мозгового вещества и значительно более низкий градиент концентрации мочевины и натрия (сосочек/кора) по сравнению с другими видами грызунов [2—6]. По-видимому, эти морфо-функциональные особенности проходят определенные этапы формирования в процессе онтогенетического развития. Поскольку функциональные процессы в почке тесным образом связаны с развитием специфических сегментов нефрона, представляло интерес проследить формирование структуры разных популяций нефронов в почке водяной полевки в постнатальном онтогенезе от новорожденности до полного созревания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом изучения явились водяные полевки (*Arvicola terrestris*) лабораторной популяции, выращенные в Институте цитологии и генетики СО АН СССР. Исследования проведены на животных в различные

возрастные периоды со дня рождения до двухмесячного возраста, включая этапы 5—10—20—30—60 дней. Структуру нефронов изучали методом микродиссекции [7—9]. Почки, извлеченные из тела декапитированного животного, декапсулировали, погружали в 18%-ный раствор соляной кислоты и инкубировали в термостате при температуре 37°C. Время, необходимое для достаточно хорошей мацерации почки, у животных разного возраста подбирали индивидуально — от 30 мин у новорожденных до 2,5 ч у взрослых животных. Затем после многократной отмывки проточной водой почки выдерживали в 1%-ном растворе уксусной кислоты при температуре 4,5°C в течение 3—4 сут.

Тонкими препаровальными иглами изолировали отдельные нефроны от клубочка до впадения в собирательную трубку и переносили пипеткой на предметное стекло, фиксировали 10%-ным формалином. Для окрашивания нефронов был использован азокармин Ж (1 г на 100 мл + 1 мл ледяной уксусной кислоты в течение 2 ч при комнатной температуре с последующей дифференцировкой в 1%-ном уксуснокислом спирте и заключением в балзам). Нефроны зарисовывали с помощью рисовального аппарата РА-6, измеряли курвиметром. Масштаб определялся объективным микрометром ОМП 0,01 мм. Чтобы проследить за соотношением отдельных сегментов в процессе онтогенеза, длина каждого исследуемого нефрона прищипалась за 100%. Статистическая обработка данных осуществлялась на ЭВМ «Мир-1».

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У водяной полевки в первые сутки после рождения наружная зона почечной коры представлена нефрогенной тканью, которая служит субстратом формирования суперфициальных нефронов. Под слоем нефрогенной ткани в это время имеются уже дифференцированные интракортикальные и юкстамедуллярные нефроны (рис. 1).

Среди интракортикальных нефронов можно выделить две последовательно расположенные популяции. В нефронах, локализованных непосредственно под слоем нефрогенной ткани, отсутствует тонкий сегмент, и поворот петли находится в области прямой части дистального сегмента. В этих нефронах большая величина приходится на проксимальный каналец, составляющий 53% от общей длины. Извитая часть дистального канальца у новорожденных занимает более значительную долю — 25%, чем у взрослых (см. таблицу).

В интракортикальных нефронах второй популяции меньше относительная величина проксимального канальца, преимущественно его прямой части, за счет которой образуется тонкий сегмент. Относительные размеры этого сегмента у новорожденных вдвое короче, чем у взрослых. Извитая часть проксимального канальца в этих популяциях не отличается. Юкстамедуллярные нефроны в первые сутки после рождения более развиты по сравнению с другими, но тонкий сегмент представлен только короткой нисходящей частью, составляющей, подобно интракортикальным нефронам взрослых, 11—12% от общей длины (см. таблицу).

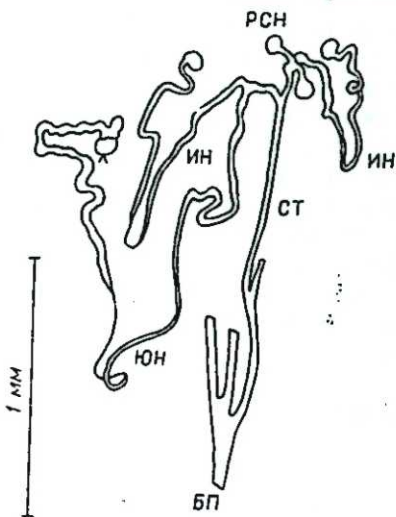


Рис. 1. Анатомия различных популяций нефронов в почке новорожденных водяных полевок. РСН — ранние стадии нефронов, ИН — интракортикальный нефрон, ЮН — юкстамедуллярный нефрон, СТ — собирательная трубка, БП — Беллинев проток.

Абсолютная и относительная длина нефронов в постнатальном онтогенезе у водяной полевки

Возраст, сут	Проксимальный каналец				Тонкий сегмент		Петли Генле		Дистальный каналец				Длина нефрона, мм		
	извитая часть		прямая часть		мм	%	мм	%	прямая часть		извитая часть			мм	%
	мм	%	мм	%					мм	%	мм	%			
7	0,62 ± 0,07	31,2 ± 1,1	0,43 ± 0,05	21,8 ± 1,0	4,05 ± 0,11	—	0,88 ± 0,1	43,7 ± 1,6	0,45 ± 0,07	21,8 ± 1,1	0,49 ± 0,04	25,0 ± 1,2	0,94 ± 0,1	46,8 ± 0,2	2,03 ± 0,2
14	1,0 ± 0,02	29,8 ± 0,5	0,6 ± 0,04	17,7 ± 0,85	1,6 ± 0,05	0,2 ± 0,02	1,72 ± 0,08	30,3 ± 1,2	0,89 ± 0,04	26,3 ± 0,6	0,67 ± 0,02	23,3 ± 1,0	1,55 ± 0,04	46,6 ± 0,09	3,4 ± 0,13
5	0,67 ± 0,06	31,7 ± 1,0	0,47 ± 0,06	21,6 ± 0,7	1,43 ± 0,1	—	0,95 ± 0,1	43,4 ± 2,2	0,48 ± 0,08	21,8 ± 1,7	0,51 ± 0,04	24,7 ± 1,3	1,0 ± 0,1	46,6 ± 0,2	2,13 ± 0,2
17	1,25 ± 0,09	30,7 ± 0,8	0,69 ± 0,03	17,6 ± 0,9	1,9 ± 0,1	0,26 ± 0,04	2,06 ± 0,12	51,3 ± 0,9	1,11 ± 0,08	27,5 ± 0,6	0,7 ± 0,03	17,7 ± 0,7	1,8 ± 0,1	45,1 ± 0,5	4,0 ± 0,23
10	1,83 ± 0,1	30,4 ± 0,8	0,97 ± 0,05	17,1 ± 1,27	2,8 ± 0,1	0,58 ± 0,09	3,36 ± 0,2	55,9 ± 0,7	1,8 ± 0,1	29,9 ± 0,4	0,81 ± 0,04	13,6 ± 0,4	2,6 ± 0,15	43,4 ± 0,4	6,0 ± 0,4
20	2,35 ± 0,2	30,0 ± 0,8	1,3 ± 0,04	17,0 ± 0,6	3,7 ± 0,2	0,8 ± 0,09	4,6 ± 0,2	58,9 ± 0,7	2,5 ± 0,1	31,7 ± 0,4	0,86 ± 0,03	11,3 ± 0,5	3,3 ± 0,1	43,1 ± 0,7	7,8 ± 0,4
30	2,7 ± 0,09	30,3 ± 1,0	1,5 ± 0,07	16,8 ± 0,7	3,96 ± 0,2	1,1 ± 0,06	5,2 ± 0,2	58,9 ± 1,0	26,7 ± 0,9	30,3 ± 0,5	0,95 ± 0,04	10,8 ± 0,4	3,6 ± 0,1	41,3 ± 0,6	8,8 ± 0,2
И	1,37 ± 0,1	29,3 ± 1,4	0,6 ± 0,04	13,2 ± 1,2	1,95 ± 0,08	0,56 ± 0,06	2,4 ± 0,07	51,2 ± 1,8	1,1 ± 0,05	26,1 ± 0,6	0,9 ± 0,09	19,3 ± 0,7	2,1 ± 0,12	45,4 ± 0,8	4,66 ± 0,2
5	2,17 ± 0,7	30,6 ± 1,2	0,8 ± 0,05	11,0 ± 0,6	2,97 ± 0,06	0,96 ± 0,1	3,7 ± 0,28	51,7 ± 1,7	1,97 ± 0,19	27,5 ± 1,3	1,25 ± 0,08	17,5 ± 0,8	3,2 ± 0,19	45,0 ± 0,9	7,14 ± 0,35
10	2,55 ± 0,04	28,5 ± 1,7	1,05 ± 0,16	11,4 ± 1,3	3,6 ± 0,19	0,38 ± 0,26	5,4 ± 0,6	58,6 ± 3,4	2,3 ± 0,13	25,3 ± 0,95	1,15 ± 0,1	13,0 ± 0,3	3,4 ± 0,3	38,3 ± 0,5	9,1 ± 0,5
20	3,15 ± 0,08	30,6 ± 1,2	1,1 ± 0,07	10,3 ± 0,78	3,8 ± 0,2	0,37 ± 0,27	6,1 ± 0,35	58,5 ± 1,5	2,43 ± 0,18	23,5 ± 1,4	1,1 ± 0,11	11,0 ± 0,78	3,58 ± 0,28	34,5 ± 2,1	10,3 ± 0,5
30	3,5 ± 0,2	30,9 ± 1,8	1,1 ± 0,09	9,9 ± 0,9	4,6 ± 0,2	2,7 ± 0,2	7,1 ± 0,31	60,1 ± 2,1	2,95 ± 0,05	26,2 ± 1,0	0,9 ± 0,08	8,9 ± 0,44	3,96 ± 0,06	35,1 ± 0,99	11,3 ± 0,33

Интракортикальные нефроны

Юкстамедуллярные нефроны

Примечание. И — количество изолированных нефронов, И — новорожденные

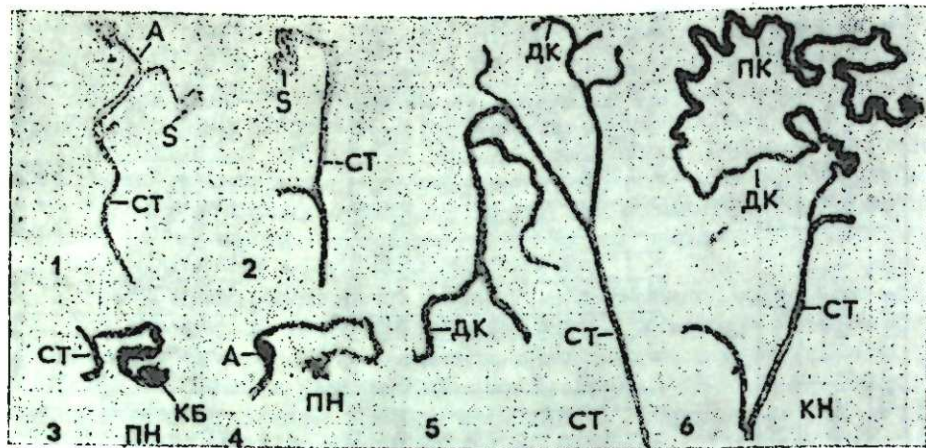


Рис. 2. Ранние этапы формирования суперфициальных нефронов в почке водяных полевок.

А — ампула собирательной трубки, СТ — собирательная трубка, S — S-образное тело, КБ — капсула Боумена, ПН — примитивный нефрон, ПК — проксимальный каналец, ДК — дистальный каналец, КН — «карликовый нефрон»; 1, 2 — двухдневный, 3, 4 — пятидневный, 5 — пятнадцатидневный, 6 — двухмесячный возраст.

У 2—5-дневных животных в неогенной зоне продолжается формирование суперфициальных нефронов. Можно выделить из нефрогенной ткани расширенные вершины собирательных трубок, почечные везикулы, S-образные тела и примитивные формы нефронов, существенно отличающиеся от взрослых (рис. 2). Они уже имеют капсулу Боумена и короткий извитой каналец, впадающий в собирательную трубку, но дифференцировки таких нефронов на отдельные сегменты не наблюдается. Одновременно в интракортикальных и юстамедуллярных нефронах отмечается нарастание абсолютных значений как общей длины, так и отдельных сегментов. В популяции интракортикальных нефронов, имеющих тонкий сегмент, в этот период наблюдается уменьшение относительных размеров извитой части дистального канальца с 23,3% до 17,7% (см. таблицу).

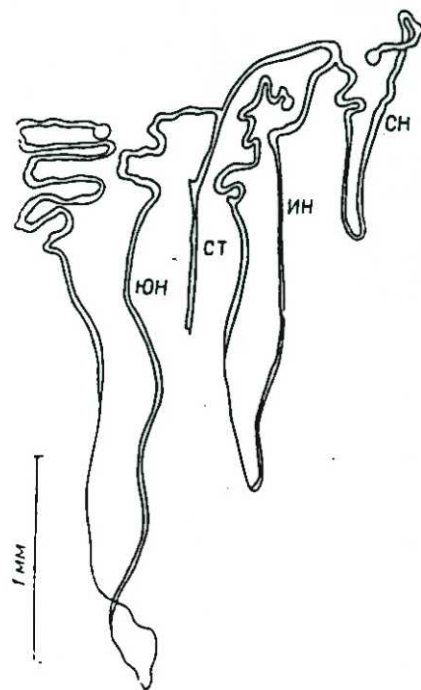


Рис. 3. Анатомия различных популяций нефронов в почке 10-дневных водяных полевок. СН — суперфициальный нефрон, ИН — интракортикальный нефрон, ЮН — юстамедуллярный нефрон, СТ — собирательная трубка.

Значительные изменения наблюдаются в почках полевок в конце первой декады жизни (рис. 3). В это время в поверхностном слое коры имеются уже сформированные суперфициальные нефроны, среди которых можно выделить две популяции: с тонким сегментом и без него (рис. 4). Подобно интракортикальным популяциям новорожденных в суперфициальных нефронах, не имеющих тонкого сегмента, большую величину занимает проксимальный каналец, доля которого во второй популяции меньше за счет наличия тонкого сегмента. Среди этих популяций суперфициальных нефронов встречаются «карликовые» формы, которые находятся в извитом состоянии и не

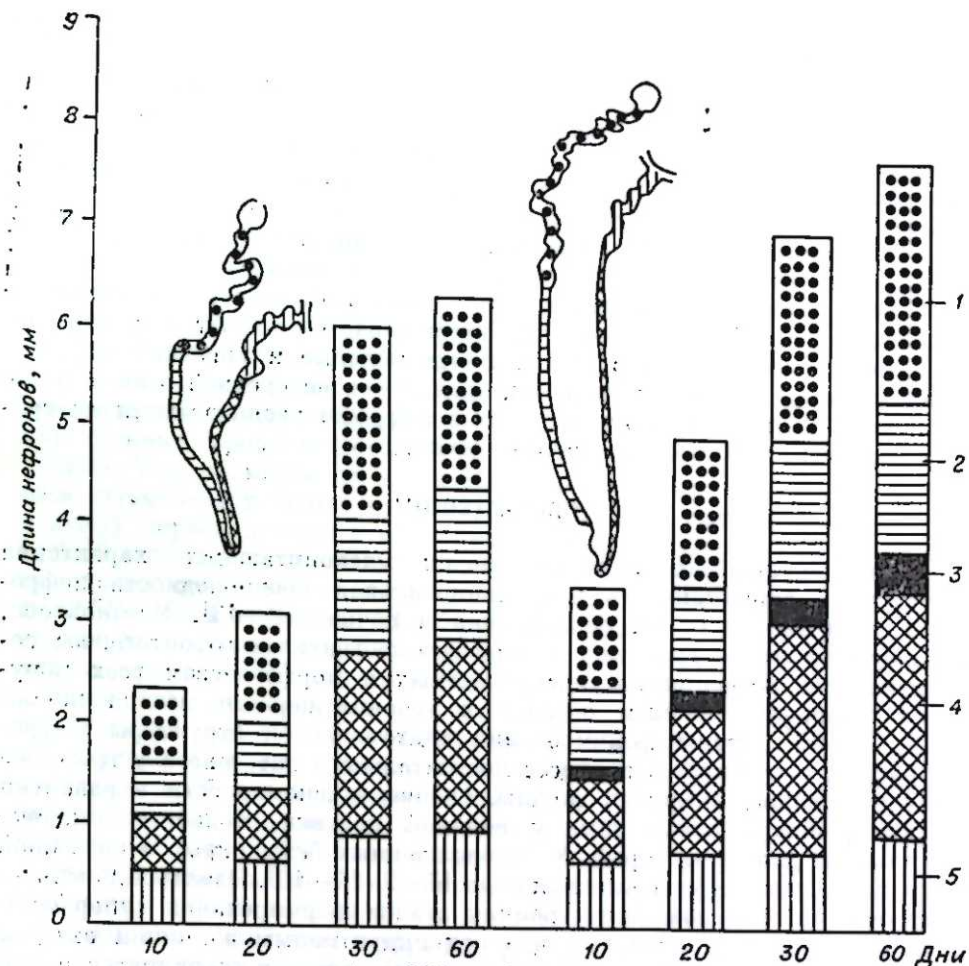


Рис. 4. Соотношения сегментов в суперфициальных популяциях нефронов в развивающейся почке водяных полевок.

1 — проксимальный каналец, извитая часть, 2 — проксимальный каналец, прямая часть, 3 — тонкий сегмент, 4 — дистальный каналец, прямая часть, 5 — дистальный каналец, извитая часть.

образуют петли, хотя при расправлении можно различить проксимальный и дистальный канальцы, в то время как тонкий отсутствует (см. рис. 2).

В интракортикальных популяциях на данном возрастном этапе все нефроны имеют тонкий сегмент, представленный, как и у взрослых, короткой нисходящей частью. В проксимальном канальце этих нефронов увеличение абсолютной величины извитой части не влечет за собой изменений относительных размеров этого сегмента, хотя абсолютные размеры и относительная величина тонкого сегмента нарастают. Увеличивается и длина петли Генле за счет тонкого сегмента и прямой части дистального канальца, а его извитая часть уменьшается с 24,7 до 13,6%. В это время в глубоких юстамедуллярных нефронах появляется впервые тонкое восходящее колено петли, относительная величина тонкого сегмента по сравнению с первыми сутками после рождения увеличивается вдвое, а абсолютные размеры нарастают соответственно с 0,5 до 2,0 мм. Одновременно уменьшается относительная величина дистального канальца, преимущественно его извитой части.

В последующие возрастные периоды у 20—30-дневных животных формирование всех популяций нефронов фактически завершается (табл., рис. 4), но в поверхностной зоне коры еще продолжается рост суперфици-

циальных нефронов и даже в двухмесячном возрасте иногда могут встречаться их «карликовые» формы без петли.

Характер соединения нефронов разных популяций с собирательными трубками неодинаков. На ранних этапах онтогенеза нефроны могут связываться непосредственно с ампулой собирательной трубки. Дистальные каналы глубоких нефронов впадают в собирательные трубки по аркадному типу, сливаясь вначале в соединительные трубки, которые затем открываются в собирательные. Суперфициальные нефроны впадают в собирательные трубки непосредственно у их вершины.

Особенности развития разных популяций нефронов и характера соединения их с собирательными трубками свидетельствуют о центробежном течении нефрогенеза в почке. Более молодые и короткие нефроны локализованы в верхней зоне коры, зрелые — в ее средней зоне и более развитые и длинные юкстамедуллярные нефроны располагаются на границе коркового и мозгового вещества почки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для канальцевого аппарата почек млекопитающих характерна структурная гетерогенность и функциональная неоднородность нефронов в зависимости от их локализации в почке [10—13]. Установлено, что развитие почки грызунов в процессе постнатального онтогенеза сопровождается нефрогенезом поверхностных и морфогенезом всех популяций нефронов, главным образом в течение первого месяца жизни [7—9, 14—15]. Этапы формирования анатомической структуры нефронов разных популяций в процессе постнатального онтогенеза у грызунов различных видов, очевидно, сходны. Общие закономерности в развитии нефронов, обнаруженные нами у водяной полевки, подобны тем, что установлены для белых крыс. У новорожденных белых крыс в паружной части коры существует неогенная зона [7—9, 14—16]. Электронно-микроскопическими исследованиями ранних этапов формирования суперфициальных нефронов установлено, что под индуктивным влиянием ампулы собирательной трубки формируется везикула, которая соединяется с ней и развивается S-образное тело. Из него дифференцируется капсула Боумена, проксимальный и дистальный каналы, а тонкий сегмент развивается позднее [17].

В течение первой декады у водяных полевок, как и у белых крыс, наблюдается образование поверхностных нефронов. Появление их сформированных популяций в суперфициальном слое коры датируется концом первой декады постнатальной жизни. В то же время существенным для почки водяных полевок, как и белых крыс, является интенсивный морфогенез интракортикальных и юкстамедуллярных нефронов [15]. Для последних характерно появление восходящего колена тонкого сегмента петли Генле. В последующие дни постнатальной жизни отмечается рост нефронов и абсолютных размеров их сегментов. В это же время относительные размеры проксимального канальца, его извитой части не изменяются, а дистального канальца извитой части уменьшаются во всех популяциях нефронов [7, 15]. К месячному возрасту анатомическая структура нефронов водяных полевок, как и белых крыс, практически не отличается от взрослых.

Наряду с общими закономерностями формирования анатомической структуры нефронов разных популяций в процессе онтогенеза грызунов у водяных полевок на ранних этапах постнатальной жизни наблюдаются отличительные особенности в развитии нефронов, свойственные данному виду и связанные с низкой концентрирующей способностью почки.

Уже в суперфициальных популяциях нефронов водяной полевки, в отличие от белой крысы, имеются нефроны как без тонкого сегмента, так и с этим сегментом, но значительно более укороченным. Одновремен-

но со сформированными поверхностными нефронами у водяной полевки в конце первой декады и в последующие возрастные этапы, включая иногда и двухмесячный возраст, встречаются недифференцированные «карликовые» нефроны, в которых плотно упакованные витки канальцев не образуют петли. Подобные структуры в почках белых крыс не отмечались.

В интракортикальных нефронах водяной полевки у новорожденных животных, а затем и в течение первой декады жизни имеются популяции как с тонким сегментом, так и без него. В 20-дневном возрасте, когда у белых крыс в этих нефронах появляется восходящее колено тонкого сегмента [15], у водяных полевок выявлены только короткопетлистые интракортикальные нефроны. Их тонкий сегмент представлен лишь коротким нисходящим коленом.

Юкстамедуллярные нефроны, которым отводится ведущая роль в осмотическом концентрировании, у новорожденных полевок имеют тонкий сегмент, представленный, как и у белых крыс, только нисходящей частью. Тем не менее он значительно короче по сравнению с аналогичным сегментом у белых крыс (11,7 и 22,4% * соответственно). И хотя к концу первой декады в юкстамедуллярных нефронах водяных полевок тонкий сегмент значительно увеличивается, его абсолютная и относительная длина существенно меньше, чем у белых крыс (2,0 и 4,25 мм; 21,9 и 42,5% соответственно). В 20-дневном возрасте, когда анатомическая структура нефронов подобна взрослым и относительные размеры их сегментов практически не отличаются от взрослых, у глубоких юкстамедуллярных нефронов водяных полевок тонкий сегмент значительно короче, чем у белых крыс (24,7 и 43,8% соответственно). Наряду с отличиями в размерах тонкого сегмента относительная величина проксимального канальца, особенно его извитой части, в юкстамедуллярных нефронах новорожденных полевок по сравнению с белыми крысами существенно больше (30,5 и 17,9% соответственно). Преобладающие размеры проксимального канальца за счет извитой части сохраняются в этих нефронах и к концу первой декады. В это же время величина дистального канальца в юкстамедуллярных нефронах полевок больше за счет прямой части. Эти же различия для дистального канальца отмечаются и в 20-дневном возрасте (23,5 и 12,4% соответственно).

Таким образом, у водяной полевки уже на ранних этапах формирования анатомической структуры нефронов разных популяций в процессе постнатального развития закладываются отличительные особенности структуры канальцевого аппарата почки, обуславливающие низкую способность к осмотическому концентрированию, свойственную данному виду грызунов.

Новосибирский государственный университет
им. Ленинского комсомола

Поступила в редакцию
3/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванова Л. И., Лавриченко В. А., Наследова Н. И., Печуркина Н. И. Внутрпочечные градиенты концентрации натрия и мочевины у грызунов различной экологической специализации. — Изв. СО АН СССР, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.
2. Иванова Л. И., Лавриченко В. А., Мелиди Н. И., Наследова Н. И. Об адаптивной эволюции осморегуляции у грызунов с различной экологией. — Журн. эвол. биол. и физиол., 1975, 11.
3. Виноградов В. В. Зависимость структуры почки грызунов от их экологической специализации. Матер. симп. «Адаптация организма человека и животных к экстремальным условиям». Новосибирск, 1970.
4. Батенко Л. И. Некоторые морфологические особенности почек ондатры и водяной крысы. — Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.

* Данные по белой крысе здесь и ниже приводятся по О. А. Гончаревской [15].

5. Иванова Л. Н., Лавриненко В. А., Наследова Н. И., Печуркина Н. И. Некоторые функциональные особенности у грызунов, адаптированных в природе к повышенной гидратации.— Изв. СО АН СССР, 1976, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
6. Гетманова Т. Н. Ангиоархитектоника почки водяной крысы.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
7. Goncharevskaya O. A., Dlouha H. The development of various generations of nephron during postnatal ontogenesis in the Rat.— Anat. rec., 1975, 182.
8. Гончаревская О. А. Структурная организация нефронов в почке и проксимальная реабсорбция у представителей различных классов позвоночных (по данным микродиссекции и микропункции).— Журн. эвол. биол. и физиол., 1976, 12.
9. Гончаревская О. А. Проксимальная реабсорбция и формирование структуры нефронов в почке позвоночных. Автореф. канд. дис. Л., 1976.
10. Horster M., Thurnau K. Micropuncture studies on the filtration rate of single superficial and juxtamedullary glomeruli in the rat kidney.— Pflügers Arch. 1968, 301, N 2.
11. Baines A. D., Rouffignac de C. Functional heterogeneity of nephrons II Filtration rates, intraluminal flow velocities and fractional water reabsorption.— Pflügers Arch., 1969, 303.
12. Rouffignac de C., Bonvalet J. P. Use of sodium ferrocyanide as glomerular indicator to study the functional heterogeneity of nephrons.— Vole J. Biol. Med., 1972, 45.
13. Hanssen O. E. The relationship between glomerular filtration and length of proximal convoluted tubule in mice.— Acta Path. Microbiol. Scand., 1958, 44, N 3.
14. Гончаревская О. А., Длоуга Г. Развитие нефронов в постнатальном онтогенезе крысы.— В кн.: Всесоюз. конф. по водно-солевому обмену и функции почек. Черновцы, 1974.
15. Гончаревская О. А. Интракорткальные и юстамедуллярные нефроны почки в постнатальном онтогенезе крысы.— Архив. анат. гистол. и эмбриол., 1977, 72, № 6.
16. Boss J. M. H., Dlouha H., Kraus M., Křeček J. The structure of the kidney in relation to age and diet in white rats during the weaning period.— J. Physiol., 1963, 168.
17. Jokelainen P. An electron microscope study of the early stages development of the rat metanephros nephron.— Acta Anat., 1963, 52 (Suppl., 47).

L. G. Knyazkova

MICRODISSECTION STUDY OF THE KIDNEY IN THE WATER RAT DURING POSTNATAL ONTOGENESIS

The formation of the anatomical structure of different nephronic populations in the kidney of the water rat (*Arvicola terrestris* L.) in the process of the postnatal ontogenesis (from birth till complete maturation) was studied by the method of microdissection. It was found that main stages of the kidney development in the water rat are basically similar to those of albino rats, there were found nephrons without the thin segment in the superficial area. Nephrons both with thin segment and without it were found in the intracortical populations during the first ten days of the life. By the end of the formation of the intracortical nephron anatomical structure the thin segment have been presented by only the descending limb. The absolute and relative sizes of the thin segment of Henle's loop in juxtamedullary nephrons were much shorter than those of albino rats, from birth till complete maturity. The above mentioned peculiarities of the formation of the anatomical structure in different nephronic populations in the water rat are due to a low renal concentrating ability in this species of rodents.

УДК 611.86

Е. К. БАХТИН

О ДИНАМИКЕ ДЕГЕНЕРАТИВНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РЕЦЕПТОРНЫХ ОЛЬФАКТОРНЫХ КЛЕТОК

Исследуя орган обоняния стерляди, мы пришли к выводу, что рецепторные клетки обонятельной выстилки рыб проходят ряд стадий дифференцировки и, дегенерируя на последней реснитчатой стадии, за-

канчивают свой жизненный цикл. Только на этой стадии выявлялись дегенерирующие рецепторные клетки, что рассматривалось нами как один из основных доводов, свидетельствующих о последовательности стадий дифференцировки на всех рецепторных клетках. Однако имеются литературные данные [1], в которых высказывается мнение о том, что рецепторные клетки не отмирают целиком, а в них в результате непосредственного взаимодействия с внешней средой дегенерирует и затем восстанавливается только воспринимающая часть клетки — периферический отросток или его апикальная часть.

Данное исследование предпринято с целью выяснить закономерности дегенеративных изменений, связанных с обновлением рецепторной поверхности отдельных рецепторных клеток, и найти их основные отличия от дегенеративных изменений, ведущих к отмиранию клетки [2—4].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали обонятельную выстилку стерляди *Acipenser ruthenus*. Половозрелых рыб отлавливали в разное время года и их обонятельные розетки фиксировали на холоду глутаральдегидом с дофиксацией осмием по Сабатини [5]. Заливку материала производили в эпон-812. На ультратоме Райхерт Om U2 с блоков полученных тканей нарезами микропункты, которые окрашивали щелочным 1%-ным раствором толлуидинового синего при 56°C. После выбора на срезах под световым микроскопом требуемых для электронно-микроскопического исследования участков соответствующие кусочки тканей в блоках дополнительно ориентировали и получали ультратонкие срезы. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали на электронном микроскопе Тесла BC-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обонятельной выстилке стерляди обнаруживаются безреснитчатые рецепторные клетки, булавы которых несут на своей поверхности только микроворсинки, реснитчатые рецепторные клетки, имеющие на булавах только реснички, а также целая серия рецепторных клеток, переходных между безреснитчатыми и реснитчатыми, на булавах которых обнаруживаются как микроворсинки, так и реснички. Наряду с рецепторными клетками, имеющими нормальное строение всех ультраструктурных компонентов цитоплазмы периферического отростка, выявляются реснитчатые рецепторные клетки с признаками дегенерации (рис. 1). Основной матрикс отростка таких клеток очень плотный, осmioфильный. Заключенные в матрикс микропузырьки имеют неправильную, искаженную многочисленными вдавлениями форму, которая, по-видимому, является следствием повышенной вязкости цитоплазмы [6]. Опорные клетки, окружающие дегенерирующие рецепторные клетки, как правило, не обнаруживают параллельно рецепторным клеткам признаков дегенерации.

В данном исследовании особое внимание уделялось рецепторным клеткам, имеющим на вершине булавы своеобразные выросты, заполненные деструктурирующимся веществом. Морфология клеток, несущих на себе такие образования, не обнаруживает выраженных признаков дегенерации. Матрикс и ультраструктурные компоненты отростка имеют нормальную электронную плотность. В то же время очертания и структурированность выроста на булаве рецепторной клетки могут варьировать. На рис. 2—6 изображены булавы рецепторных клеток обонятельной выстилки стерляди с дегенерирующими выростами. Обращают на себя внимание рецепторные клетки, на которых реснички сливаются с выростом (рис. 2). На небольшом протяжении от основания ресничка имеет нормальное строение и сохраняет свою мембрану. Затем плазматическая мембрана

5. Иванова Л. Н., Лавриченко В. А., Наследова Н. И., Почурки-на Н. И. Некоторые функциональные особенности у грызунов, адаптированных в природе к повышенной гидратации.— Изв. СО АН СССР, 1976, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
6. Гетманова Т. Н. Ангиоархитектоника почки водяной крысы.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
7. Goncharovskaya O. A., Dlouha H. The development of various generations of nephron during postnatal ontogenesis in the Rat.— Anat. rec., 1975, 182.
8. Гончаревская О. А. Структурная организация нефронов в почке и проксимальная реабсорбция у представителей различных классов позвоночных (по данным микродиссекции и микропункции).— Журн. эвол. биох. и физиол., 1976, 12.
9. Гончаревская О. А. Проксимальная реабсорбция и формирование структуры нефронов в почке позвоночных. Автореф. канд. дис. Л., 1976.
10. Horster M., Thurau K. Micropuncture studies on the filtration rate of single superficial and juxtamedullary glomeruli in the rat kidney.— Pflügers Arch. 1968, 301, N 2.
11. Baines A. D., Rouffignac de C. Functional heterogeneity of nephrons II Filtration rates, intraluminal flow velocities and fractional water reabsorption.— Pflügers Arch., 1969, 303.
12. Rouffignac de C., Bonvalet J. P. Use of sodium ferrocyanide as glomerular indicator to study the functional heterogeneity of nephrons.— Vole J. Biol. Med., 1972, 45.
13. Hanssen O. E. The relationship between glomerular filtration and length of proximal convoluted tubule in mice.— Acta Path. Microbiol. Scand., 1958, 44, N 3.
14. Гончаревская О. А., Длоуга Г. Развитие нефронов в постнатальном онтогенезе крысы.— В кн.: Всесоюз. конф. по водно-солевому обмену и функции почек. Черновцы, 1974.
15. Гончаревская О. А. Интракорткальные и юкстамедуллярные нефроны почки в постнатальном онтогенезе крысы.— Архив. анат. гистол. и эмбриол., 1977, 72, № 6.
16. Boss J. M. H., Dlouha H., Kraus M., Křeček J. The structure of the kidney in relation to age and diet in white rats during the weaning period.— J. Physiol., 1963, 168.
17. Jokelainen P. An electron microscope study of the early stages development of the rat metanephros nephron.— Acta Anat., 1963, 52 (Suppl., 47).

L. G. Knyazkova

MICRODISSECTION STUDY OF THE KIDNEY IN THE WATER RAT DURING POSTNATAL ONTOGENESIS

The formation of the anatomical structure of different nephronic populations in the kidney of the water rat (*Arvicola terrestris* L.) in the process of the postnatal ontogenesis (from birth till complete maturation) was studied by the method of microdissection. It was found that main stages of the kidney development in the water rat are basically similar to those of albino rats, there were found nephrons without the thin segment in the superficial area. Nephrons both with thin segment and without it were found in the intracortical populations during the first ten days of the life. By the end of the formation of the intracortical nephron anatomical structure the thin segment have been presented by only the descending limb. The absolute and relative sizes of the thin segment of Henle's loop in juxtamedullary nephrons were much shorter than those of albino rats, from birth till complete maturity. The above mentioned peculiarities of the formation of the anatomical structure in different nephronic populations in the water rat are due to a low renal concentrating ability in this species of rodents.

УДК 611.86

Е. К. БАХТИН

О ДИНАМИКЕ ДЕГЕНЕРАТИВНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РЕЦЕПТОРНЫХ ОЛЬФАКТОРНЫХ КЛЕТОК

Исследуя орган обоняния стерляди, мы пришли к выводу, что рецепторные клетки обонятельной выстилки рыб проходят ряд стадий дифференцировки и, дегенерируя на последней реснитчатой стадии, за-

канчивают свой жизненный цикл. Только на этой стадии выявлялись дегенерирующие рецепторные клетки, что рассматривалось нами как один из основных доводов, свидетельствующих о последовательности стадий дифференцировки на всех рецепторных клетках. Однако имеются литографические данные [1], в которых высказывается мнение о том, что рецепторные клетки не отмирают целиком, а в них в результате непосредственного взаимодействия с внешней средой дегенерирует и затем восстанавливается только воспринимающая часть клетки — периферический отросток или его апикальная часть.

Данное исследование предпринято с целью выяснить закономерности дегенеративных изменений, связанных с обновлением рецепторной поверхности отдельных рецепторных клеток, и найти их основные отличия от дегенеративных изменений, ведущих к отмиранию клетки [2—4].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследовали обонятельную выстилку стерляди *Acipenser ruthenus*. Половозрелых рыб отлавливали в разное время года и их обонятельные розетки фиксировали на холоду глицеральдегидом с дофиксацией осмием по Сабатини [5]. Заливку материала производили в эпон-812. На ультратоме Райхерт Om U2 с блоков полученных тканей нарезами микропные срезы, которые окрашивали щелочным 1%-ным раствором толлуидинового синего при 56°C. После выбора на срезах под световым микроскопом требуемых для электроно-микроскопического исследования участков соответствующие кусочки тканей в блоках дополнительно ориентировали и получали ультратонкие срезы. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали на электронном микроскопе Тесла BC-500.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В обонятельной выстилке стерляди обнаруживаются бесреснитчатые рецепторные клетки, булавки которых несут на своей поверхности только микроворсинки, реснитчатые рецепторные клетки, имеющие на булавах только реснички, а также целая серия рецепторных клеток, переходных между бесреснитчатыми и реснитчатыми, на булавах которых обнаруживаются как микроворсинки, так и реснички. Наряду с рецепторными клетками, имеющими нормальное строение всех ультраструктурных компонентов цитоплазмы периферического отростка, выявляются реснитчатые рецепторные клетки с признаками дегенерации (рис. 1). Основной матрикс отростка таких клеток очень плотный, осмифильный. Заключенные в матриксе микропузырьки имеют неправильную, искаженную многочисленными вдавлениями форму, которая, по-видимому, является следствием повышенной вязкости цитоплазмы [6]. Опорные клетки, окружающие дегенерирующие рецепторные клетки, как правило, не обнаруживают параллельно рецепторным клеткам признаков дегенерации.

В данном исследовании особое внимание уделялось рецепторным клеткам, имеющим на вершине булавки своеобразные выросты, заполненные деструктурирующимся веществом. Морфология клеток, несущих на себе такие образования, не обнаруживает выраженных признаков дегенерации. Матрикс и ультраструктурные компоненты отростка имеют нормальную электронную плотность. В то же время очертания и структурная ровность выроста на булаве рецепторной клетки могут варьировать. На рис. 2—6 изображены булавки рецепторных клеток обонятельной выстилки стерляди с дегенерирующими выростами. Обращают на себя внимание рецепторные клетки, на которых реснички сливаются с выростом (рис. 2). На небольшом протяжении от основания ресничка имеет нормальное строение и сохраняет свою мембрану. Затем плазматическая мембрана



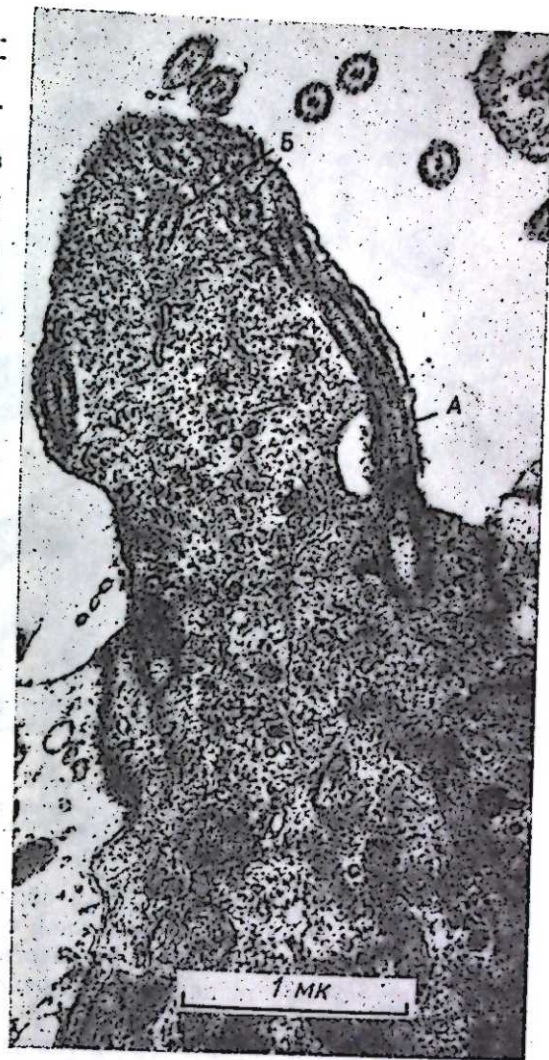
Рис. 1. Дегенерирующие рецепторные клетки обонятельной выстилки стерляди. В левом нижнем углу часть периферического отростка рецепторной клетки, срезанная тангенциально. Часть периферического отростка правой рецепторной клетки вышла из плоскости среза.

с реснички переходит на вырост, а лишённая мембраны ресничка погружается в матрикс выроста, где ее удается проследить вплоть до вершины выроста (на рис. 2 вершина выроста наклонена в сторону и не попала в плоскость среза).

Присутствие в матриксе выроста других, лишённых плазматической мембраны ресничек, свидетельствует о том, что слиянию подвергаются если не все, то большинство ресничек булав рецепторной клетки. На части рецепторных клеток, в матриксе выроста которых также выявляются лишённые мембраны реснички, периферический венец нормальных ресничек может обнаруживаться неслитым с выростом (рис. 3, 4, Г). Выросты на таких клетках могут иметь на границе перехода из булав перетяжку (рис. 3, В). На других рецепторных клетках все реснички обнаруживаются слитыми с выростом.

Реснички, лишённые плазматической мембраны, в матриксе выроста чаще сохраняют свое продольное направление. В некоторых выростах микротрубочки ресничек расширены и фрагментированы (рис. 4, 5, Е).

Рис. 2. А — часть реснички не слившейся с выростом, Б — лишённые мембраны реснички в матриксе выроста.



На концах таких фрагментов образуются расширения (рис. 5, З). Наиболее убедительным примером того, что расширенные трубчатые образования в выростах являются дериватами микротрубчатого комплекса ресничек, представляется фрагмент части выроста реснитчатой рецепторной клетки (рис. 4, Ж), на котором расширенные микротрубочки еще сохранили свое параллельное расположение. В основании выроста на этой микрофотографии микротрубочки не сохранили свойственной им пространственной организации. Наряду с фрагментами ресничек и их микротрубочек в апикальной части некоторых выростов обнаруживаются отдельные сохраняющие свою плазматическую мембрану микроворсинки, которые оказались втянутыми внутрь дегенерирующего выроста (рис. 6, И). Такие микроворсинки погружены в своеобразные футляры, образующиеся при втяжении микроворсинок в глубь дегенерирующего выроста. Характерным для таких выростов является присутствие в их матриксе продольно расположенных пучков микрофиламентов (рис. 6, К), которые нами были описаны в нормальных рецепторных клетках на стадии редуцирования микроворсинок [6].

Основной матриксе выростов обычно зернистый, лишённый характерных для рецепторных клеток микропузырьков, микротрубочек и нежной микрофибриллярной переплетающейся сети, переходящей в войлокоподобное сплетение под плазматической мембраной. К вершине выроста в ряде случаев наблюдается разрежение матрикса или даже полное исчезновение какого-либо структурированного вещества.

ОБСУЖДЕНИЕ

Дегенерирующие выросты на булавах рецепторных клеток в небольшом количестве постоянно выявляются в обонятельной выстилке стерляди. Рецепторная клетка в момент образования выроста может находиться как на реснитчатой, так и на промежуточной между микроворсинчатой и реснитчатой стадиями дифференцировки. Об этом, наряду с ресничками, свидетельствуют встречающиеся в апикальной части выроста микроворсинки, а также микрофибриллярные пучки в основании выроста (см. рис. 6). Эти ультраструктурные компоненты характерны для стадии ре-

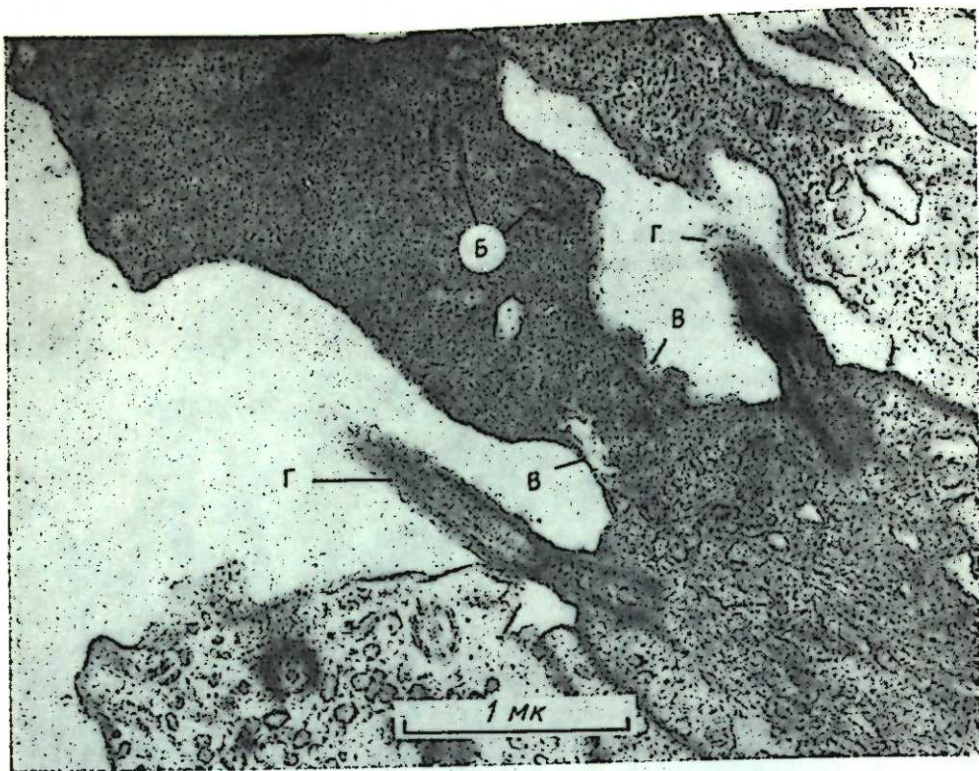


Рис. 3.

В — перетяжка между булавой и дегенерирующим выростом, Г — не слившийся с выростом реснички.

дуцирования микроворсинок. Таким образом, присутствие в выросте ресничек или характерных для начальной стадии циллиогенеза ультраструктурных компонентов, может свидетельствовать о том, что образование дегенерирующего выроста началось на рецепторной клетке, уже приступившей к циллиогенезу.

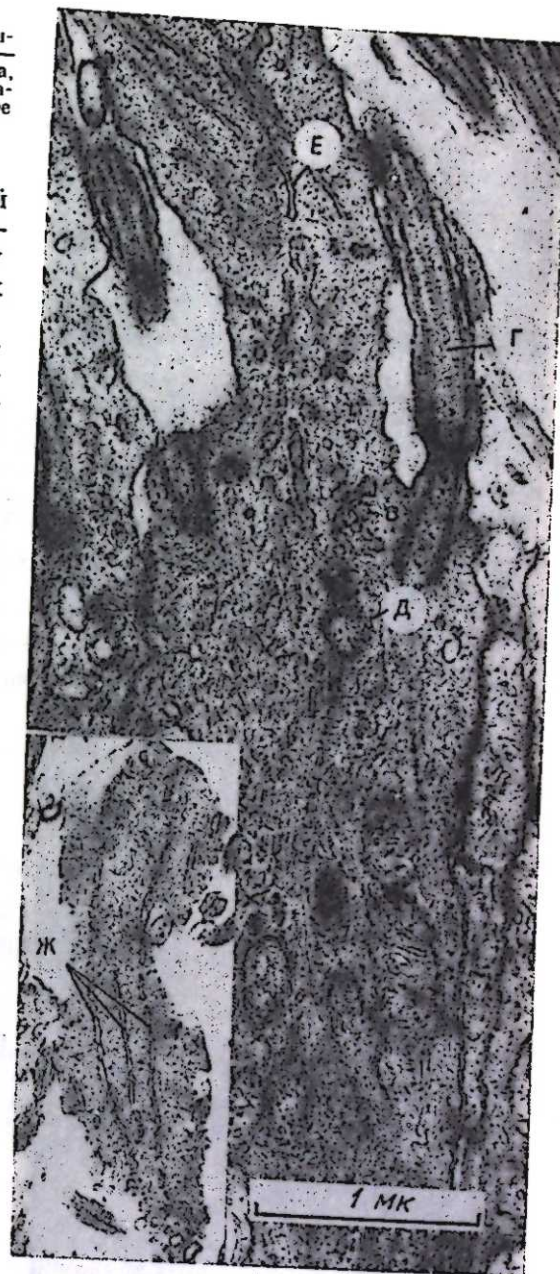
Учитывая, что образование дегенерирующего выроста связано с деструктурированием ресничек, и включение этого процесса наблюдается на любой из стадий циллиогенеза, целесообразно остановиться на некоторых деталях. В норме циллиогенез в рецепторных клетках идет по определенной схеме: после редуцирования микроворсинок и выхода из них микрофиламентов, пучки последних деструктурируются на цепочки микропузырьков и служившая основанием для микроворсинок часть цитоплазмы втягивается в булавку [6, 7]. Одновременно вокруг микроворсинок развивается первый венец циллиарных почек, из которых возникают реснички.

Для образования дегенерирующего выроста на любой из этих стадий, по-видимому, необходимо влияние каких-то дезорганизирующих факторов. Среди них могут быть воздействие повреждающего агента из окружающей среды или скопление в клетке каких-то несовместимых с нормальной функцией компонентов.

Расположение воспринимающих элементов рецепторной клетки на свободной поверхности выстилки создает условия для непосредственного воздействия токсических веществ из внешней среды. Однако для наблюдаемого селективного повреждения рецепторных клеток необходимо допустить, что данное вещество обладает специфическим сродством к рецепторной поверхности строго определенных по чувствительности рецепторных клеток. В таком случае токсическое вещество, обладающее способностью одоранта связываться с комплементарной рецепторной мембраной, может

Рис. 4.

Д — центриоль в булавке, Е — расширенные микротрубочки ресничек, Ж — фрагмент апикальной части выроста, где микротрубочки еще сохранили характерное для реснички параллельное расположение.



накапливаться на свободной поверхности строго определенных, чувствительных к нему клеток и вызывать только их поражение.

Вместе с тем, нельзя исключить возможности возникновения дегенерирующих выростов за счет проявлений функционального порядка. Так, при повышении уровня половых гормонов у самок обезьян в обонятельной выстилке на некоторых микроворсинках опорных клеток обнаруживаются протуберанцы, напоминающие по строению описываемые дегенерирующие выросты рецепторных клеток [8]. Характерно, что остальные микроворсинки опорных клеток сохраняются по структуре нормальными.

В теле реснитчатых клеток, на которых выявляются выросты (см. рис. 2—6), не обнаруживаются дегенеративные изменения, подобные изменениям, наблюдаемым в стареющих дегенерирующих рецепторных клетках (см. рис. 1). Такое локальное расположение дегенерации структурных компонентов рецепторной клетки дает основание рассматривать образование дегенерирующего выроста на булавке рецепторной клетки и дегенерацию стареющей рецепторной клетки как два самостоятельных процесса.

Дегенерацией всей рецепторной клетки, как было показано в экспериментах с введением радиоактивной метки и наблюдением за регенерацией рецепторных клеток после их повреждения [2, 9—14], заканчивается ее жизненный цикл. Образование же дегенерирующего выроста на булавке рецепторной клетки, по-видимому, отражает один из первых этапов на пути к обновлению рецепторной поверхности клетки. В результате этого клетка избавляется от пораженных или необратимо утративших нормальную функциональную способность органелл (например, ресничек или рецепторной мембраны), или части структурно неоформленного матрикса. Можно предположить, что с этим репарационным механизмом связано присутствие центриолей в периферическом отростке некоторых реснитча-

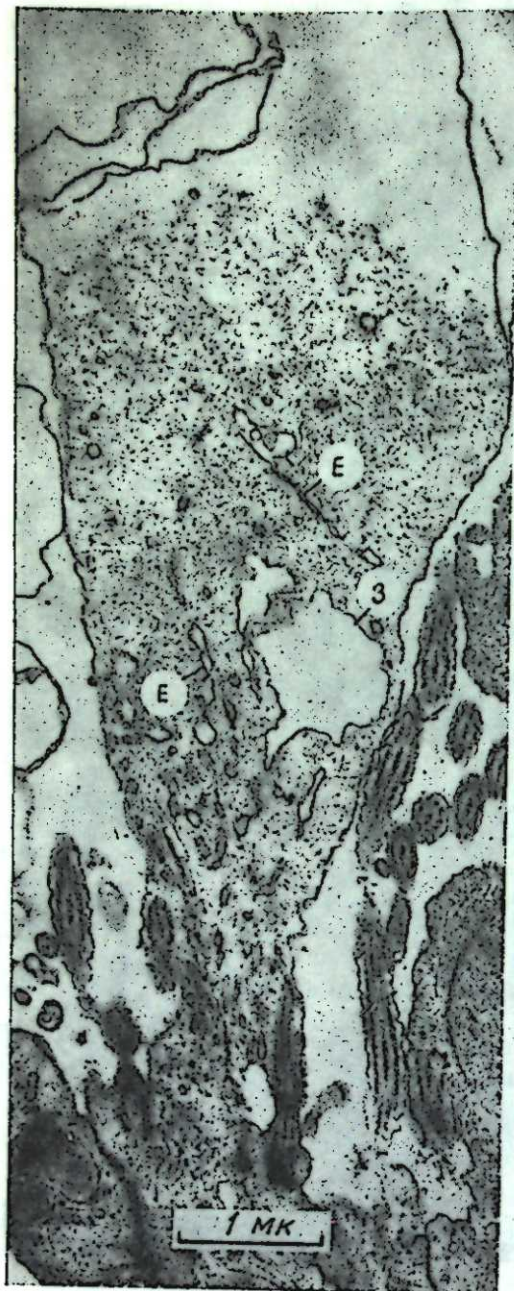


Рис. 5.

Е — расширенные микротрубочки ресничек,
3 — вакуоль, образовавшаяся на конце расширенной микротрубочки.

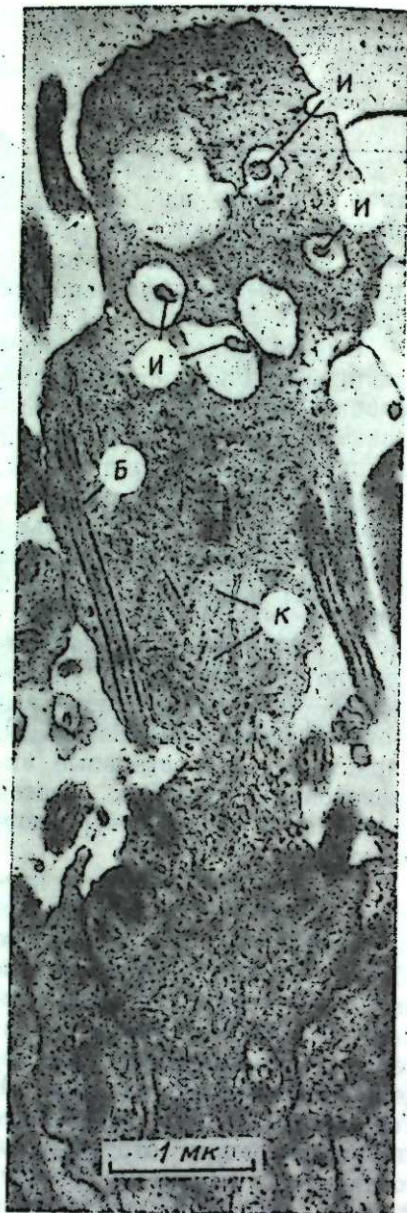


Рис. 6.

И — вытянутые в вырост микроворсинки, окруженные плазматической мембраной этого выроста, К — пучки микрофиламентов.

рых рецепторных клеток. При возможном поражении булавы и ее сателлитов клеткой используется депо центриолей, которые дают начало образованию утраченных ресничек. Данное предположение согласуется с представлением К. Андреса [1] о возможности обновления части периферического отростка рецепторной клетки.

Клинический центр СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
22/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Andres K. H. Der olfaktorische saum der katze.—Z. Zellforsch., 1969, 96.
2. Moulton D. G., Gelebi G., Fink R. P. Olfaction in mammals—two aspects: proliferation of cells in the olfactory epithelium and sensitivity to odours. "Taste and Smell", A ciba found symposium. London, 1970.
3. Thornhill R. A. The ultrastructure of the olfactory epithelium of the lamprey *lampetra fluviatilis*.—J. Cell. Sci., 1967, 2.
4. Graziadei P. P., Metcalf J. F. Autoradiographic and ultrastructural observations on the frog's olfactory mucosa.—Z. Zellforsch., 1971, 116.
5. Sabatini D. D., Bensch K., Barnett R. J. The preservation of cellular ultrastructure and enzyme activity by aldehyde fixation.—J. Cell. Biol., 1963, 17, 1.
6. Бахтин Е. К., Филушина Е. Е. Электронно-микроскопическое исследование дифференцировки рецепторных клеток обонятельной выстилки осетровых рыб.—Цитология, 1974, 16, 8.
7. Бахтин Е. К. О происхождении и возможной роли микропузырьков в ольфакторных рецепторных клетках.—Цитология, 1975, 17, 8.
8. Saini K. D., Breipohl W. Surface morphology in the olfactory epithelium of normal male and female rhesus monkeys.—Am. J. Anat., 1976, 147, 4.
9. Andres K. H. Differenzierung und regeneration von sinnesellen in der regio olfactoria.—Naturwissenschaften, 1965, 17.
10. Andres K. H. Der feinebau der regio olfactoria von makrosmatikern.—Z. Zellforsch., 1966, 69.
11. Graziadei P. P. Cell dynamics in the olfactory mucosa.—Tissue a. Cell, 1973, 5 (1).
12. Mulvaney B. D., Heist H. E. Regeneration of rabbit olfactory epithelium.—Am. J. Anat., 1971, 131, 2.
13. Mulvaney B. D., Heist H. E. Centriole migration during regeneration and normal development of olfactory epithelium.—J. Ultrastructure Res., 1971, 35, 3/4.
14. Oley N., DeHan R. S., Tucker D. a. o. Recovery of structure and function following transection of the primary olfactory nerves in pigeons.—J. Comp. Physiol. Psychol., 1975, 88, 2.

Е. С. Бахтин

ON THE DINAMICS OF DEGENERATING CHANGES OF THE OLFACTORY RECEPTOR CELLS

On the bulbous of the receptor cells of *Acipenser ruthenus* olfactory epithelium there were found peculiar degenerating projections containing in different degrees destructured cilia, microvilli and microfibrillary fascicles. The receptor cells where the projection were found have normal ultrastructure organisation differentiating them from degenerating receptor cells, described by the autor previously. The projection development is thought to be due to renewing of the receptive organells complex of the receptor cell.

УДК 616.37+615.355—0.74

Л. Д. СИДОРОВА, И. В. ЛУКЬЯНОВ

ИЗУЧЕНИЕ АКТИВНОСТИ ПАНКРЕАТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В КРОВИ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Поджелудочная железа — один из центральных органов желудочно-кишечного тракта — выполняет как инкреторную, так и экскреторную функцию. Высокая реактивность на органические и функциональные расстройства окружающих органов [1] обуславливает ее частое вовлечение в патологический процесс.

До настоящего времени в литературе отсутствует единое представление о диагностическом значении активности различных панкреатических ферментов в крови и поджелудочном соке. Мало данных об изменении этих энзимов в динамике патологического процесса.

Нами проводилось изучение амилалитической, липолитической и эстеразной активности в сыворотке крови у больных с различными заболеваниями желудочно-кишечного тракта, а также у 12 экспериментальных собак. У животных хронический панкреатит вызывали подкожным введением этнопина (0,5 г на 10 г. веса). Активность трипсина определяли по методу Erlanger [2], липазу — с применением субстрата эфира флюоресциндауриновой кислоты [3]. Активность амилазы определяли по методу Smith et Poe [4, 5], ингибитор трипсина сыворотки крови — по Хавербеку [6].

Полученные показания — средние, выведенные для всех 12 животных, на основании разброса значений вычислена среднеквадратическая ошибка.

Постоянное присутствие в крови небольших концентраций панкреатических ферментов имеет биологический смысл, обеспечивая физиологическую ауторегуляцию экзокринной ткани поджелудочной железы [7, 8], кроме того, протеолитические ферменты участвуют в сложной аптисвертывающей системе крови [9].

Увеличение концентрации панкреатических ферментов в сыворотке крови сверх нормальных величин обычно является следствием «уклонения» ферментов в кровь в результате нарушения целостности паренхимы железы или возникновения застоя секрета в том или ином участке системы протоков [10]. Это явление часто возникает вследствие воспалительных процессов, сопровождающихся нарушением тканевой и протоковой проницаемости в гепато-панкреадуоденальной зоне [11]. Наиболее распространенным тестом для диагностики этих состояний является определение активности амилазы крови. Паренхима поджелудочной железы не является единственным источником образования амилазы, так как тотальная панкреактомия существенно не изменяет уровень амилазы в крови. Амилаза образуется наряду с поджелудочной железой в слюнных железах, а также в других органах и тканях [12]. Амилазная активность за счет изоамилаз панкреатической железы составляет всего 30—40% от общей амилалитической активности сыворотки крови [13].

Ряд исследователей отдаст предпочтение определению сывороточной липазы [14—16], поскольку повышение данного фермента при панкреатитах хотя наступает позже, чем амилазы, но сохраняется гораздо дольше [16, 17]. Некоторые авторы обнаруживали более частую гиперлипаземию, чем амилазэмию [18, 19]. С другой стороны, в литературе имеются сообщения о весьма незначительной информативной ценности концентрации липазы в сыворотке крови при остром хроническом панкреатите или его обострении [20, 21]; по мнению Л. И. Геллер, определение липазы для диагностики панкреатита является второстепенным, хотя и полезным в некоторых случаях [22].

Поджелудочная железа — единственный источник образования трипсина, и поэтому его определение может дать более ценную информацию о состоянии панкреатической секреции, чем исследование других ферментов. Определение трипсина стало возможным благодаря появлению синтетических субстратов, которые сейчас признаются наиболее адекватными [23, 24], хотя и не позволяют судить об изолированной активности трипсина, так как результат складывается из действия целой группы протеаз, расщепляющих эфирные связи: плазмина, тромбина Е, тромбокиназы, каллекрина и трипсина [23]. В то же время протеолитическая активность протеаз представлена доминирующей ролью трипсина. Некоторые авторы находят повышение уровня активности трипсина чаще, чем амилазы и липазы [25].

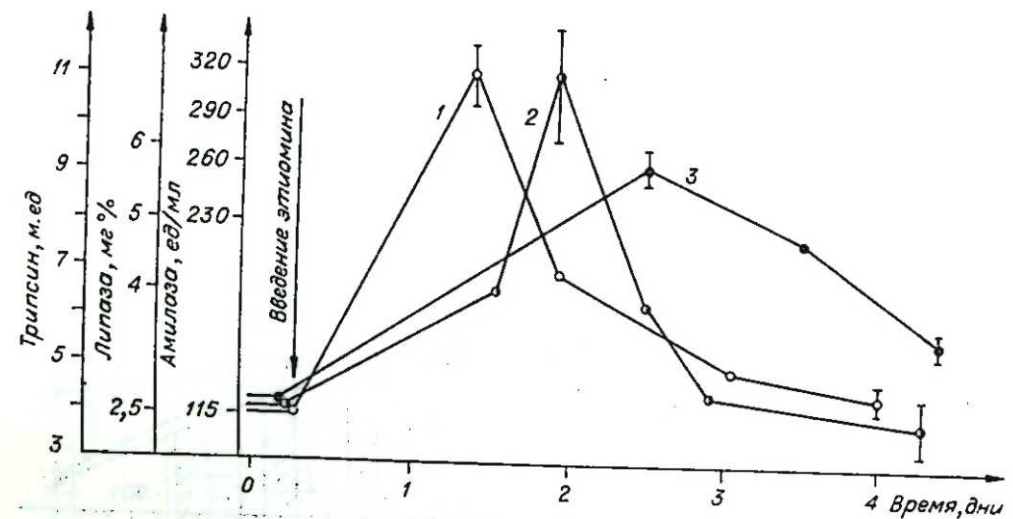


Рис. 1. Уклонение панкреатических ферментов в кровь.
1 — трипсин, 2 — амилаза, 3 — липаза.

Для изучения диагностического значения активности ферментов и коррекции острых состояний, сопровождающихся гиперферментемией, нами проводилось исследование трипсина, липазы, амилазы и ингибитора трипсина в сыворотке крови. Была поставлена задача проследить за уровнем нарастания активности панкреатических ферментов в крови и провести сопоставление роста отдельных энзимов. Сопоставляя данные исследования в динамике активности панкреатических ферментов, полученных при экспериментальных исследованиях от начальных воспалительных проявлений до грубых дистрофических нарушений в экзокринной ткани поджелудочной железы, мы выделили три основных этапа изменения энзимной активности. Начальный этап воспалительных реакций, возникающих после первых введений этнопина, характеризуется мощным «уклонением» ферментов в кровь с повышенным эстеразной, липолитической и амилалитической активностью. При экспериментальном хроническом панкреатите, характеризующемся прогрессирующим разрастанием соединительной ткани, происходит снижение концентрации энзимов до контрольного уровня, и длительное время она продолжает находиться в пределах физиологических колебаний. По мере замещения ацинарных клеток соединительной тканью и в связи с резким уменьшением ферментативной продукции в крови наблюдается тенденция к уменьшению активности панкреатических ферментов.

Наиболее быстрыми темпами происходит увеличение активности трипсина, максимум концентрации в крови достигается в более короткий период по сравнению с ростом других ферментов. Наибольший уровень активности трипсина наблюдался у всех экспериментальных животных в 1-й и 2-й день исследования (рис. 1). Липолитическая и амилалитическая активность нарастает медленнее, чем эстеразная активность, но повышенная концентрация их в крови регистрируется более длительно. При достижении максимума концентрации липазы и амилазы активность трипсина снижается, но продолжает оставаться на повышенном уровне. В группе здоровых собак активность трипсина составляла $4,2 \pm 4$ м. ед., липазы $2,7 \pm 3$ мг%, амилазы 135 ± 15 ед/мл. Увеличение уровня трипсина наблюдалось до $12,1 \pm 5$ м. ед., липазы до $5,5 \pm 3$ мг%, что соответственно составило увеличение активности трипсина в крови в 2,6, а липазы в 2 раза. Чрезвычайно вариабельно было изменение активности амилазы. Так, максимальная активность фермента у экспериментальных животных колебалась в очень широких пределах и достигала от 126 до



Рис. 2. Изменение активности ферментов при хроническом экспериментальном панкреатите. Обозначения те же, что и на рис. 1.

340 ед/мл. Так как выход в кровь основных панкреатических ферментов происходит неравномерно и достижение концентрации каждого энзима приходится на разные сроки, мы проследили максимальные проявления активности каждого фермента по сравнению с его контрольным уровнем. Нами установлено, что наиболее ранний и значительный рост в сыворотке крови происходит эстеразной, липолитической, а затем и амилитической активности.

Наряду с выявленной диссоциацией проникновения ферментов в кровь при патологических состояниях в панкреатической ткани нами отмечено, что активность энзимов по мере затихания остроты воспалительного процесса уменьшается неравномерно. После быстрого подъема активности трипсина наблюдается его резкий спад. Снижение липолитической активности с максимальных значений происходит более длительно, чем у других энзимов. Повышенный уровень активности липазы наблюдался при нормализации величин активности трипсина и амилазы. Снижение амилитической активности в крови происходило быстрее, чем липазы (см. рис. 1). При грубых деструктивных нарушениях в поджелудочной железе активность трипсина и липазы снижается ниже средних физиологических параметров, амилитическая активность в этой стадии заболевания остается в пределах нормы, и только на конечных стадиях эксперимента нами выявлена тенденция к снижению амилазной активности (рис. 2).

Из проведенных исследований следует, что при патологических состояниях, сопровождающихся гиперферментемией, панкреатические энзимы неравномерно поступают в кровь и достигают там максимальной концентрации.

Ферменты поджелудочной железы характеризуются большим разнообразием как по механизму действия, так и по физико-химическим свойствам. Так, например, известно, что молекулярный вес трипсина находится в пределах 23000 [26]. Молекулярный вес липазы, по данным различных авторов и в зависимости от применяемых ими методов исследования, колеблется в широких пределах. Так, L. J. Gidez, J. Lipiol с помощью диск-электрофореза установили, что молекулярный вес липазы составляет приблизительно 32000 [27]. Из сока поджелудочной железы крысы методом гель-фильтрации получили липазу с молекулярным весом 40000 [28]. A. Vandermerz, J. Christophe выделили липазу с молекулярным весом 43000 [29]. Таким образом, можно отметить, что молеку-

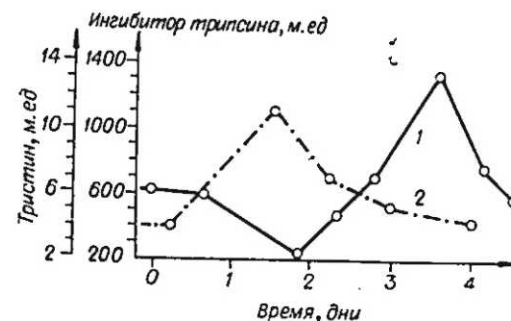
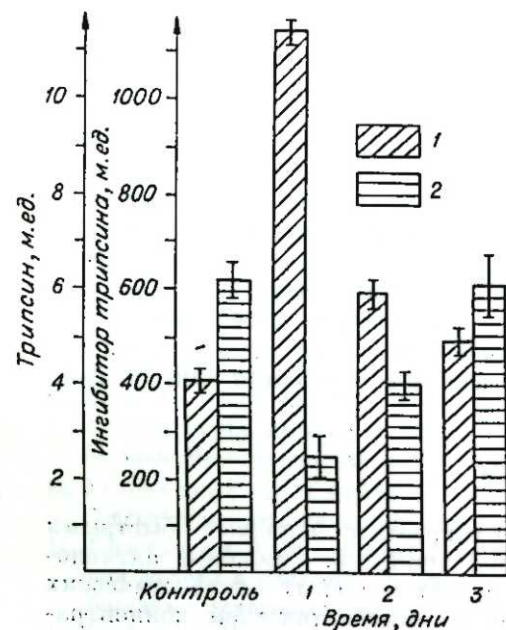


Рис. 4. Динамика изменения уровня ингибитора трипсина при острой трипсинемии.

1 — трипсин, 2 — ингибитор трипсина.

Рис. 3. Влияние активности трипсина на уменьшение уровня ингибитора трипсина.

1 — трипсин, 2 — ингибитор трипсина.

лярный вес липазы лежит в пределах от 32000 до 43000. Установлено, что молекулярный вес амилазы достигает 45000 [30].

При патологическом процессе наступает усиление как протоковой, так и тканевой проницаемости. Надо полагать, что выход в кровь энзимов с меньшим молекулярным весом происходит раньше, при усугублении патологического процесса наступает максимум проницаемости, что способствует проникновению в кровь ферментов с большими молекулярными весами.

К. Н. Веремеенко показано существование двух различных веществ со свойствами ингибиторов трипсина в крови человека с помощью электрофореза на крахмале [31]. Основной ингибиторный компонент, содержащий примерно 90% общей антитриптической активности плазмы, относится к фракции α_1 -глобулинов и представляет собой лабильный белок, быстро теряющий свою активность в кислой среде [32].

Особое положение среди белков плазмы, обладающих антитриптической активностью, занимает α_2 -макроглобулин, ингибитор с аналогичными свойствами описан в [33]. Отличительная черта α_2 -макроглобулина — способность образовывать с трипсином комплексы, в составе которых фермент лишен протеолитической активности, но сохраняет высокую активность по отношению к низкомолекулярным субстратам. Способность протеолитических ферментов образовывать с α_2 -макроглобулином комплексы с видоизмененной субстратной специфичностью может иметь важное биологическое значение. При введении в кровь малых доз трипсина фермент избирательно связывается с α_2 -макроглобулином, создавая «депо» фермента, α_2 -макроглобулин может играть также важную роль в качестве регулятора собственных ферментов крови [32].

Изменение уровня ингибитора трипсина в крови представляет собой сложный и строго дифференцированный процесс взаимодействия трипсина и его ингибиторов. При анализе изменения динамики в крови ингибитора трипсина нами отмечено, что в ответ на значительный выброс трипсина в кровь происходит уменьшение уровня ингибитора трипсина (рис. 3). Наблюдается четкая корреляция между увеличением эстеразной активности и первоначальным снижением уровня ингибитора трипсина. Для последующих изменений отношения трипсин — ингибитор трипсина характерна противоположная зависимость, при падении уров-

ня трипсиемии происходит медленный рост ингибиторов крови, причем при значительном уровне ингибитора трипсина протеолитическая активность продолжает оставаться некоторое время высокой, затем постепенно снижается (рис. 4).

Исходя из изложенных фактов, можно предполагать, что быстрое нарастание трипсиемии в крови с последующим снижением и повышением уровня ингибитора трипсина представляет собой высокосбалансированную систему защиты гомеостаза в ответ на экстремальные состояния. Нарастание липолитической и амиллитической активности в крови происходит медленными темпами, однако уровень повышенной активности продолжает оставаться длительное время, так как, видимо, в крови не присутствуют специфические ингибиторы, и их концентрация будет зависеть от соотношения скорости выхода и выведения данного фермента через почки с мочой.

ВЫВОДЫ

При остром экспериментальном панкреатите наиболее быстрыми темпами происходит нарастание в крови трипсина. Снижение активности трипсина происходит быстрее, чем других основных панкреатических ферментов. Повышение липолитической и амиллитической концентрации в крови наступает в более поздние сроки.

При значительных структурных изменениях в поджелудочной железе, когда активность липазы и трипсина снижается ниже физиологических колебаний, активность амилазы продолжает оставаться в пределах нормы. Это позволяет предполагать, что амилазная активность обусловлена не только панкреатическим происхождением. Вероятно, нормальная и повышенная концентрация амилазы имеет наименьшее значение среди панкреатических ферментов для диагностики как острых патологических состояний желудочно-кишечного тракта, так и обострения хронического панкреатита.

При значительных деструктивных изменениях в ткани железы активность основных панкреатических ферментов может оставаться в пределах физиологических колебаний, повышение энзимной активности наблюдается только при обострении процесса, поэтому определение ферментативной активности крови имеет ограниченное диагностическое значение. Максимум нарастания концентрации панкреатических ферментов в крови происходит неравномерно, поэтому обнаружение высокой липолитической активности при нормальных показателях активности трипсина и амилазы может свидетельствовать о снижении остроты патологического процесса.

При нарушении протоковой и тканевой проницаемости сначала происходит уклонение ферментов с меньшим молекулярным весом. При резко выраженной трипсиемии происходит снижение уровня ингибитора трипсина. Для коррекции острой трипсиемии необходимо введение ингибиторов эстераз на более ранних стадиях развития заболевания.

Новосибирский государственный
медицинский институт

Поступила в редакцию
6/II 1980

ЛИТЕРАТУРА

1. Щеклик Э. Клиническая ферментология. Варшава, 1966.
2. Подильчак М. Д. Клиническая энзимология. Киев, 1967.
3. Богер М. М., Корнилова В. А., Дыкуль Н. М. К методике определения активности липазы крови и дуоденального содержимого.— Лаб. дело, 1973, № 8.
4. Гиттер А., Хейльмейер Л. Справочник по клиническим функциональным исследованиям. М., 1966.
5. Постникова Т. Н. Сравнительная оценка пикроции панкреатических фермен-

тов при хронических панкреатитах.— В кн.: Хронический панкреатит. Хабаровск, 1975.

6. Покровский А. А. Биохимические методы исследования в клинике. М., 1969.
7. Varro V. Hepatic and mesenteric metabolism of 9-terminal pentapeptide of gastrin in rat. i. biliary-excretion of labeled glycine-pentapeptide. Dtsch. Ztschr. Verdaungs.— Kr., 1974, 34.
8. Коротько Г. Ф. Роль ферментов в регуляции деятельности пищеварительных желез.— МРЖ, 1979, № 6.
9. Яровая Г. Я. Общие факторы регуляции кининовой системы, системы свертывания крови и фибринолиза.— В кн.: Химические факторы регуляции активности и биосинтеза ферментов. М., 1969.
10. Геллер Л. И. Хронический рецидивирующий панкреатит. Хабаровск, 1976.
11. Маждраков Г. Заболевания поджелудочной железы. София, 1961.
12. Lam I., Shohom M., Wolf R. O. Mishkin S. Elevated Serum Amylase Activity in the Absence of Clinical Pancreatic or Salivary Gland Disease. Possible of Acute Hypoxemia.— Amer. J. Gastroenterol., 1978, 70, 5.
13. Johnson S. G., Levitt M. D. Relation Between serum Pancreatic Isomylase Concentration and Pancreatic Exocrine Function.— Amer. J. dig. Dis., 1978, 23, 10.
14. Григорян Э. Г. Сравнительное изучение активности ферментов поджелудочной железы в сыворотке крови и дуоденальном содержимом у больных язвенной болезнью, лечившихся на курорте Джермук.— Тер. арх., 1972, № 10.
15. Goebell H., Bode C., Lemberg G. Lipase und Amylase in Serum in der Pankreatitdiagnostik. Erfahrungen mit einer neuen Lipasebestimmung.— Verh. Deutsch. Ges. Inn. Med., 1968, 14.
16. Schultis K., Wagner E., Vopköhler E. Die Bedeutung der Lipasebestimmung in Serum zur Erkennung akuter und chronischer Pancreas Erkrankungen.— Dtsch. med. Wochenschr., 1973, 98, 8.
17. Виноградов В. В., Арипов У. А., Гришневич Э. В., Данилов М. В. Хирургия панкреатита. Ташкент, 1974.
18. Стручков В. И., Долина О. А., Добрава А. М. Клиническая патофизиология при хирургических заболеваниях. М., 1977.
19. Song H., Teitz N. W., Tan C. Usefulness of serum lipase esterase and amylase estimation in the diagnosis of pancreatitis—a comparison.— Clin. Chem., 1970, 16.
20. Корепанов А. М. Уровень панкреатических ферментов в крови у больных некоторыми заболеваниями системы пищеварения и изменение его в связи с применением электрического поля УВЧ.— Тер. арх., 1971, № 6.
21. Fabiani P., Frossard C., Frossard I. et al. Valeur diagnostique des dosages de lipase et d'inhibiteurs en pathologie pancreatique.— Press. med., 1969, 77.
22. Геллер Л. И. Клиническая физиология поджелудочной железы. Хабаровск, 1977.
23. Nardi G. L. Serum trypsin determination in pancreatic disease.— J. Lab. a. clin. med., 1968, 52.
24. Erlanger B., Kokowsky N., Cohen W. The preparation and properties of two new chromogenic substrates of trypsin.— Arch. Biochem., 1961, 95.
25. Шатерников В. А. Протеолитическая активность и содержание ингибитора трипсина в сыворотке крови и соке поджелудочной железы при хроническом панкреатите.— Вопросы мед. хим., 1966, № 1.
26. Тронцкая В. Б. Электролиты и ферменты поджелудочного сока.— В кн.: Физиология пищеварения. М., Наука, 1974.
27. Gidez L. I. Purification of rat pancreatic lipase.— J. Lipid Res., 1968, 7.
28. Morgan R. C., Barrowman I., Felipek-Wender H. et al. The lipolytic enzymes of rat pancreatic juice.— Biochem., Biophys. Acta, 1968, 167.
29. Vandermeerz A., Christophe Z. α -amylase et lipase du pancreas de rat. Purification Chromatographique, recherche du poids moleculaire et composition en acides amines.— Biochem., Biophys. Acta, 1968, 154.
30. Штрауб В. Б. Биохимия. Будапешт, 1965.

31. Веремеенко К. Н. Протеолитические ферменты поджелудочной железы и их применение в клинике. Киев, 1967.
32. Мосолов В. В. Протеолитические ферменты. Наука, 1971.
33. Бельцер В. А., Веремеенко К. Н., Ходорова Е. Л. и др. Каталитическая активность трипсина, связанного с сывороточным ингибитором.— В кн.: Молекулярные основы жизненных процессов. Киев, 1966.

L. N. Sidorova, I. V. Lukyanov
 EXPERIMENTAL STUDIES OF THE ACTIVITY
 OF PANCREATIC ENZYMES IN BLOOD AS AN INDEX
 OF FUNCTIONAL STATE OF THE PANCREAS

The authors carried out the studies of amylolytic, lipolytic, and esterase activities in blood serum in patients with different diseases of the gastro-intestinal systems, and in dogs with chronic pancreatitis induced by ethionine administration. It is demonstrated that in some pathological conditions accompanied by pancreatic hyperenzymemia, the release of enzymes into the blood, and the rate of attaining their maximum concentrations is not monotonous.

УДК 631.43

Пашнева Г. Е., Цыцарева Л. К. Водопроницаемость автоморфных и полугидроморфных почв юга Томской области.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Установлено, что водопроницаемость элювиальных и иллювиальных горизонтов полугидроморфных почв в 2—8 раз меньше, чем в аналогичных горизонтах автоморфных почв. В темно-серых, серых, светло-серых и дерново-подзолистых почвах и выщелоченных черноземах водопроницаемость прямо пропорциональна содержанию гумуса и обратно пропорциональна величине объемного веса и количеству илстой фракции. Особенности инфильтрации влаги, связанные с генезисом горизонтов и почв, требуют дифференцированных приемов их мелиорации. Табл. 5, библиогр. 5.

УДК 631.811.4

Бицок Д. Количественное описание процесса обеспечения растений кальцием в условиях вегетационного опыта.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Верификация модели, описывающей процесс обеспечения рейграсса (*Lolium perenne*, L.) кальцием на коваранной бурой лесной (слабокислой песчаной) почве в условиях вегетационного опыта: $A_{Ca}^t = Q_{Ca} (1 - \exp [s_{Ca} + B_{Ca} - t])$, где A_{Ca}^t — количество кальция, усвоенного растениями с момента прорастания до момента t (мг Са/сосуд), Q_{Ca} — доступный запас кальция в почве (мг Са/сосуд), s_{Ca} — константа, B_{Ca} — буферность почвы по отношению к кальцию (сут⁻¹), t — время (сут). Показано, что посылки, использованные при разработке модели, и полученные на основании экспериментального материала эмпирические зависимости между показателями, характеризующими минеральное питание растений, позволяют использовать модель для описания процессов обеспечения растений и другими элементами минерального питания и расчета сбалансированных доз удобрений. Рис. 7, табл. 4, библиогр. 19.

УДК 581.9(571.5 : 285.2)

Киселева А. А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. Сообщение 2.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В результате обработки коллекции сосудистых растений, собранных нами летом 1978 г. в предгорьях центральной части Восточного Саяна (Черемховский и Зиминский районы Иркутской области), а также привлечения литературных материалов обнаружено 7 видов, новых для исследуемого района; кроме того, приведены новые местонахождения для 19 редко встречающихся видов. Библиогр. 4.

УДК 630.24 : (630.182.47+630.231.4)

Гаас А. А. Поросль и живой напочвенный покров в сосново-березовых молодняках, изреженных рубками ухода.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Рубки ухода, выполненные с различной интенсивностью прореживания древостоев, влияют не только на площадь питания деревьев, но и микроклимат, главным образом освещенность, температуру, влажность почвы и воздуха, в результате чего изменяется ход роста древостоев и нижних ярусов растительности.

Приводятся результаты влияния равномерных и куртинных рубок ухода на микроклимат, появление и рост поросли березы и осины, а также на накопление массы живого напочвенного покрова. Чем интенсивнее рубка березы и осины при изреживании сосново-лиственных древостоев, тем больше проявляется жизнеспособность поросли, и тем больше масса живого напочвенного покрова. До определенного возраста у вырубленных берез и осин порослеобразовательная способность повышается, а затем затухает. Табл. 4, библиогр. 16.

Артамонов С. Д. Ландшафтно-биотопическая приуроченность и трофические связи дальневосточных саркофагид.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Приводятся данные, характеризующие основные эколого-биологические особенности саркофагид дальневосточной фауны. Для 11 видов указано географическое распространение, частота встречаемости по основным местообитаниям, период лёта имаго, пищевые связи личинок. Выделяются трофические группировки саркофагид, дается краткое обсуждение их роли в биоценозах. По видовому составу в фауне преобладают схизофаги, шквиллины и аптомофаги. Наибольшим видовым разнообразием саркофагид и широтой трофических связей семейства характеризуются структурно сложные биоценозы в пределах долинных лиственных и кедрово-широколиственных лесов. Табл. 1, рис. 1, библиогр. 8.

УДК 598.815 : 001.4

Крюков А. П., Фрисман Е. Я. Фенетическая система мелких палеарктических сорокопутов.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

На основании ряда пластических и окрасочных признаков 11 видов и подвидов мелких палеарктических сорокопутов (Laniidae, Aves) построена фенограмма, отражающая степень их фенотипического сходства. Наименее схож с другими видами европейский жулан *Lanius collurio*, наиболее близки друг к другу подвиды сибирского жулана *L. cristatus* и подвиды кашгарского жулана *L. isabellinus*. Выявлены отличия фенограммы от известных из литературы схем филогенетики сорокопутов. Отмечено, что интродуцируемые виды отличаются по фенотипам несколько сильнее, чем обитающие совместно без гибридизации. Табл. 3, рис. 4, библиогр. 10.

УДК 581.526.33

Копотева Т. А. Продуктивность болотных фитоценозов бассейна оз. Эврон.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Приведены данные по продуктивности двух наиболее распространенных в южной части Эврон-Чукчагирской низменности типов болотных биогеоценозов. Дана оценка величин прироста, опада и потерь органического вещества за счет разложения в течение вегетационного сезона. При выявлении динамики фитомассы установлено, что автотрофные травяные болота отличаются большей интенсивностью процессов продуцирования и разложения органического вещества, чем гетеротрофные кустарничково-сфагновые. Рис. 1, табл. 6, библиогр. 23.

УДК 632.92

Коломнец Н. Г. Принципы использования энтомофагов в интегрированной защите лесов Сибири.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

На юге Сибири периодически возникают очаги массового размножения вредных насекомых. В случае позднего обнаружения вспышки приходится вести авиационно-химическую борьбу. Несмотря на то, что на карте Сибири леса, защищаемые химическим методом, имеют вид точек или небольших пятен, загрязнение вод и почвы стойкими химическими препаратами представляется серьезным и нежелательным. В связи с этим необходима комплексная защита леса, которая включает интеграцию биотических регулирующих процессов с техническими методами борьбы. Для сбора, хранения, обработки информации о вредителях леса, ее интерпретации и принятия решений создана информационно-поисковая система на базе ЭВМ.

УДК 632.937

Махова Н. М., Ракшанна М. Ц. Паразитические грибы сем. Entomophthoraceae, выделенные из тлей *Acyrtosiphon pisum* Harr и *Rhopalosiphum padi* L.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучался видовой состав возбудителей энтомофтороза в популяциях тлей видов *Acyrtosiphon pisum* Harr. и *Rhopalosiphum padi* L. Три вида грибов сем. Entomophthoraceae выделены в чистую культуру, два из которых в СССР зарегистрированы впервые. Рис. 5, библиогр. 5.

Санжигитупова Р. Д., Кальвиш Т. К. Влияние источников углерода и азота на рост и развитие возбудителей микозов обленниковой моли (*Gelechia hippochaella* Schrk.).— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Исследовано влияние источников питания на рост и спорообразование *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. и *Paccilomyces fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith — возбудителей микозов обленниковой моли. Установлено, что наиболее благоприятными источниками углерода для накопления биомассы является мальтоза. Хороший рост грибов наблюдается на глюкозе, сахарозе, фруктозе, манните. Изоляты *B. bassiana* не усваивают рамнозу, целлюлозу, уксусную кислоту. При спорообразовании *B. bassiana* наблюдается штаммовое различие по отношению к источникам углерода. *P. fumoso-roseus* наиболее интенсивно спороносит на рибозе, не образует спор на галактозе. *B. bassiana* проявляют внутривидовую гетерогенность по отношению к источникам азота. Максимальное накопление биомассы грибом *P. fumoso-roseus* происходит на *L*-глутаминовой кислоте, наиболее интенсивное спорообразование — на *L*-арганине. Оба вида не образуют спор на *L*-цистеине. Не отмечено корреляции между накоплением биомассы и интенсивностью спороношения. Табл. 2, библиогр. 21.

УДК 634.04.11 : 632.937

Машанов А. П., Барановский В. П., Пахтуев А. П. Новые бактериальные препараты и их использование в лесозащите.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В полевых условиях проверена эффективность бактериальных препаратов туверина-2 и инсектин-2, изготовленных в заводских условиях на основе штаммов *Bac. tuvinensis* и *Bac. thuringiensis*, по отношению к вредителям леса — сибирскому шелкопряду и сосновой пяденице.

Показана эффективность препаратов в борьбе с гусеницами сибирского шелкопряда как в чистом виде, так и в сочетании с вирусной инфекцией. Установлена высокая эффективность туверина-2 по отношению к гусеницам сосновой пяденицы и других вредителей леса. Табл. 3, библиогр. 8.

УДК 541.182/3 : 632.6/7

Куценкогий К. П., Кискин А. Б., Анкилов А. П. Вопросы оптимизации аэрозольной технологии применения инсектицидов при борьбе с летающими насекомыми.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Предложена модель количественного описания эффективности применения инсектицидных аэрозолей в борьбе с летающими насекомыми.

Из анализа экспериментальных данных получена интерполяционная формула для сечений захвата аэрозольных частиц летающими насекомыми. На основе решения полуэмпирического уравнения турбулентной диффузии приводится формула для расчета импульса концентрации. Показано, что существуют частицы оптимального размера, при которых расход инсектицидов минимален. Существование аэрозолей оптимальной дисперсности объясняется зависимостью от размера как сечения захвата, так и импульса концентрации.

В рамках предложенной модели найдены частицы оптимального размера для условий наземного применения аэрозолей в период инверсии при борьбе с комарами, мухами и саранчой. Исследуется изменение оптимального размера и удельного расхода препарата с увеличением ширины захвата. Полученные в результате расчетов значения размера частиц оптимального размера и величины удельных расходов находятся в разумном согласии с данными полевых экспериментов. Табл. 4, рис. 4, библиогр. 29.

УДК 636.086.15+581.154

Аксенович А. В. Связь между количеством лизина и питательной ценностью зерна lys-линий ячменя.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В модельных опытах на мышах F_1 (Swiss×CBA) сравнивали питательную ценность зерна сорта Випер и четырех созданных в ИЦиГ СО АН lys-линий ярового ячменя полевой репродукции 1976—1979 гг. Показано, что при кормлении мышей монозерновой диетой затраты зерна lys-линий на единицу привеса мышей существенно ($p=0,05$) ниже, чем затраты зерна сорта Випер всех изученных лет репродукции. Отмечена сильная корреляционная связь между количеством лизина в зерне и затратами зерна на 1 г привеса мышей. Табл. 2, библиогр. 10.

Леонтьев Ф. П. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов, полученных от скрещивания *Triticum aestivum* L. с *Triticum timopheevi* Zhuk.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Проведен цитогенетический анализ гибридов первого и второго поколений первого беккрасса, полученных от скрещивания трех пентаплоидных гибридов (*T. aestivum* × *T. timopheevi*) с исходными сортами *T. aestivum*. Гибридные популяции первого поколения первого беккрасса различаются между собой по числу фертильных или частично фертильных растений по степени нарушений в мейозе. У гибридов встречаются растения с $2n=36-45$ хромосомами и все они являются анеуплоидными.

Во втором поколении появились с небольшой частотой эуплоидные растения, мейоз стал более стабильным, фертильность возросла. В соматическом наборе гибридные популяции содержат $2n=37-45$ хромосом. Табл. 3, рис. 4, библиогр. 5.

УДК 575.127

Степочкин П. И., Владимиров Н. С. Перспективы скрещиваний мягкой пшеницы с сибирскими формами тетраплоидной ржи.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Получены 2 пшенично-ржаных гибрида от скрещивания мягкой пшеницы с двумя формами тетраплоидной ржи (Ульяновка × Долинская тетра и Ульяновка × Удинская тетра). Обнаружено, что потомство этих гибридов соответственно октоплоидное и гексаплоидное. С помощью красителя Гимза определен состав хромосом у 12 проростков семян Ульяновка × Удинская тетра. Они имели 40—46 хромосом, из которых 28—34 пшеничных и 10—16 (в основном 14) ржаных. Скрещивания между мягкой пшеницей и сибирскими формами 4х ржи перспективны для создания зимостойких 6х тритикале. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 20.

УДК 591.158

Бородин П. М., Рувинский А. О. Новая мутация в W-локусе у домовых мышей.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В линии СЗН/Не обнаружена новая мутация в W-локусе. От ранее описанных мутаций отличается более слабым проявлением в гетерозиготе. В гомозиготном состоянии приводит к гибели ее носителей от анемии в возрасте 1—5 дней после рождения. Рис. 1, табл. 1, библиогр. 2.

УДК 591.445+591.61

Луценко П. Д. Влияние доместикации на морфофункциональное состояние коры надпочечников у серебристо-черных лисиц в различные периоды постнатального развития.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

При морфологическом исследовании коры надпочечников у относительно диких и ручных серебристо-черных лисиц в различные периоды постнатальной жизни выявлены четкие различия, происходящие под влиянием доместикации. У доместцированных животных наблюдается сближение функциональной активности пучковой зоны и повышение функции сетчатой зоны. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 6.

УДК 591.147

Юрсова М. Н., Иванова Л. Н. Функциональная активность гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы в осенний период у лисиц с различным детерминированным поведением.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Проведен цитоморфологический анализ непитергической гомориположительной гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы, а также моноаминергического аркуатного ядра (АЯ) у серебристо-черных лисиц. В ноябре, вне сезона размножения обнаружена тенденция к угнетению функциональной активности нейросекреторных, глиальных и сосудистых компонентов среднего возвышения, а также первых клеток АЯ у самцов — сеголеток ручной группы лисиц по сравнению с агрессивной. Это различие усиливается до достоверного у взрослых самок. В процессе селекции на доместикационный эффект, по-видимому, угнетается активность центрального звена регуляции функций аденогипофиза. Табл. 1, библиогр. 12.

Глазко В. И., Стакан Г. А., Гончаренко Г. Г. Распределение аллелей трансферринового локуса у чистопородных и кроссбредных овец.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

С помощью крахмально-гелевого электрофореза исследовано распределение аллелей трансферринового локуса у чистопородных овец (алтайская тонкорунная, ромни-марш, линкольн) и у нового типа мясо-шерстных овец, а также у кроссбредных овец различных вариантов скрещивания от указанных исходных родительских пород. Наибольшее количество аллелей (А, В, С, Д, Е, Р) найдено у породы алтайской тонкорунной, в породе линкольн установлено только четыре аллеля (А, В, С, Д). При исследовании животных породы ромни-марш описано пять аллелей (А, В, С, Д, Р). Во всех исследованных группах животных рассчитаны генные концентрации. Показаны различия по генным концентрациям исходных родительских пород. Прослежено формирование генного профиля по трансферриноному локусу от промежуточных вариантов скрещивания до нового мясо-шерстного типа овец. По методам, предложенным Неем и Роджерсом, рассчитано генетическое расстояние по трансферриновой системе между изученными группами животных, установлена межпородная дифференциация и выявлена дифференциация в процессе получения нового типа мясо-шерстных овец. Табл. 3, рис. 3, библиогр. 15.

УДК 58.036.1+633.111.1

Альтергот В. Ф., Зубкус О. П., Игнатъев Л. А. Жароустойчивость интактного и отделенного листа яровой пшеницы.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

После прогрева интактных и отделенных листьев пшеницы двухнедельного возраста исследовалось их физиологическое состояние по вымываемости электролитов, энергообмену, накоплению сухого вещества. У интактных листьев наблюдалось меньшее повреждение и более быстрое восстановление нарушенных структур и функций, чем у отделенных.

Результаты эксперимента выявили роль целостности растительного организма в степени теплового повреждения и показали необходимость учета этого фактора в оценке устойчивости растений. Рис. 3, табл. 2, библиогр. 20.

УДК 581.1—633.1

Осаковский В. Л., Соломонова Т. И. Возрастные изменения функциональной активности хлоропластов у яровой пшеницы.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучались возрастные изменения функциональной активности хлоропластов у пшениц сортов Якутия 224 и Саратовская 29. Показано, что в начале роста растений появление фосфорилирующей активности хлоропластов первого листа связано с формированием мембран ламеллярной и гранальной структур существенно отличается по оптимуму рН, по чувствительности к температуре и разбавителям. Способность к фосфорилированию хлоропластов местного сорта пшеницы проявляется в более раннем возрасте листьев, чем у инорайонного сорта, что, по-видимому, обусловлено ускорением в них процессов биогебеза мембран ламелл. Рис. 7, библиогр. 7.

УДК 581.1 : 577.3

Войников В. К. К вопросу о выделении интактных растительных митохондрий.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Полярнографически исследована активность митохондрий, изолированных из этилолированных побегов проростков кукурузы и озимой ржи. Выделение митохондрий проводили в различающихся по составу средах. Описаны модифицированные условия разрушения растительного материала и выделения оргanelл. Предложенная процедура выделения позволяет получить прочосопряженные митохондрии (с высоким дыхательным контролем) из таких растительных объектов как кукуруза и озимая рожь. Рис. 2, табл. 2, библиогр. 11.

Пльичев Ю. П. Морфолого-анатомическая характеристика хвоя кедр сибирского у деревьев различной смолопродуктивности.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Методом сравнения изучено сходство некоторых морфологических и анатомических признаков хвоя кедр сибирского у деревьев разной смолопродуктивности.

Установлено, что толщина, высота хвоя, размеры смоляных ходов слабо связаны со смолопродуктивностью. Более тесная связь этого признака обнаружена с длиной хвоя, размером центрального цилиндра, толщиной покровных тканей. Сделан вывод, что в роли диагностического показателя может быть использован лишь комплекс различий морфологических и анатомических признаков. Рис. 2, библиогр. 11.

Михайловская И. Е., Салганик Р. П. Эффективность аденозинтрифосфорной кислоты в лечении наследственной пигментной дегенерации сетчатки.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Литературные данные позволили предположить, что основной причиной наследственной дегенерации сетчатки у человека является накопление циклического гуанозинмонофосфата (цГМФ) в сетчатке из-за низкой активности фосфодиэстеразы цГМФ. Ввиду антагонистических отношений циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) и цГМФ, можно было ожидать, что введение адениловых нуклеотидов, как предшественников цАМФ, поможет восстановлению зрения при этом заболевании. 30 больных получали медицинский препарат АТФ по 5 мл 1% раствора 2 раза в день на протяжении 15 дней. У 27 больных наблюдалось значительное восстановление остроты зрения и у 23 — расширение полей зрения, что сохранялось на протяжении 5—6 месяцев. Последующие курсы введения АТФ приводили к еще более выраженным положительным результатам. Поддерживающие дозы АТФ предупреждают развитие слепоты при этом наследственном заболевании. Библиогр. 13.

Лобачева И. И. Катаболизм серотонина мозга и реактивность гипофизарно-надпочечниковой системы при разных видах стресса.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучали динамику изменений в концентрации серотонина, его основного метаболита — 5-гидроксииндолуксусной кислоты и в катаболическом коэффициенте в стволе мозга и полушариях самцов крыс линии Вистар на фоне таких стрессовых воздействий, как иммобилизация, охлаждение и введение формалина. Параллельно оценивалась реактивность гипофизарно-надпочечниковой системы по уровню 11-оксикортикостероидов в крови.

Показано, что при сходной интенсивности реакции гипофизарно-надпочечниковой системы на все примененные виды стрессоров иммобилизация вызывает наибольшие изменения в состоянии серотонинергической системы мозга, усиливая катаболизм ампа. Получасовое охлаждение также приводило к значительному увеличению содержания метаболита в отделах мозга, однако при более продолжительном воздействии низкой температуры уровень 5-гидроксииндолуксусной кислоты возвращался к норме. Введение формалина не отражалось на состоянии серотонинергической системы мозга. Рис. 1, библиогр. 12.

Кудрявцева Н. И., Попова Н. К. Новая модель с дополнительным источником эндогенного серотонина.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

На мышцах линии BALB/c установлено, что пересаженные под кожу взрослым мышам желудка с частью двенадцатиперстной кишки 18—21-дневных плодов способны продуцировать серотонин (С). Уровень в крови мышей через 1—1,5 мес после подсадки им трансплантатов повышен по сравнению с ложнопериоперированными животными приблизительно в 1,5 раза. Содержание С в мозге существенно не изменилось. Эта экспериментальная модель с дополнительным источником эндогенного С ДИС-модель предложена для изучения роли периферического С. Табл. 1, библиогр. 14.

Князькова Л. Г. Микродиссекционное исследование почки водной полевки в постнатальном онтогенезе.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Методом микродиссекции исследовалось формирование анатомической структуры нефронов разных популяций в почках водных полевек (*Arvicola terrestris*) в процессе постнатального онтогенеза от новорожденности до полного созревания. Показано, что основные этапы развития почки водных полевек принципиально сходны с белыми крысами. Вместе с тем у водных полевек, в отличие от белых крыс, в суперфициальном слое имеются нефроны без тонкого сегмента, в интракортикальных популяциях в первую декаду постнатальной жизни обнаружены нефроны как с тонким сегментом, так и без него. К моменту завершения формирования анатомической структуры интракортикальные нефроны только короткопелетистые, их тонкий сегмент представлен лишь нисходящим коленом. В юкстамедуллярных нефронах от новорожденности до полного созревания абсолютные и относительные размеры тонкого сегмента петли Гекке значительно короче по сравнению с аналогичным сегментом белых крыс. Обнаруженные отличительные особенности формирования анатомической структуры нефронов различных популяций у водной полевки связаны с низкой концентрирующей способностью почки данного вида грызунов. Табл. 2, рис. 4, библиогр. 17.

Бахтин Е. К. О динамике дегенеративных изменений рецепторных ольфакторных клеток.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В обонятельной выстилке стерляди на вершинах булав рецепторных клеток обнаружены своеобразные выросты, заполненные дегенерирующими структурными компонентами воспринимающих элементов клетки. В матриксе выроста выявлены лишенные плазматической мембраны распадающиеся реснички, микроворсинки и пучки микрофиламентов. Рецепторные клетки, на которых обнаруживаются дегенерирующие выросты, имеют нормальную ультраструктурную организацию.

Предполагается, что образование выростов и последующее их отщипывание, в отличие от известной дегенерации рецепторных клеток, является механизмом обновления рецепторных клеток. Рис. 6, библиогр. 14.

Сидорова Л. Д., Лукьянов П. В. Изучение активности панкреатических ферментов в крови как показатель функционального состояния поджелудочной железы.— Изв. СО АН СССР, 1980, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Проведено изучение амилотической, липолитической и экстеразной активности сыворотки крови у больных с различными заболеваниями желудочно-кишечного тракта, а также у экспериментальных собак с хроническим панкреатитом, который вызывали введением этлопина. Показано, что при патологических состояниях, сопровождающихся панкреатической гиперферментемией, энзимы неравномерно поступают и достигают максимальной концентрации в крови. Рис. 4, библиогр. 33.

ВНИМАНИЮ НАУЧНЫХ РАБОТНИКОВ!

С 1981 г. вводится новый порядок сбора заказов на ряд книг, предназначенных для специалистов узкого профиля. Эти издания будут распространяться только по гарантированным заказам.

Книги эти вошли в ч. II аннотированного тематического плана издательства «Наука» по естественно-научной и технической литературе.

Заказы на них индивидуальные покупатели оформляют на почтовых открытках с указанием обратного адреса, а учреждения и предприятия — гарантийными письмами как твердые, гарантированные заказы. Для библиотечных коллекторов и библиотек сохраняется прежний порядок заказов на эту литературу. Книжные магазины обязаны своевременно известить покупателей о полученных книгах.

Тираж книги будет устанавливаться в строгом соответствии с количеством собранных заказов.

Среди изданий, распространяемых по гарантированным заказам, обращаем Ваше внимание на работы, близкие профилю нашего журнала:

Математические модели в экологии и генетике. 15 л. 2 р. 30 к. План 1981 г., кн. 2 № 773.

Гасанов У. Г. Системная деятельность корковых нейронов при облучении. 12 л. 1 р. 80 к. План 1981 г., кн. 2 № 778.

Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. 15 л. 2 р. 30 к. План 1981 г., кн. 2 № 779.

Высокопроницаемые контактные мембраны и их роль в клеточном взаимодействии. 30 л. 3 р. 50 к. План 1981 г., кн. 2 № 780.

Кондратьева Е. Н., Гоготов И. Н. Молекулярный водород в метаболизме микроорганизмов. 18 л. 3 р. 20 к. План 1981 г., кн. 2 № 781.

Цена 70 коп.

Индекс 70389