

ISSN 0134-2428

ISSN 0568-6547

ИЗВЕСТИЯ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1984

№ 13

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

Год основания журнала 1957 Год основания, серии 1963	Периодичность журнала 18 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 13 (388) Вып. 2	Август 1984
---------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------	----------------------	----------------

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-кор. АН СССР *М. Ф. Жуков*.

Заместитель главного редактора чл.-кор. АН СССР *В. Г. Дулов*.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК:

Ответственный редактор акад. *И. А. Терсков*

Акад. *Д. К. Беляев*, д-р биол. наук *Е. В. Грунтенко*, чл.-кор. АН СССР
А. С. Исаев, д-р с.-х. наук *Р. В. Ковалев* (зам. ответственного редактора
серии); д-р биол. наук *И. Ю. Коропачинский* (ответственный секретарь),
д-р биол. наук *Л. И. Малышев*, чл.-кор. АН СССР *Ф. Э. Реймерс*, чл.-кор.
АН СССР *Р. И. Салганик*, канд. биол. наук *Б. С. Юдин*

Адрес редакции: 630099, Новосибирск, 99, ул. Советская, 18,
комп. 331, тел. 22-00-44.

Редактор *И. И. Стригун*
Художественный редактор *М. Г. Рудакова*
Технический редактор *Н. М. Остроумова*
Корректоры *В. А. Вирюкова, К. И. Сергеева*

Сдано в набор 3.05.84. Подписано к печати 26.07.84. МН 02052. Формат 70×108¹/₁₆. Высокая печать. Усл. печ. л. 11,2. Усл. кр.-отг. 11,7. Уч.-изд. л. 14. Тираж 1054 экз. Заказ № 187.

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

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Р. П. Тренкеншу, Л. В. Вопилова. Модель светозависимого содержания хлорофилла <i>a</i> в микроводорослях</i>	3
<i>Г. П. Карев. Математическая модель роста многоярусных древостоев</i>	8
<i>В. М. Хаимичун, И. М. Красноборов. Новый вид рода <i>Saussurea</i> DC. (Asteraceae) из Алтае-Саянской провинции</i>	14
<i>М. Г. Азовский. Новые находки редких видов водных растений в Прибайкалье</i>	17
<i>А. А. Киселева. Дополнение к флоре Казачинско-Ленского района Иркутской области</i>	19
<i>В. К. Войничков, А. М. Корзун. Температура тканей побегов озимой пшеницы при холодовом шоке</i>	22
<i>В. Т. Бакулин. Жизнеспособность пыльцы тетраплоидных форм тополя</i>	25
<i>Г. П. Дюрягина. Изменчивость и взаимосвязь морфологических признаков семян видов рода <i>Aconitum</i> L.</i>	31
<i>В. А. Соколов, А. В. Рудиковский, В. К. Шузиный. Сравнительное изучение корневых характеристик у гетерозисного гибрида и родительских растений гороха</i>	37
<i>В. А. Сапрыкин, С. Н. Килев, В. Г. Алексеев, Т. М. Щербакова, М. С. Егорова, В. М. Чекуров, И. П. Мертвецов. Функциональная активность хроматина и полирибосом пшеницы, адаптированных к условиям Севера</i>	42
<i>А. В. Вершинин, Е. А. Салина, В. А. Толстых, В. А. Потапов, В. К. Шумный. Изучение рентерерирующих последовательностей ДНК некоторых видов злаков</i>	47
<i>Г. А. Зайниев. Растянутые политенные хромосомы, метод микроклонирования ДНК и идея энциклопедии генов</i>	52
<i>Г. Г. Майстренко. Оценка действия нитратного азота на нитратредуктазную активность, содержание азота и продуктивность сои, инокулированной и неинокулированной клубеньковыми бактериями</i>	55
<i>И. Л. Клевенская, Т. Г. Кривошекова. Значение биологического состояния почвы для развития корневой гнили пшеницы</i>	59
<i>Л. Л. Убугунов, В. К. Кашин. Влияние длительного орошения на распределение воды в капитановых почвах Бурятии</i>	63
<i>Л. П. Козленева, А. М. Шкаруба. Влияние орошения на некоторые свойства черноземов Барабы</i>	66
<i>Т. Т. Ефремова, И. В. Мелентьева. Использование хроматографа «Газохром-3101» для определения кислорода в почвенном воздухе и оценка условий аэрации</i>	71
<i>Л. А. Прасолова. Сезонные изменения кожи у диких и ручных серебристо-черных лисич</i>	76
<i>Д. В. Ключков, А. А. Ким. Генотипические различия сперматогенеза при фотопериодических воздействиях у молодых порок</i>	82
<i>Л. Ф. Никифорова. Гликозаминогликаногидролазы в почечной ткани грызунов с различной концентрирующей функцией почек</i>	90
<i>Т. В. Абрамова, Е. М. Романова. Изучение белковых компонентов мембраны эритроцитов кроликов при старении</i>	96
<i>Б. И. Колунаев, В. А. Путицева. Функциональное состояние жабр рыб при температурном воздействии</i>	100
<i>А. Г. Золотарева, В. Г. Будкер, Е. В. Грунтенко. Накопление химически активных липосом в капиллярной сети легких</i>	102
<i>А. Х. Цидушко. Информационная модель механизма ретровирусного онкогенеза</i>	108
<i>Ю. П. Гичев, И. Г. Кесова, В. В. Протасов, Р. И. Салганик. Оценка способности к биотрансформации ксенобiotиков у рабочих химического производства</i>	111
<i>В. Г. Колпаков, В. В. Макаров, И. А. Хрячкова, В. Ф. Чугуй, И. Л. Чепкасов. Определение темперамента у детей первых лет жизни посредством родительских опросников</i>	115
<i>М. Г. Сергеев. Особенности сообществ и популяционных структур прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) в условиях города диффузного типа (На примере Новосибирского Академгородка)</i>	122



R. P. Trenkenshu, L. V. Vopilova. Model of the Light-dependent chlorophyll — contents at microalgae	3
G. P. Karev. Mathematical model of growth in many-tier stands of trees	8
V. M. Khanminchun, I. M. Krasnoborov. New species of the genus <i>Saussurea</i> DC. (Asteraceae) from Altai-Sajan province	14
M. G. Asovsky. New findings of rare species of water plants in Baikal region	17
A. A. Kiseleva. Additions to the flora of Kazachinks-lensky-district in Irkutsk Region	19
V. K. Voynikov, A. M. Korzun. The temperature of winter wheat seedling tissues under cold shock	22
V. T. Bakulin. The vitality pollen of tetraploid forms of poplar	25
G. P. Dyaryagina. Variability and Interaction of Morphological Features of Seeds of <i>Aconitum</i> Species	31
V. A. Sokolov, A. V. Rudikovskiy, V. K. Shumny. Comparative studing of root characters in connection with heterososis in pea	37
V. A. Saprykin, S. N. Kiley, V. G. Alekseev, T. M. Sherbacova, M. S. Egorova, Y. M. Tchekurov, N. P. Mertvetzov. Functional activity of chromatin and polyribosomes from wheats adapted to the north	42
A. V. Vershinin, E. A. Salina, V. A. Tolstyh, V. A. Potapov, V. K. Shumny. The study of the reiterating dne sequences in some cereal species	47
G. A. Zainiev. Stretched polytene chromosomes, method of DNA microcloning and idea of gene encyclopedia	52
G. G. Maistrenko. Evaluation of NO_3^- nitrogen influence on nitrate reductase activity, nitrogen content and productivity of nodulated and nonnodulated soybean	55
I. L. Klevenskaya, T. G. Krivoskokova. Importance of biological state of the soil for development of root rot of wheat	59
L. L. Ubugunov, V. K. Kashin. Influence of prolonged irrigation on the distribution of iodine in the chestnut soils in Buryatia	63
L. P. Kozlenceva, A. M. Shkaruba. The influence irrigation on some properties of Baraba chernozems	66
T. T. Efremova, N. V. Melentyeva. The use of chromatograph Gasochrom-3101 for oxygen determination in the soil air and evaluation of aeration conditions	71
L. A. Prasolova. Seasonal changes in the skin of wild and tame silver foxes	76
D. V. Klotchkov, A. A. Kim. Genotypical differences in spermatogenesis under different photoperiodical conditions in young minks	82
L. F. Nikiforovskaya. Glycosaminoglycanhydrolases in the renal tissue of Rodentia with different renal concentrating function	90
T. V. Avraamova, E. M. Romanova. Proteins membran of rabbit red cells during ageing	96
B. I. Kolupaev, W. A. Putinzeva. The influence of temperature on functional status of gills	100
A. G. Zolotareva, V. G. Budker, E. V. Gruntenko. Accumulation of chemically active liposomes in the capillary net of lungs	102
A. Ch. Zidulco. Information model of mechanism of oncogenesis	108
Y. P. Gichev, I. G. Kesova, V. V. Protasov, R. I. Salganik. The estimation of biotransformation processes of xenobiotics of the chemical enterprises workers	111
V. G. Kolpakov, V. V. Makarov, N. A. Khryachkova, V. F. Chuguy, I. L. Cherkasov. Measurement of temperament traits in children of the first two years of life by means of parental questionnaires	115
M. G. Sergeev. Peculiarities of the communities and the population structure of orthoptera (insecta) in conditions of the town of diffusive type (exemplifying Novosibirsk Academic-touw)	122

Р. П. ТРЕНКЕНШУ, Л. В. ВОПИЛОВА

МОДЕЛЬ СВЕТОЗАВИСИМОГО СОДЕРЖАНИЯ
ХЛОРОФИЛЛА *a* В МИКРОВОДОРОСЛЯХ

Одним из параметров, определяющих фотосинтетическую способность клеток водорослей, является содержание в них пигментов. Соотношение количества пигментов и биомассы клеток зависит от множества факторов среды: pH, температуры, состава питательной среды, способа подачи CO_2 , световых условий и т. д. [1].

Эксперименты, проведенные при варьировании интенсивности света, при прочих оптимальных (для данной микроводоросли) условиях показали, что увеличение освещенности водорослей приводит к уменьшению относительного количества пигментов в клетках [1—4].

Данные множества экспериментов свидетельствуют о том, что у различных систематических групп водорослей существует единый механизм адаптации пигментной системы клеток к изменению световых условий. Однако конкретный механизм процесса практически мало изучен. Существуют лишь отдельные попытки объяснения реакции пигментной системы на свет [1, 5].

Вместе с тем в практике интенсивного выращивания микроводорослей требуется знание количественных закономерностей для описания светозависимого содержания пигментов в биомассе клеток. Значительное изменение этой величины с изменением интенсивности света и оптической плотности культуры делает весьма трудным расчет оптимальных режимов культивирования. Ранее предложенное нами уравнение для светозависимого содержания пигментов в клетках хорошо описывало экспериментальные данные для морских одноклеточных водорослей [6].

В настоящей работе представлены результаты, показывающие возможность применения полученного уравнения для описания светозависимого содержания хлорофилла *a* в пресноводных зеленых и синезеленых микроводорослях при непрерывном режиме культивирования.

МОДЕЛЬ

В основе модели лежит представление о том, что под действием света в клетках наряду с синтезом пигментов происходит и их обратимое деструктивное фотоокисление [7]. Для получения уравнения это представление можно несколько расширить и считать, что свет способен блокировать синтез пигментов на любом участке цепи синтеза, включая и обратимую фотодеструкцию уже синтезированного пигмента. Формальное описание этих процессов будет одинаковым для случая, когда свет является линейным регулятором.

Величина относительного содержания пигментов в биомассе клеток (β) определяется отношением наблюдаемой (измеряемой) концентрации пигмента (π) к концентрации биомассы (x): $\beta = \pi/x$.

Рассмотрим процесс разрушения пигмента под действием света в условиях непрерывного стационарного процесса выращивания водорослей. Для таких условий величину относительного содержания пигментов в клетках можно выразить через приращения пигментов ($\Delta\pi$) и био-

массы (Δx) , отнесенных к любому промежутку времени: $\beta = \Delta\pi/\Delta x$. В отсутствие разрушающего действия света содержание пигментов в клетках будет максимальным: $\beta_r = \pi_r/x = \Delta\pi_r/\Delta x$, или $\beta/\beta_r = \beta' = \Delta\pi/\Delta\pi_r$, где π_r — общее количество пигментов (включая разрушенный).

Схему разрушения пигмента под действием света можно представить следующим образом. При поглощении света определенной длины волны пигмент переходит в возбужденное состояние π_a , после чего он либо разрушается, либо через время Δt_a восстанавливается до нормального состояния (π_n). Дозу (F_0) световой энергии, поглощенной единицей пигмента, можно определить как $F_0 = I_p \Delta t_a / \pi$, где I_p — интенсивность поглощенного системой света; Δt_a — время, в течение которого кванты света разрушающей длины волны находятся в области поглощения пигмента.

В фотобиологии хорошо известна зависимость, связывающая отношение числа молекул или клеток, пораженных радиацией или другим разрушающим фактором, к их начальному числу, с дозой действующей радиации. Эта зависимость вытекает из статистики Пуассона для системы «квант-поглощающее вещество» и для нашего случая может быть записана $\pi_a = \pi_r [1 - \exp(-k_p F_0)]$, где k_p — коэффициент.

Так как в качестве промежутка времени можно выбрать любую величину, для удобства воспользуемся величиной Δt_a . Если за время Δt_a синтезировано $\Delta\pi_r$ пигмента, то количество поврежденного пигмента изменится на $\Delta\pi_a = \Delta\pi_r [1 - \exp(-k_p F_0)]$; а количество восстановленного на $\Delta\pi_n = \Delta\pi_r \cdot \Delta t_a / \Delta t_a$. Из уравнения баланса $\Delta\pi = \Delta\pi_r - \Delta\pi_a + \Delta\pi_n$, окончательно получим $\beta' = a + (1 - a) \exp(-k_p I_p \Delta t_a / \pi)$, где $a = \Delta t_a / \Delta t_a$.

Интенсивность поглощения пигментами света в спектральной области, приводящей пигменты к разрушению, определяется зависимостью $I_a = \alpha_p I$, где I — интенсивность действующего света; $\alpha_p = 1 - 10^{-k_{p\lambda} \pi}$ — коэффициент поглощения суспензии водорослей в разрушающей пигменты области спектра; $k_{p\lambda}$ — показатель поглощения в данной области, зависящий от спектральных свойств пигмента и источника света.

В реальных условиях культивирования водорослей интенсивность действующего на пигменты света будет значительно отличаться по глубине оптического слоя. Поэтому для равномерно перемешиваемой суспензии можно воспользоваться средней величиной, действующей на пигменты интенсивности, равнозначной средней пространственной облученности, которая в наших условиях будет равна: $I = \alpha_p I_0 \cdot b / 2,3k_{p\lambda} \pi$, где I_0 — интенсивность света на поверхности суспензии клеток; b — доля световой энергии в разрушающей пигменты области от энергии, падающей на поверхность. Получим

$$\beta' = a + (1 - a) \exp\left(-\frac{bk_p \Delta t_a \alpha_p^2 I_0}{2,3k_{p\lambda} \pi^2}\right).$$

В отдельных случаях удобнее пользоваться не концентрацией пигмента, а величиной оптической плотности в области максимума поглощения пигмента (ΔD_m), измеренной относительно области, в которой поглощения света данным пигментом не происходит $\Delta D_m = \pi \cdot \sigma_m$, где σ_m — сечение поглощения пигмента. Сделав допущение, что к разрушению пигмента может привести квант любой длины волны из области фотосинтетически активной радиации (ФАР), т. е. $b = 1$, $\alpha_p = \alpha$, получим формулу, связывающую относительное содержание пигментов в клетках с интенсивностью света и оптическими параметрами суспензии клеток,

$$\beta = \beta_r \frac{K + \exp(-K_p \alpha^2 I_0 / \Delta D_m^2)}{K + 1},$$

где $K_p = k_p \cdot \Delta t_a \sigma_m^2 / 2,3k_{p\lambda}$; $K = a/(1 - a)$.

В частности, для хлорофилла a величину ΔD_m можно определить через разность величин оптической плотности в области красноволно-

вого максимума поглощения (D_{680}) и минимума в области 730 нм (D_{730}): $\Delta D_{680} = D_{680} - D_{730}$.

Для описания относительного содержания хлорофилла a в клетках (β), имеем:

$$\beta = \beta_m \frac{K + \exp(-K_p \alpha^2 I_0 / \Delta D_{680}^2)}{K + 1}, \quad (1)$$

где β_m — максимальное содержание хлорофилла a в биомассе водорослей; I_0 — поверхностная освещенность культуры в области ФАР; α — коэффициент поглощения ФАР слоем суспензии клеток; ΔD_{680} определена выше; K и K_p — обобщенные коэффициенты.

Уравнение (1) показывает, что при низких интенсивностях света ($I_0 \rightarrow 0$) содержание пигментов максимально и близко к β_m ($\beta \rightarrow \beta_m$). Необходимо отметить, что уравнение справедливо лишь для интенсивностей света, превышающих компенсационную точку фотосинтеза, так как оно выведено для стационарных условий, которые не выполняются для интенсивностей ниже компенсационного пункта. При культивировании клеток в темноте происходит уменьшение их биомассы из-за клеточного дыхания. В то же время синтез пигментов и их разрушение практически не происходит. Такое культивирование приводит к возрастанию β даже выше β_m . Поэтому определение β_m должно производиться на свету, причем при интенсивности света не ниже компенсационного пункта фотосинтеза. Из уравнения также видно, что с ростом интенсивности света содержание пигмента в биомассе клеток падает до минимума $\beta_{min} = \beta_m \frac{K}{K+1}$ при $I_0 \rightarrow \infty$. Поэтому определение величины β_m удобнее производить по измерениям β_{min} при больших интенсивностях света.

ОПИСАНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ КРИВЫХ

Коэффициенты уравнения (1) зависят от вида водоросли. Для их определения воспользуемся экспериментальными данными, полученными для непрерывной культуры зеленой микроводоросли хлореллы, выращенной при различных интенсивностях света (I_0) и различной плотности (ΔD_{680}) [8, 9]. В работах результаты измерения β приведены в зависимости от мощности дозы ФАР, поглощаемой единицей хлорофилла,

$$F' = \frac{\alpha I_0}{\gamma} = \frac{\alpha I_0 \sigma_{680}}{\Delta D_{680}},$$

где γ — поверхностная концентрация хлорофилла a ; σ_{680} — сечение поглощения хлорофилла a в области 680 нм. С учетом этого уравнение (1) запишется

$$\beta = \beta_m \frac{K + \exp\left(-\frac{K_p F'^2}{I_0 \sigma_{680}^2}\right)}{K + 1}$$

или

$$\beta = \beta_{min} + \frac{1}{K} \beta_{min} \exp\left(\frac{K_p F'^2}{I_0 \sigma_{680}^2}\right). \quad (2)$$

Эту зависимость можно привести к линейному виду относительно F'^2

$$\ln\left(\frac{\beta}{\beta_{min}} - 1\right) = -\ln K - \frac{K_p F'^2}{I_0 \sigma_{680}^2}.$$

Графическое определение коэффициентов из опытных данных показывает, что коэффициенты уравнения не зависят от поверхностной освещенности и плотности культуры. В качестве иллюстрации на рис. 1

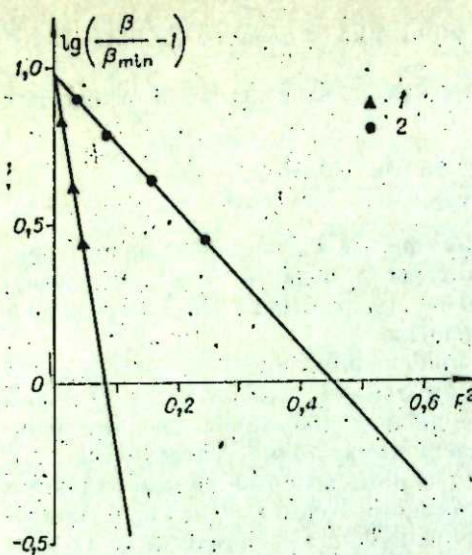


Рис. 1. Графическое представление экспериментальных данных для определения коэффициентов K_p и K на основе линейного вида по $(-F^2)$ уравнения (2) для зеленой микроводоросли хлореллы.

Экспериментальные значения для $I_0 = 60$ (1); 360 Вт/м^2 ФАР (2).

приведены экспериментальные данные работ [8, 9] в линейном виде для двух интенсивностей света: 60 и 360 Вт/м^2 ФАР. Величина σ_{680} для хлореллы известна [10] и может быть принята равной $6,48 \text{ м}^2$ (ед. опт. п.л.)/г(хл. а). С учетом этого для хлореллы были получены следующие коэффициенты: $\beta_m = 3,4\%$; $K = 0,387$; $K_p = 1,74 \cdot 10^{-3} \text{ м}^2$ (ед. опт. п.л.)/Вт(ФАР). На рис. 2 приведены теоретические кривые, рассчитанные по уравнению (2) с найденными коэффициентами.

Аналогично были получены расчетные кривые для синезеленых водорослей синехококкус и спирулина. Экспериментальные данные для синехококкуса были взяты из работы [3]. Коэффициенты уравнения для этого вида водорослей равны: $\beta_m = 2,0\%$; $K = 0,606$; $K_p = 1,10 \cdot 10^{-3} \text{ м}^2$ (ед. опт. п.л.)/Вт(ФАР). Опытные данные и результаты расчета по уравнению (1) приведены на рис. 3.

Для спирулины экспериментальная кривая была взята из работы [11]. Наилучшее совпадение получено при коэффициентах уравнения $\beta_m = 0,66\%$; $K = 0,606$; $K_p = 2,28 \cdot 10^{-3} \text{ м}^2$ (ед. опт. п.л.)/Вт(ФАР) (рис. 4).

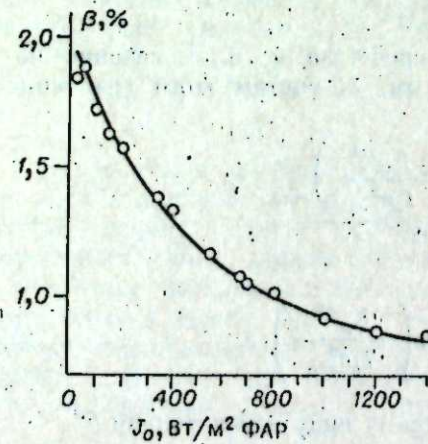


Рис. 3. Зависимость относительного содержания хлорофилла а в сухой биомассе от интенсивности падающего света (I_0) для синезеленой микроводоросли синехококкус. \circ — экспериментальные значения, кривая построена по уравнению (1).

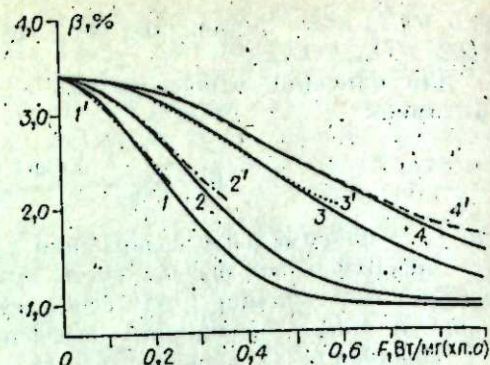


Рис. 2. Зависимость относительного содержания хлорофилла а в сухой биомассе от мощности дозы ФАР, поглощаемой единицей хлорофилла для зеленой микроводоросли хлореллы.

Экспериментальные кривые для $I_0 = 60 \text{ Вт/м}^2$ ФАР (1'), 102 (2'), 250 (3'), 360 (4'); расчетные кривые для $I_0 = 60$ (1), 102 (2), 250 (3), 360 Вт/м^2 ФАР (4).

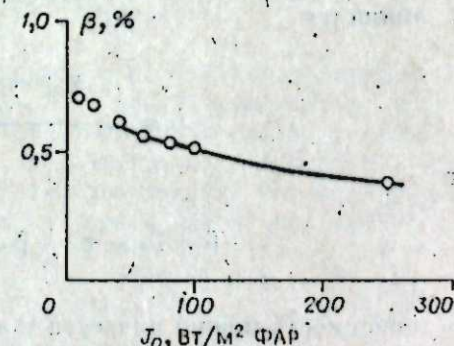


Рис. 4. Зависимость относительного содержания хлорофилла а в сухой биомассе от интенсивности падающего света для синезеленой микроводоросли спирулина.

Условные обозначения такие же, как на рис. 3.

Сравнивая коэффициенты уравнений для различных видов водорослей, можно отметить, что отдельные из них видоспецифичны и значительно отличаются. Некоторые одинаковы для разных видов водорослей, например, коэффициент K у синезеленых водорослей спирулины и синехококкус. Близок по величине этот коэффициент и у морской зеленой флагеллаты — платимонаса [6]. Отметим, что опытные данные для этих видов были получены на одинаковых источниках света. Эти виды водорослей значительно отличаются по температурному оптимуму: от $24 \div 26 \text{ C}$ для платимонаса до $53 \div 57 \text{ C}$ для синехококкуса. Вероятно, коэффициент зависит от спектрального состава света, так как для хлореллы он значительно отличается, и не зависит от температуры.

Относительно других коэффициентов трудно что-либо сказать, так как для разных видов водорослей они значительно различаются.

Приведенные в настоящей работе результаты показывают, что предложенное уравнение хорошо описывает зависимость относительного содержания пигментов в биомассе клеток микроводорослей различных видов и систематических групп и может быть использовано для практики, особенно в случае выбора оптимальных световых условий при культивировании водорослей в оптически плотных культурах.

Институт биофизики СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
3/V 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Рабинович Е. Фотосинтез. Т. 1—3. М., 1953—1959.
2. Непрерывное управляемое культивирование микроорганизмов. М., 1967.
3. Беллини В. Н., Сидько Ф. Я., Тренкеншу А. П. Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей. Новосибирск, 1980.
4. Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, 1971.
5. Калер В. Л. Механизмы авторегуляции в системе биосинтеза хлорофилла. Автореф. докт. дис. Минск, 1971.
6. Тренкеншу Р. П., Беллини В. Н., Сидько Ф. Я. Модель светозависимого роста морских микроводорослей. Препринт ИФСО-18Б, Красноярск, 1981.
7. Красновский А. А. Первичные процессы фотосинтеза растений.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 1. М., 1967.
8. Беллини В. Н., Сидько Ф. Я., Ерошкин И. С., Гевель Л. М. Влияние светового режима на относительное содержание пигментов в биомассе и продуктивность водорослей.— В кн.: Непрерывное управляемое культивирование микроорганизмов. М., 1967.
9. Беллини В. Н., Терсков И. А., Сидько Ф. Я., Ерошкин И. С. Эффективность использования лучистой энергии в условиях плотностатного культивирования микроводорослей.— В кн.: Непрерывное управляемое культивирование микроорганизмов. М., 1967.
10. Терсков И. А., Сидько Ф. Я. Некоторые вопросы спектрофотометрии светорассеивающих суспензий.— Изв. АН СССР, 1964, т. 9.
11. Вопросы управления биосинтезом низших растений. Новосибирск, 1982.

R. P. Trenkenshu, L. V. Voplova

MODEL OF THE LIGHT-DEPENDENT CHLOROPHYLL — A CONTENTS AT MICROALGAE

The paper studies some application of earlier equation describing light-dependent chlorophyll a contents in green microalgae *Chlorella vulgaris* and bluegreen microalgae *Spirulina platensis* and *Synechococcus elongatus* abstaining at the continuous cultivation regime. The curves calculated using this equation is in good agreement with experimental data.

Г. П. КАРЕВ

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РОСТА
МНОГОЯРУСНЫХ ДРЕВОСТОЕВ

В работах [1, 2] была предложена модель роста дерева и выведено уравнение, учитывающее конкуренцию деревьев между собой за свет. При этом предполагалась «локальная однородность» леса, означающая, что в начальный момент времени все деревья на единичном участке площади имели одинаковую высоту.

Несмотря на хорошее совпадение данных, полученных в результате решения этого уравнения, с экспериментальными, возникает вопрос о влиянии этого предположения на прогнозирующий эффект модели. Кроме того, условие «локальной однородности» леса неприемлемо при описании роста многоярусных древостоев. Это делает актуальной задачу построения модели, в которой начальное распределение деревьев по высоте может быть неодинаковым. Построению такой модели и посвящена данная статья.

ОБЩАЯ СХЕМА ПОСТРОЕНИЯ МОДЕЛИ

Модель строится в рамках предложенной ранее общей схемы [1, 3], которая вкратце сводится к следующему. Пусть $\bar{X} = (x_1, \dots, x_n)$ — набор фазовых переменных, характеризующих индивидуальное растение (биомасса, высота, возраст и т. п.). Состояние фитоценоза описывается функцией $N(t, \bar{X}, \bar{r})$, которая является плотностью числа растений в точке \bar{r} , у которых в момент времени t значения фазовых переменных равны \bar{X} .

Влияние процессов конкуренции на закон развития индивидуального растения учитывается с помощью параметров вида

$$g(t, \bar{r}) = \int u(t, \bar{X}, \bar{r}) N(t, \bar{X}, \bar{r}) d\bar{X} \quad (1)$$

или

$$q(t, \bar{r}) = \int v(t, \bar{X}, \bar{r}, \bar{r}') N(t, \bar{X}, \bar{r}') d\bar{X} d\bar{r}', \quad (2)$$

где u и v — некоторые функции, выбираемые из содержательных соображений.

Основания для введения таких параметров и примеры приведены в [1—3].

Закон развития индивидуального растения с учетом процессов конкуренции задается в виде системы уравнений

$$\dot{x}_i = f_i(t, \bar{X}, g, q) \quad (3)$$

(параметров вида (1) и (2) может быть несколько).

При заданной плотности вероятности гибели растения $\alpha(t, \bar{X})$ функция $N(t, \bar{X}, \bar{r})$ удовлетворяет уравнению

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \sum_{i=1}^n \frac{\partial N f_i}{\partial x_i} = -\alpha N \quad (4)$$

с начальным условием $N(0, \bar{X}, \bar{r}) = N_0(\bar{X}, \bar{r})$.

Уравнения (1)–(4) представляют собой общую схему моделирования фитоценоза.

В дальнейшем мы будем иметь дело только с параметром вида (1); пространственная переменная \bar{r} будет фиксирована и поэтому всюду опускается. Кроме того, единственной переменной, описывающей дерево, будет высота H , при этом $H = f(t, H, g(t))$.

Результаты, полученные в [2], (см. формула 17), могут быть представлены следующим образом.

Рассмотрим функцию $H(t, H^0)$, характеризующую собой высоту дерева в момент t при условии, что в начальный момент времени оно имело высоту H^0 .

Пусть G — множество всех возможных значений величины H^0 , $N_0(H^0)$ — количество деревьев на единичной площади, имевших в начальный момент времени высоту H^0 .

Тогда параметр $g(t)$ записывается в виде

$$g(t) = \int_G u(t, H(t, H^0)) N_0(H^0) \exp\left(-\int_0^t \alpha(s, H(s, H^0)) ds\right) dH^0, \quad (5)$$

а функция $H(t, H^0)$ удовлетворяет уравнению

$$\frac{\partial H(t, H^0)}{\partial t} = f(t, H(t, H^0), g(t)), \quad (6)$$

$$H(0, H^0) = H^0 \quad \text{при } H^0 \in G.$$

Заметим, что в соотношениях (5), (6) уже не входит неизвестная функция $N(t, H)$.

Пусть теперь множество G начальных значений высот конечно, $G = \{H_1^0, \dots, H_m^0\}$. Это предположение естественно для многоярусного древостоя, когда m равно числу ярусов. С другой стороны, для одноярусного древостоя непрерывное начальное распределение $N_0(H)$ может быть аппроксимировано дискретным.

Обозначим N_k число деревьев, имеющих в начальный момент времени высоту H_k^0 , т. е. $N_k = N_0(H_k^0)$. Тогда начальное распределение имеет вид

$$N_0(H) = \sum_{k=1}^m N_k \delta(H - H_k^0),$$

где $\delta(x)$ — δ -функция Дирака.

Обозначим для краткости $H_k(t) = H(t, H_k^0)$. Тогда из формулы (5) получаем

$$g(t) = \sum_{k=1}^m u(t, H_k) \cdot N_k \exp\left(-\int_0^t \alpha(s, H_k(s)) ds\right), \quad (7)$$

а уравнение (6) сведется к системе уравнений

$$\dot{H}_k = f\left(t, H_k, \sum_{i=1}^m N_i u(t, H_i) \exp\left(-\int_0^t \alpha(s, H_i(s)) ds\right)\right), \quad (8)$$

$$H_k(0) = H_k^0, \quad k = 1, \dots, m$$

Отметим важное следствие формулы (7). Введем обозначения: $n(t)$ — общее число растений в фитоценозе (на единичном участке) в момент t , $n_k(t)$ — число тех растений в момент t , которые в начальный момент времени имели высоту H_k^0 . Тогда

$$n_k(t) = N_k \exp\left(-\int_0^t \alpha(s, H_k(s)) ds\right), \quad (9)$$

$$n(t) = \sum_{k=1}^m N_k \exp\left(-\int_0^t \alpha(s, H_k(s)) ds\right) = \sum_{k=1}^m n_k(t). \quad (10)$$

И уравнения (7), (8) записываются в более простом виде

$$g(t) = \sum_{k=1}^m u(t, H_k) n_k(t), \quad (11)$$

$$\dot{H}_k = f\left(t, H_k, \sum_{i=1}^m n_i(t) u(t, H_i)\right), \quad (12)$$

$$H_k(0) = H_k^0, \quad k = 1, \dots, m.$$

Таким образом, если начальное распределение $N_0(H)$ было сосредоточено в m точках, то вместо одного уравнения, описывающего изменение высоты H , нужно перейти к системе из m уравнений (11). В общем случае, когда растение описывается n переменными, нужно перейти от системы (3) к соответствующей системе из $n \times m$ уравнений.

КОНКУРЕНЦИЯ ЗА СВЕТ В ДРЕВОСТОЕ

Перейдем теперь к построению конкретной модели. Обозначим $s(H, z)$ — плотность распределения листовой поверхности дерева высоты H на уровне z , $S(H, z)$ — суммарная поверхность листьев, расположенных от вершины дерева высотой H до высоты z , $S(H)$ — полная листовая поверхность. Очевидно,

$$S(H, z) = \int_z^H s(H, h) dh; \quad S(H) = \int_0^H s(H, h) dh.$$

Суммарная листовая поверхность леса (на единичном участке) от верхней границы кроны дерева до высоты z , очевидно, равна

$$L(z, t) = \int_0^{H_{\max}} N(x, t) S(x, z) dx,$$

где H_{\max} — максимально возможная высота деревьев (формально можно считать $H_{\max} = \infty$).

Обозначим $Q(z, t)$ — интенсивность суммарной солнечной радиации на высоте z в момент t , $Q_0(t)$ — интенсивность радиации над растительным пологом. Если предположить, что относительное ослабление солнечной радиации в элементарном горизонтальном слое растительного покрова пропорционально его плотности в этом слое и что свет падает вертикально, то общее количество энергии, полученное деревом высоты H в момент t , равно, как показано в [1]:

$$\begin{aligned} E(H, t) &= \int_0^H s(H, z) Q(z, t) dz = \int_0^H s(H, z) Q_0(t) \exp(-kL(z, t)) dz = \\ &= Q_0(t) \int_0^H s(H, z) \exp\left(-k \int_0^{H_{\max}} N(t, x) s(x, z) dx\right) dz, \end{aligned}$$

где

$$k = \text{const.}$$

Если начальное распределение $N(0, H)$ сосредоточено в m точках, т. е. $N(0, H) = \sum_{k=1}^m N_k \delta(H - H_k^0)$; то, согласно формуле (11), выражение для $E(H, t)$ может быть записано в виде

$$E(H, t) = Q_0(t) \int_0^H s(H, z) \exp\left(-k \sum_{i=1}^m n_i(t) S(H_i, z)\right) dz. \quad (13)$$

Формула (13), определяющая энергию, получаемую отдельным деревом в древостое (или отдельным растением в фитоценозе), представляет собой самостоятельный блок, который может быть использован в любой модели роста индивидуального растения, содержащей параметры, связанные с поступлением энергии. Применим его к простейшей модели роста дерева, предложенной И. А. Полетаевым [4].

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Как отмечалось в работе [1], в предположении, что биомасса M и листовая поверхность S дерева связаны с высотой соотношениями $M \sim H^3$, $S \sim H^2$, уравнение И. А. Полетаева может быть записано в виде

$$\dot{H} = \frac{aE}{H^2} - BH^2, \quad (14)$$

где E — энергия, получаемая деревом, a, B — постоянные.

Согласно формулам (12) и (13), модель роста деревьев, конкурирующих за свет в древостое, в предположении, что начальное распределение деревьев по высоте сосредоточено в m точках, записывается в виде

$$\begin{aligned} \dot{H}_k &= \frac{aQ_0(t)}{H_k^2} \int_0^{H_k} s(H_k, z) \exp\left(-k \sum_{i=1}^m n_i(t) S(H_i, z)\right) dz - BH_k^2, \\ H_k(0) &= H_k^0, \quad k = 1, \dots, m. \end{aligned} \quad (15)$$

В дальнейшем величина светового потока над растительным пологом предполагается постоянной и равной Q_0 . Заметим, что по смыслу величины $s(H, z)$ при $z > H$ имеем $s(H, z) = 0$. Поэтому, обозначив $aQ_0 = A$, $kn_i(t) = p_i(t)$, систему (15) запишем в виде

$$\begin{aligned} \dot{H}_k &= \frac{A}{H_k^2} \int_0^{H_k} s(H_k, z) \exp\left(-\sum_{i=1}^m p_i(t) s(H_i, z)\right) dz - BH_k^2, \\ H_k(0) &= H_k^0, \quad k = 1, \dots, m. \end{aligned} \quad (16)$$

Полученная модель является непосредственным обобщением уравнения (8) работы [2], полученного в предположении «локальной однородности» древостоя.

Действительно, пусть в начальный момент все деревья имели одинаковую высоту. Тогда и в последующие моменты времени высота их будет одинаковой; обозначив $p(t) = \sum_{i=1}^m p_i(t)$, для всех k запишем

$$\begin{aligned} \int_0^{H_k} s(H_k, z) \exp\left(-\sum_{i=1}^m p_i(t) S(H_i, z)\right) dz &= \int_0^{H_k} s(H_k, z) \exp(-p(t) S(H_k, z)) dz = \\ &= \frac{1}{p(t)} (1 - e^{-p(t) S(H_k)}) \end{aligned}$$

и в предположении $S(H) \sim H^2$ получим уравнение

$$\dot{H} = \frac{A}{p(t) H^2} (1 - e^{-p(t) H^2}) - BH^2, \quad (17)$$

что совпадает с уравнением (8) работы [2].

Смысл коэффициентов этого уравнения, а также характер зависимости B от A и от максимально возможной высоты дерева H_{\max} обсуждалась в [1, 2].

Характерной особенностью уравнения (17) является то, что в нем высота дерева не зависит от распределения по его высоте листовой поверхности, т. е. от «формы дерева».

Для модели (16) это уже не так, и, выбирая различные функции $s(H, z)$, мы получим разные системы уравнения. Приведем некоторые примеры. Всюду далее предлагается $s(H, z) = 0$ при $z > H$.

1) $s(H_i, z) = \sigma H_i Q_i = \text{const}$. Плотность листьев считается зависящей только от общей высоты дерева.

2) $s(H_i, z) = 2\sigma_i z$. Плотность листьев увеличивается к вершине дерева.

3) $s(H_i, z) = 2\sigma_i(H - z)$. Плотность листьев падает к вершине дерева.

Подставляя ту или иную функцию плотности в уравнение (16), получим конкретные модели роста. Например, при $m=2$ и $s(H, z) = \sigma H$

$$E(t, H_i) = Q_0 \int_0^{H_i} \sigma_i H_i \exp(-p_1(t) H_1 (H_1 - z)^+ - p_2(t) (H_2 - z)^+ dz \quad \text{и}$$

$$H_i = \frac{A}{H_1(p_1(t) H_1 + p_2(t) H_2)} e^{-p_1(t) H_1^2 - p_2(t) H_2^2} (e^{\min(H_1, H_2)(p_1(t) H_1 + p_2(t) H_2)} - 1) +$$

$$+ \frac{e^{-p_1(t) H_1^2}}{p_1(t) H_1^2} (e^{p_1(t) H_1^2} - e^{p_1(t) H_1 H_2})^+ - B H_i^2. \quad (18)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ С МОДЕЛЬЮ

С помощью модели (16) рассматривались следующие задачи. Первая состояла в построении модели роста многоярусного одновидового древостоя. В расчетах использовались данные по двухъярусным древостоям. Вторая задача заключалась в изучении последствий отказа от предположения о «локальной однородности» древостоя. Точнее, начальное распределение деревьев по высотам предполагалось либо нормальным, либо равномерным со средним, совпадающим с начальной высотой в соответствующей таблице хода роста. При проведении вычислений использовалась аппроксимация этих распределений.

Таким образом, рассматривалась система уравнений вида (16). Для полученных решений $H_i(t), \dots, H_m(t)$ рассматривалось среднее значение

$$H(t) = (\sum N_k \cdot H_k(t) / \sum N_k) \quad (19)$$

и проводилось сравнение этой величины с табличными значениями высоты деревьев.

Задача заключалась в выборе дисперсии начального распределения высот деревьев в древостое — в случае подчинения его закону нормального распределения, либо шага — для равномерного распределения, с тем, чтобы минимизировать отклонение средней расчетной высоты дерева (19) от его табличных значений.

В качестве примера приведем результаты расчетов по таблице хода роста дубовых посадок (15), табл. 64). В качестве единицы времени был взят год, единицы длины — 10 м, численность на единичном участке полагалась равной численности на 1 га с коэффициентом 10^{-4} .

Расчет хода роста главной и подчиненной частей древостоя в возрасте от 10 до 110 лет проводился по модели (16) с двумя уравнениями.

Для функций плотности $s_i(H, z) = \sigma_i H$, $i = 1, 2$ при $A = 0,1$ и коэффициентами σ_i такими, что $k\sigma_1 = 0,224$ для подчиненного яруса и $k\sigma_2 = 1,9$ для основного яруса. Среднеквадратичное отклонение расчетных высот от табличных для подчиненного яруса составило 4,17% и для основного — 2,1%. Близкий результат получен при прогнозировании высоты дерева с помощью функции $s_i(H, z) = 2\sigma_i(H - z)$. Значительно большие отклонения табличных величин от расчетных получены при использовании функции $s_i(H, z) = 2\sigma_i z$.

Расчет хода роста основного и второго ярусов в возрасте от 50 до 160 лет при $s_i(H, z) = \sigma_i H$, $A = 0,098$, $k\sigma_1 = 0,13$ и $k\sigma_2 = 1,9$ показал, что среднеквадратичные отклонения соответственно составляют 2,3 и 5,7%. Близкие значения среднеквадратичных отклонений получены для функций $s_i(H, z) = 2\sigma_i(H - z)$.

При решении второй задачи использовалась дискретная аппроксимация начального распределения по высотам 19 точками (число 19 не принципиально и выбрано по техническим соображениям). Модель, таким образом, состояла из 19 уравнений вида (16). Параметры $p_i(t)$, а следовательно, и $p(t) = \sum p_i(t)$ при этом считались постоянными. Причины этого заключаются в том, что, хотя из таблицы хода роста дерева известно изменение со временем величины $p(t)$, пропорциональ-

ной численности; трудно привести обоснованные количественные предположения о том, как должны изменяться отдельные слагаемые $p_i(t)$ при столь простой исходной модели роста индивидуального дерева, как (14). Принципиальная возможность ввести такие предположения обсуждалась в [2].

Если величина p считается постоянной, то, как отмечалось в [1], ее значение может интерпретироваться как характеристика густоты насаждения. В частности, для главного яруса, (см. табл. 64 в [5]) высота дерева при решении уравнения (17) максимально отклоняется от табличных значений высот на 3,22%, $p = 0,36$. Это значение $p = \sum p_i$ было взято и при решении обсуждаемой задачи.

Следует уточнить, что понимается под дискретной аппроксимацией начального распределения параметра. Естественно выбрать в качестве

среднего значения начальной высоты $H^0 = \left(\sum_{i=1}^{19} H_i^0 / 19 \right)$ табличное значение высоты в начальный момент времени. Обозначим $\Delta H_i^0 = H_{i+1}^0 - H_i^0$; предполагается, что $\Delta H_i^0 = \Delta H^0$ не зависит от i .

Таким образом, $H_i^0 = H^0 + (i-10)\Delta H^0$. Начальная высота принимает значение H_i^0 с вероятностью p_i/p . В случае равномерного распределения все p_i считаются равными. При нормальном распределении величины p_i определяются равенствами

$$p_i = \frac{a}{D} \exp\left(-\frac{(H_i^0 - H^0)^2}{2D^2}\right),$$

где D — дисперсия распределения, a — нормирующий множитель.

В численных экспериментах значения коэффициентов A и B были взяты теми же, что были получены для уравнений в предположении «локальной однородности» леса (см. [1]).

Если начальное распределение деревьев равномерно, то наилучшее совпадение расчетных и табличных высот (максимальное отклонение 3,18%, среднее 0,3%, среднеквадратичное 1,72%) получается при значении $\Delta H^0 = 0,012$, т. е. 12 см. Таким образом, минимальная и максимальная высота дерева в начальный момент времени отличается от средней примерно на 1 м.

При нормальном начальном распределении высот деревьев в древостое возникают два крайних случая — очень большая и очень малая дисперсия. В первом случае мы получаем практически равномерное распределение деревьев, во втором — распределение, сосредоточенное в одной точке («локальная однородность»). Максимальное отклонение расчетных значений высот от табличных весьма близко — 3,17 и 3,2% соответственно. При других значениях дисперсии отклонение отличается от указанных величин не более чем на 0,5—0,1%, что явно превосходит точность экспериментальных данных.

Таким образом, отказ от предположения «локальной однородности» древостоя не обеспечивает более точного совпадения расчетных и экспериментальных значений высот. Отчасти это объясняется тем, что данные, приведенные в таблицах хода роста, уже представляют собой усредненные величины. Вероятно, модель типа (16) окажется более эффективной по сравнению с моделью (17) при изучении роста древостоев, для которых известна более детальная структура распределения высот в различные моменты времени.

Приведенные выше примеры расчетов хода роста двухъярусных древостоев и сравнение их с табличными данными указывают на состоятельность модели, но не дают существенно новой информации. Однако, имея удовлетворительную модель и проводя с ней численные эксперименты, можно получать информацию, которую невозможно извлечь из таблиц хода роста деревьев.

В качестве условного примера рассмотрим рост елового древостоя ([6], табл. 20).

Расчет по уравнению (17) дал максимальное отклонение высоты деревьев — 2,92%, среднее квадратичное отклонение 1,9% при $A = 0,05$, $B = 0,003$ и коэффициенте $k\sigma = 10^{-3}$.

Предположим, что в некоторый момент времени, например $T = 60$ лет, в древостое возникает второй ярус, рост которого определяется теми же параметрами, что и рост основного яруса, а начальная высота дерева равна высоте основного яруса в 20 лет. Как отразится это условие на росте основного и второго ярусов?

Рассматривалось два варианта: в первом — численности обоих ярусов брались из таблицы хода их роста, во втором — численности были уменьшены вдвое.

В первом варианте ход роста основного яруса практически не изменился, второй ярус в возрасте 40—50 лет отстал в росте от основного в том же возрасте на 5—7%, но в возрасте 100—120 лет только на 2—3%. Во втором варианте в возрасте деревьев 80—100 лет высота основного яруса увеличилась на 5—6%, а второй ярус отставал в росте от основного в том же возрасте на 3—4%. Аналогичные эксперименты были проведены с другими значениями высот и видами деревьев, например с березой (см. [6], табл. 67).

Институт математики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
1/IX 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Карев Г. П. Математическая модель роста в светолимитированных древостоях. — Журн. общ. биол., 1982, № 2.
2. Карев Г. П. Математическая модель конкуренции за свет в изреживающихся светолимитированных древостоях. — Журн. общ. биол. (В печати).
3. Карев Г. П., Тресков С. А. Краевые эффекты в моделях растительных ценозов. Препринт. Новосибирск, 1981.
4. Полетаев И. А. О математических моделях элементарных процессов в биогеоценозах. — В кн.: Проблемы кибернетики. Вып. 16. М., 1966.
5. Молчанов А. А. Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М., 1964.
6. Козловский В. Б., Павлов В. М. Ход роста основных лесобразующих пород СССР. (Справочник). М., 1967.

G. P. Karev

MATHEMATICAL MODEL OF GROWTH IN MANY-TIER STANDS OF TREES

Constructed in the article is the model of growth, under competition for light conditions, in many-tier stands of trees taking self-thinning into account. Considered is the influence of the initial distribution of trees according to their height. Numerical experiments with the model gave satisfactory coincidence of the model's equations' solution with experimental data.

By means of the obtained solutions the author made calculations of trees' growing up with the help of various table of growth. The mean square error of the calculated data from the experimental ones did not exceed 3—5%. Shown are some possibilities of model approach to the forecast of growth of many-tier forest.

УДК 582.998(235.22)

В. М. ХАНМИНЧУН, И. М. КРАСНОБОРОВ

НОВЫЙ ВИД РОДА SAUSSUREA DC. (ASTERACEAE) ИЗ АЛТАЕ-САЯНСКОЙ ПРОВИНЦИИ

Во время экспедиционных исследований на горном массиве Монгул-Тайга в Юго-Западной Туве среди крупных курумников нами были собраны растения с кочанообразным соцветием. Не возникало сомнений, что это *Saussurea involucrata* (Kar. et Kir.) Sch. Bip. (рис. 1). Однако

Рис. 1. *Saussurea orgaadayi* V. Khan. et Krasnob.



при определении вида и после просмотра материала в гербарии БИНа выяснилось, что наши образцы отличаются от типа *S. involucrata* (Kar. et Kir.) Sch. Bip. по ряду важных признаков. Изучение гербарных сборов по роду *Saussurea* DC. показало, что эти растения распространены на хребтах Чихачева, Чулышманском и в Северной Монголии. У нас нет сомнения, что это новый вид для науки. Присваиваем ему видовой эпитет *orgaadayi*. Оргаадай — тувинское народное название этого священного в Туве растения, с ним связано множество легенд. В народе Оргаадай отождествляли с понятием «человек-растение», местные жители называют его «жешенем».

Saussurea orgaadayi V. Khan. et Krasnob. sp. nova. Planta perennis 40—60 cm alta. Radix palaris; prope collum ad 2 cm in diam; collo radicali philyraceo, residuis petalorum foliorum anni praecedentis integris vel vix partitis taeniiformibus ad 1,2 cm latis dense vestito. Planta tota glandulis breviter stipitatis tecta. Caulis inanis 1,5 (2) cm in diam., costatus; per totam longitudinem parce, in inflorescentia densius pilosus, pilis longis (4—6 mm) albis intricatis, promore dense foliosus. Folia radicalia et caulina inferiora sessilia, semiamplexicaulia, ad basin sensim angustata, triente superiore latissima, apice acuta vel obtusata, coriacea, lanceolata, marginibus deorsum revolutis, 12—14 cm longa, 1,5—3,5 cm lata, nervo medio distincto stramineo, inferne ad 2,5 mm crasso; coriacea, utrinque ob glandulas nitidas sparsas scabriuscula, secus nervos longe pilosa, margine irregulariter grosse serrato-dentata, dentibus cartilagineo-acuminatis; caulina superiora pallide cremeo-membranacea vel virescenti-alba, sensim acutata, ad 15 cm longa et 3—4 cm lata, inflorescentiam sesqui-duplo superantia, plana; suprema, inflorescentiae approximata subnavicularia, margine sinuato-serrato-dentata, dentibus attenuatis. Inflorescentia foliis sibi inoicem approximatis suffulta, in rosulam quasi immersa, alabastro caput brassicae in mentem revocante, sub anthesi capitata, densa, 7—10 cm in diam., calathidiis 20—32. Calathidia pilis intricatis albis longis tecta, 1,5—2 cm in diam., pedicellis brevibus (8—12 mm longis), 4—6 mm crassis, pilosis, bracteis ad 3 cm longis. Involucri quadriseriati phylla lanceolata, 1,5—2 cm longa, triente inferiore 1,5—2 mm lata; exteriora basi fusca, supra medium nigra, interiora basi citrina, triente superiore fusco-nigra. Receptaculum alveolatum, marginibus paleaceis, alveolis processibus aciculiformibus dispersis ad 1,5 mm longis munitum. Corollae sordide violaceae, 1,6 cm longae, tubi parte angusta 0,8 cm longa, parte vero dilatata (laciniis limbi inclusis) 0,7 cm longa. Antherae appendicibus ciliatis. Pappus duplex, setis exterioribus paucis, plumuloso-scabris, fragilibus, 2—3,5 mm longis, interioribus longe plumosis 1,2—1,4 cm longis. Achenia 0,6 cm longa, brunnea, glabra, costata, ad costas minute tuberculata vel non tuberculata (teste A. A. Krasnikovio 2n = 32, 32 + 1B).

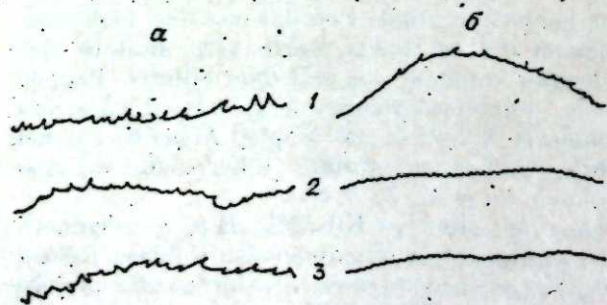
Affinitas: Species *S. involucratae* (Kar. et Kir.) Sch. Bip. e subgenere *Amphilaena* (Stschegl.) Lipsch. affinis est, a quatenus caule dense folioso ad 60 cm alto, collo radicali philyraceo (nec stuposo), inflorescentia majore (calathidiis 20—32), partibus floris majoribus, foliis inflorescentiam cin-

gentibus lanceolatis, caulinis mediis inferioribusque margine irregulariter grosse serrato-dentatis consimilibus differt.

Typus: RSSA Tuva, distr. Mongun-Taigaensis, massivum montium Mongun-Taiga, in fluxu superiore fl. Kara-Buldyr (affluxionis fl. Schara-Choragai), 2600 m. s. m., ad declive boreali-orientale, inter lapidosa-schistosa 27/VII 1980, V. Chanminczun, Ju. Poley, I. I. Krasnoborov. In herbario Horti Botanici Sibiriae Centralis (NS) conservatur. Isotypus in herbario Instituti Botanici nomine V. L. Komarovij (LE) conservatur.

Saussurea orgaadayi V. Khan, et Krasnob sp. nova. Многолетнее. Высота 40—60 см. Корень стержневой, у корневой шейки он до 2 см в диаметре. Корневая шейка мочалистая — густо одета цельными или едва расчлененными остатками черешков прошлогодних листьев в виде лент до 1,2 см шириной. Все растение покрыто железками на коротких ножках. Стебель полый 1,5 (2) см в диаметре, ребристый, опушенный по всей длине слабо, в соцветии более густо длинными (4—6 мм) белыми спутанными волосками, обычно густо облиственный. Прикорневые и нижние стеблевые листья сидячие, полустеблеобъемлющие, постепенно суженные к основанию, наиболее широкие в верхней трети листа, на верхушке острые или притупленные, кожистые, ланцетные с загнутыми вниз краями, длиной 12—14 см и шириной 1,5—3,5 см, с ясной, соломенного цвета средней жилкой шириной в нижней части до 2,5 мм; кожистые, с обеих сторон слегка шероховатые от рассеянных блестящих железок, по жилкам опушенные длинными волосками, по краю неправильно крупнопильчато-зубчатые, зубчики с хрящеватым острием (рис. 2). Верхние стеблевые листья светло-кремовые — перепончатые или зеленовато-белые, постепенно заостренные; длиной до 15 см и шириной 3—4 см в 1,5—2 раза превышают соцветие, плоские. Верхние листья, примыкающие к соцветию, слегка лодочковидные, по краю выемчато-пильчато-зубчатые, зубцы оттянутые (см. рис. 2). Листья под соцветием сближены между собой, поэтому оно как бы погружено в розетку и в фазе бутонов напоминает кочан. Развитое соцветие густое, головчатое с 20—32 корзинками. Диаметр соцветия 7—10 см. Корзинки (1,5—2 см в диаметре) опушены длинными белыми спутанными волосками на коротких (8—12 мм), толстых (4—6 мм), опушенных цветоножках, с прицветниками длиной до 3 см. Обертка четырехрядная, листочки ее ланцетные, 1,5—2 см длиной, в нижней трети 1,5—2 мм шириной. Наружные листочки у основания бурые, в верхней половине черные, внутренние листочки у основания лимонно-желтые, в верхней трети буро-черные. Цветоложе ячеистое, с пленчатыми краями в ячейках, с редкими игловидными выростами до 1,5 мм длиной. Венчики грязно-фиолетовые, их длина 1,6 см. Длина узкой части трубки 0,8 см, расширенной части с долями отгиба — 0,7 см. Придатки пыльников реснитчатые. Хохолок двойной, наружные щетинки его малочисленные мелкоперисто-шероховатые, ломкие, длиной 2—3,5 мм, внутренние — длинноперистые (1,2—1,4 см). Семянки длиной 0,6 см, коричневые, голые, ребристые, по ребрам, мелкобугорчатые или ровные (по данным А. А. Красникова $2n = 32, 32 + 1B$).

Родство: Вид близок монгольско-среднеазиатскому *S. involucrata* (Kar. et Kir.) Sch. Bip. из подрода *Amphilaena* (Stschegl.) Lipsch., от



которого отличается густо облиственным стеблем (высота до 60 см); мочалистой (не паклевидной) корневой шейкой; более

Рис. 2. Край листовых пластинок *Saussurea orgaadayi* (а) и *S. involucrata* (б). 1, 2, 3 — верхний, средний и нижний листья.

крупным соцветием с 20—32 корзинками; большими размерами деталей цветка. Ланцетные листья, окружающие соцветие, мало отличаются от стеблевых, средние и нижние листья имеют неправильно крупнопильчато-зубчатые края.

Тип: Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский район; горный массив Монгун-Тайга, верховье р. Кара-Бельдыр (приток р. Шара-Хорагай), высота 2600 м над ур. м., северо-восточный склон, среди курумов, 27/VII 1980, В. Ханминчун, Ю. Полев, И. И. Красноборов. Хранится в Новосибирске в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада (NS); изотип в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова в Ленинграде (LE).

Паратипы (paratypi): Тувинская АССР, горный массив Монгун-Тайга, верховье р. Джарс (приток р. Моген-Бурен), высота 2500 м над ур. м., северный склон, среди курумов, 7/VIII 1980, М. Данилов, П. Эннс (NS); там же, долина р. Толайты, высота 2450 м над ур. м., курум на восточном склоне, 1/VIII 1980, они же (NS); Монголия Северная, склоны перевала Шазагайн-Субурга, 22/VII 1898, legit. E. Klementz; Зап. Монголия, Бан-Семберю, местн. Хасапча, 8/VII 1911, К. Юрганова (TK); Монголия, Северн. Сайлюгем (хр. Чихачева), перевал Бугузун, гольцы, 5/VIII 1928, В. Баранов (TK); Монголия, Юго-Западный Хангай, Отхон-Таэнгра, скалы, 15/VII 1929, Е. В. Козлова (LE); МНР, Монгольский Алтай, верховье г. Буяичну, Чигиртей-гол, в 12 км выше озера, северный склон Чигиртей-Ула (против Шинрийн-Ула), 2600—2500 м над ур. м., молодой лиственничник по распадку от снежника, 4/VII 1971, № 581, В. И. Грубов, Н. Улзийхутаг, Ш. Даргла (LE). Алтай хр. Чихачева, VIII 1966, Ю. Никифоров (TK), там же, щебнисто-каменистый склон, 29/VII 1973, он же (TK); Алтайский заповедник, южная часть Чудышманского хребта, восточный склон, курумник, 15/VII 1977, Н. Золотухин, О. Козлова, Н. Ревушкина (TK); Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, окрестности оз. Суму-Холь, VII 1971, М. Г. Исаченко (TK); там же, Монгун-Тайгинский р-н, северный мега-склон г. Монгун-Тайга, каменная тундра 15—17/VIII 1976, А. С. Ревушкин, Т. В. Жигальцова, В. В. Хлопов (TK).

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию 23/VIII 1983

V. M. Khanminchun, I. M. Krasnoborov

NEW SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* DC. (ASTERACEAE) FROM ALTAI-SAJAN PROVINCE

It is given descriptions new species of the genus *Saussurea* DC. finding in the mountain Altai-Sajan province.

УДК 581.9(571.5)

М. Г. АЗОВСКИЙ

НОВЫЕ НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ В ПРИБАЙКАЛЬЕ

При исследовании водоемов, расположенных на территории Северного и Северо-Восточного Прибайкалья, в 1980—1982 гг. были сделаны флористические находки шести редких для Восточной Сибири видов высших водных растений. Новые местонахождения редких видов растений выявлены в озерах Северо-Байкальского, Баргузинского и Курумканского районов Бурятской АССР по долинам рек Грамны, Фролихи и Баргузин.

Сборы хранятся в гербарии Сибирского института физиологии и биохимии растений (Иркутск).

1. *Isoetes setacea* Lam. — *I. echinospora* Dur. — полунитчатый щетиноквидный. В Прибайкалье известен из следующих пунктов: оз. Фролиха, Верхнеангарский сор на Байкале, истоки р. Окускан — левого притока р. Мулкан, оз. Кичерское, водоемы, расположенные в верховьях р. Кичеры, оз. Куперма [1—4].

Наши находки в Гранитских озерах уточняют распространение этого вида в Северном Прибайкалье.

Северо-Байкальский р-н, окр. пос. Гоуджокит, долина р. Грамны, оз. Верхняя Грамна, 25/VIII 1980; оз. Нижняя Грамна, 25/VIII 1980.

Обнаружено еще одно изолированное местонахождение в бассейне р. Баргузин.

Курумканский р-н, верховья р. Баргузин, 1453 м над ур. м., оз. Амут, близ выхода р. Амут из озера, 22/VIII 1982.

2. *Caulinia flexilis* Willd. — *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt — каулиния гибкая. Находки в Восточной Сибири немногочисленны и приурочены в основном к Байкальской котловине: маломорское побережье Байкала (мыс. Ядыртуй, залив Мухор), р. Томпуда [5], залив Чивыркуйский [3], Верхнеангарский сор (по сборам Г. Т. Граниной и автора), оз. Кичерское, Верхняя Ангара у впадения р. Дзелинды [2], оз. Иркана [6]. Кроме того, каулиния отмечена в Ивано-Арахлейских озерах [7] и близ оз. Белое море в Мульской котловине [3].

Наше местонахождение дополняет ранее известные находки в бассейне оз. Байкал.

Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, окр. пос. Баргузин, оз. Поляночное, северо-восточная часть водоема, 20/VII 1981; 17/VII 1982.

3. *Subularia aquatica* L. — шильник водяной. В пределах Восточной Сибири произрастает только в Прибайкалье: оз. Фролиха, мыс Мужикан на Байкале, оз. Верхне-Кичерские и Куперма [3, 4, 8].

Наши находки сделаны в водоемах, расположенных между указанными пунктами.

Северо-Байкальский р-н, окр. пос. Гоуджокит, долина р. Грамны, оз. Верхняя Грамна, 25/VIII 1980; оз. Нижняя Грамна, 25/VIII 1980.

Отметим еще одно местонахождение шильника.

Северо-Байкальский р-н, долина р. Кичеры, оз. Сикили, 2/IX 1980.

4. *Tillaea aquatica* L. — тиллея водяная. Для Восточной Сибири указывается только из двух районов — бухта Малая Коса на Байкале [9] и устье Кичеры [4]. Новая находка тиллеи обнаружена на северо-восточном побережье Байкала.

Северо-Байкальский р-н, оз. Фролиха, залив в северо-западной части водоема, близ выхода р. Фролихи из озера, 12/VIII 1981.

К Байкальской котловине также приурочены еще два местонахождения. Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, окр. пос. Баргузин, у северной оконечности оз. Тулутинского, 27/VI 1981; оз. Поляночное, северо-восточная часть водоема, 20/VII 1981.

5. *Elatine hydropiper* L. — повойничек водноперечный. Ближайшие сборы известны из северной части Байкала — оз. Сикили [2] и устье Кичеры [4].

Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, окр. пос. Баргузин, оз. Тулутинское, 25/VI 1981; оз. Поляночное, 20/VII 1981; окр. п. Душелан, оз. Джидакан, 18/VI 1981; оз. Карпушиноское, 18/VI 1981.

6. *Limosella aquatica* L. — лужайник водяной. Отмечено лишь немного находок в Восточной Сибири. Ближайшие из них указываются для южного побережья оз. Байкал [5].

Баргузинский р-н, долина р. Баргузин, окр. пос. Баргузин, оз. Поляночное, северо-восточная часть водоема, 20/VII 1981; оз. Тулутинское, северная часть водоема, 27/VI 1981.

Большинство наших находок редких видов водных растений было сделано в водоемах Баргузинской долины, флора которых до сих пор

почти не изучена. Гербаризации здесь водных растений, не говоря уже о геоботаническом исследовании водоемов, весьма препятствует летнее половодье р. Баргузин, затрудняющее обнаружить не только небольшие по размерам редкие виды, но и некоторые довольно обычные виды растений. Поэтому наши находки редких видов водных растений в долине р. Баргузин являются, скорее всего, далеко не полными, и, по-видимому, тщательное обследование здесь водной флоры позволит не только уточнить ареалы многих видов растений, редко отмечаемых в Восточной Сибири, но и выявить новые для этого региона виды.

Лимнологический институт СО АН СССР,
пос. Листвянка

Поступила в редакцию
1/VII 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Попов М. Г. Находка шильника (*Subularia*) в Прибайкалье. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 1.
2. Иванова М. М. Новые и редкие виды во флоре Верхнеангарской долины. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 12.
3. Паутова В. И., Галимуллин М. Г. О находках редких для Восточной Сибири видов высших водных растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7.
4. Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8.
5. Флора Центральной Сибири. Т. 1, 2. Новосибирск, 1979.
6. Гранина Г. Т. Высшая водная растительность озера Иркана. — В кн.: Озера Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск, 1981.
7. Дуленова Б. И., Владимиров З. Ф. Новые и редкие для Забайкалья виды гидрофитов. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 8.
8. Попов М. Г., Бусик В. В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М. — Л., 1966.
9. Егорова Т. В., Силиванский В. И. Флористические находки в Северо-Западном Прибайкалье. — В кн.: Новости систем высших растений, № 6. Л., 1970.

M. G. Asovsky

NEW FINDINGS OF RARE SPECIES OF WATER PLANTS IN BAIKAL REGION

The new findings in northern and north-eastern part of Baikal region are indicated for six rare species of water plants in East Siberia: *Isoetes setacea*, *Caulinia flexilis*, *Subularia aquatica*, *Tillaea aquatica*, *Elatine hydropiper*, *Limosella aquatica*.

УДК 581.9(571.53)

A. A. КИСЕЛЕВА

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ КАЗАЧИНСКО-ЛЕНСКОГО РАЙОНА ИРКУТСКОЙ ОБЛАСТИ

В 1982 г. ботанический отряд Сибирского института физиологии и биохимии растений Сибирского отделения АН СССР (г. Иркутск) проводил обследование флоры на территории западного участка Байкало-Амурской магистрали. Флористическими сборами охвачены окрестности следующих населенных пунктов: Конец-Луг, Казачинское, Ключи и Магистральный. В полевой работе принимали участие студенты-практиканты Н. Р. Будаева и Т. Н. Токмакова. В результате обработки собранных материалов, использования литературных данных [1—4], а также просмотра гербарной коллекции, собранной в 1978 г. сотрудником лаборатории экспериментальной экологии СИФИБРа С. Г. Шульгиным в окрестностях с. Казачинского и прилегающей к нему территории, обна-

ружены новые для Казачинско-Ленского района в целом виды высших растений. Все они встречаются крайне редко или редко.

Ниже приводится аннотированный список флористических находок, хранящихся в Гербарии СИФИБР. Образцы собственных сборов автора цитируются без указания коллектора и даты сбора.

Список составлен в алфавитном порядке латинских наименований растений.

1. *Anthemis tinctoria* L. subsp. *subtinctoria* (Dobrocz.) Soo: Евросибирское растение; к востоку от р. Енисей встречается довольно редко. Ближайшим местом сбора в пределах Центральной Сибири является Нижнеилымский район и р. Лена [1].

Долина р. Киренги, с. Конец-Луг, обочина дороги, 14/VIII, С. Шульгин.

2. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) V. Fedtsch. Азиатско-американский вид, редко встречающийся в северных районах Иркутской области. Места сбора — р. Туба Нижнеилымского и р. Мина Усть-Илымского районов [1].

Долина Киренги, с. Казачинское, урочище Ватальное, заросли кустарников, 5/VII, С. Шульгин.

3. *Butomus umbellatus* Dewey. Водный вид северного полушария. Очень редко встречается на севере Центральной Сибири, ближайшее место сбора — р. Лена [2].

Долина Киренги, с. Казачинское, берег старицы.

4. *Carex disperma* Dewey. Имеет циркумполярное распространение. В Сибири редок. Ближайшее местонахождение в Центральной Сибири — р. Лена [1].

Долина Киренги, на пути между пунктами с. Казачинское и пос. Магистральный, закустаренное болото.

5. *Contaurea cyanus* L. Евразийское сорное растение. Прежние немногочисленные сборы известны для центральной части крайнего юга Центральной Сибири.

Долина Киренги, с. Казачинское, посевы 25/VII, С. Шульгин.

6. *C. scabiosa* L. Евросибирский вид. Известен также из немногих пунктов южной территории Центральной Сибири; одно местонахождение вида приводится для ее северной части — Качугский район [2].

Долина Киренги, с. Казачинское, урочище Ватальное, у дороги, 30/VII, С. Шульгин.

7. *Conioselinum longifolium* Turcz. Преимущественно южносибирский вид. Редок. Единственное местонахождение на севере Иркутской области — Катагский район [2].

Долина р. Мина (правого притока Киренги), в 15 км от устья, песчаные наносы по руслу.

8. *Dactylis glomerata* L. Евразийский вид, редко встречающийся к востоку от р. Енисей. Известен для северных предгорий Восточного Саяна и юго-восточного побережья Байкала [1, 3].

Долина Киренги, пос. Магистральный, насыпь железной дороги.

9. *Juncus brachyspathus* Maxim. Североазиатское растение. Крайне редко встречается в Центральной Сибири: р. Чера Киренского района, р. Нерча, Шилка Юго-Восточного Забайкалья [1] и Верхнеангарская долина [4].

Долина Киренги, с. Казачинское, заболоченный берег озера.

10. *Lemna minor* L. Циркумполярный вид. Редко встречается на севере Иркутской области: Киренский и Катагский районы [2].

Долина Киренги, пос. Магистральный, болото.

11. *Limosella aquatica* L. Циркумполярный вид. К востоку от Енисея встречается редко. Ближайшее местонахождение — Нижнеилымский район [1].

Долина Киренги, с. Казачинское, Ключи, илистые берега озера.

12. *Medicago sativa* L. Имеет циркумполярное распространение. Указывается только для юга Центральной Сибири.

Долина Киренги, с. Казачинское, луг.

13. *Picris davurica* Fischer. Данный азиатский вид встречается в южных районах Центральной Сибири. Обнаружен на севере — Лена, ниже г. Киренска [2].

Долина Киренги, с. Казачинское, залежь.

14. *Potentilla chrysantha* Trev. Евразийский вид, довольно редко встречающийся в Центральной Сибири. Ближайшее местонахождение — о-в Марковский на Лене [1].

Долина Киренги, с. Казачинское, луг, 25/VII, С. Шульгин; с. Ключи, остров на р. Киренга, щебистый берег.

15. *Rumex maritimus* L. Евразийский вид. Редок на севере Центральной Сибири, где отмечен в следующих районах: Качугский [1], Катагский [2] и Верхнеангарская долина [4].

Долина Киренги, с. Казачинское, заболоченный берег озера.

16. *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb) Ohwi. Этот азиатский вид отмечен в Качугском районе [2] и в Верхнеангарской долине [4]. Эти районы являются северным пределом его распространения.

Долина Киренги, с. Казачинское, задернованная осыпь.

17. *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link. Циркумполярный вид. Редок в Вост. Сибири. Ближайшее местонахождение — р. Лена, с. Тутура [1].

Долина Киренги, с. Казачинское, топкий берег старицы.

18. *Senecio congestus* (R. Br.) DC. Циркумполярное растение, довольно редко встречающееся в Центральной Сибири. Ближайшие местонахождения: Качугский и Катагский районы [2], Верхнеангарская долина [4].

Долина Киренги, пос. Магистральный, берег водоема.

19. *Sonchus asper* (L.) Hill. Данный циркумполярный вид известен из двух местонахождений в пределах Центральной Сибири: р. Лена, с. Тутура и Усть-Баргузин на северо-восточном побережье Байкала [1].

Долина Киренги, с. Карнаухово, огород, 15/VII, С. Шульгин.

20. *Spiraea alpina* Pallas. Встречается в горах Сибири и Монголии. Очень редок на севере Иркутской области, где отмечен для Качугского района [2].

Долина Киренги, пос. Магистральный, закустаренное болото.

21. *Thalictrum baicalense* Turcz. ex. Ledeb. Восточноазиатский вид. Редок на севере Иркутской области — Киренский район [2].

Долина Киренги, с. Казачинское, березовое редколесье, 20/VII, С. Шульгин.

22. *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. Преимущественно европейский вид. Очень редко встречается в предсаянской части Центральной Сибири [1]. Приводятся и северные местонахождения: Киренский и Катагский районы [2].

Долина Киренги, с. Казачинское, у дороги, 29/VII, С. Шульгин; пос. Магистральный, насыпь железной дороги.

23. *Typha latifolia* L. Имеет циркумполярное распространение. В пределах севера Иркутской области известны сборы в районе р. Лена [1, 2].

Долина Киренги, с. Казачинское, берег озера.

24. *T. laxmannii* Lereschin. Евразийский вид. В Центральной Сибири встречается к востоку от Байкала.

Долина Киренги, с. Казачинское, берег озера.

25. *Urtica cannabina* L. Имеет азиатское распространение. Для северной территории Иркутской области отмечен только в Качугском районе [2].

Долина Киренги, с. Ключи, пастбище; там же, опушка леса, 30/VIII, С. Шульгин.

26. *U. urens* L. Евразийский сорный вид. В Центральной Сибири довольно редок; известен лишь для Восточного Прибайкалья.

Долина Киренги, с. Казачинское, у жилья, 1/IX, С. Шульгин.

Сибирский институт физиологии
и биологии растений СО АН СССР, Иркутск

Поступила в редакцию
29/II 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора Центральной Сибири. Т. 1—2. Новосибирск, 1979.
2. Водоньянова Н. С. Материалы к флоре бассейна Киренги и верховьев Нижней Тунгуски.— В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978.
3. Киселева А. А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна.— Изв. СО АН СССР, 1981, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.
4. Иванова М. М. Флора Верхнеангарской долины.— В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978.

A. A. Kiseleva

ADDITIONS TO THE FLORA OF KAZACHINKS-LENSKY DISTRICT IN IRKUTSK REGION

An annotated list of 26 species of higher vascular plants which earlier have been unknown for the mentioned region is given.

УДК 581.1

В. К. ВОЙНИКОВ, А. М. КОРЗУН

ТЕМПЕРАТУРА ТКАНЕЙ ПОБЕГОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ХОЛОДОВОМ ШОКЕ

Холодовый шок вызывает у митохондрий растений и животных значительное разобщение процессов окисления и фосфорилирования [1—3]. Подобные изменения в функциональной активности митохондрий приводят к тому, что эти органеллы становятся источником тепла и повышают температуру охлаждаемого организма животных [2, 3]. Отмечена также возможность повышения температуры тканей генеративных органов растений при цветении [4]. Можно предположить, что при холодовом шоке растений разобщение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях приведет к генерации тепла этими органеллами. Учитывая отсутствие в литературе таких данных, мы предприняли попытку проследить за изменением температуры в тканях холодостойких растений при низкотемпературном шоке.

МЕТОДИКА

В работе были использованы надземные части (колеоптили вместе с первым зародышевым листом) 2,5-суточных этиолированных проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L., сорт Альбидум II). Проростки выращивали на влажной фильтровальной бумаге в термостате при 26°C. Опытный растительный материал охлаждали в течение 1 ч в контролируемых условиях при температуре от 20 до -4°C (холодовый шок). Ингибирование фосфолипазы-А₂ осуществляли прокаинном (40 мМ) [5], который инфильтрировали в ткани побегов перед холодовым шоком. Таким образом, для температурного шока брали два типа тканей: без анестетика и после введения прокаина в ткань.

Температуру тканей побегов при холодовом шоке регистрировали с помощью термометры медь-константа (диаметр проволоки 0,1 мм), подключенной к входу высокочувствительного самопишущего потенциометра EZ-7 (ЧССР). Измерения проводили следующим образом: 5 г побегов проростков помещали в небольшой бумажный контейнер такого объема, что ткань занимала в нем все внутреннее пространство. Контейнер загружали растительным материалом при 20°C и помещали в холодильную камеру с температурой -4°C. Затем через небольшое отверстие в контейнер быстро вводили «горячий» снай термометра. Температуру «холодного снай» в продолжение опыта поддерживали постоянной.

В течение 1 ч регистрировали изменение температуры в контейнере с растительным материалом. Затем образец ткани извлекали из контейнера, помещали на несколько минут в горячую воду для того, чтобы остановить все метаболические процессы в клетках, т. е. убить ткань. После этого с поверхности побегов с помощью фильтровальной бумаги убирали лишнюю влагу и снова в течение 1 ч регистрировали изменение температуры «убитого» образца ткани при охлаждении от 20 до -4°C. Таким образом, с одного и того же образца ткани получали две кривые изменения температуры при охлаждении растения: в первом случае ткань была живой, во втором — не живой.

Полученные кривые были проверены на экспоненциальную зависимость. Для этого строили графики зависимости $\ln(T_t + 4)^\circ$ от t , где T_t — температура в данный момент времени, t — время (мин). Постоянную времени процесса теплообмена (τ) для каждой кривой определяли по формуле $T_t = T_0 \exp(-t/\tau)$, где T_0 — температура в начале измерения (20°C). Затем для убитых, живых и инфильтрированных прокаинном тканей побегов рассчитывали среднее (из трех повторностей) значение $\tau_{\text{ср}}$. По $\tau_{\text{ср}}$ были построены «средние» кривые изменения температуры охлаждаемого образца ткани и определена зависимость разницы температуры между живыми и убитыми образцами ткани (ΔT) от времени и температуры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения температуры тканей побегов при холодовом шоке представлены на рис. 1. Во всех случаях установлена прямая зависимость $\ln(T_t + 4)^\circ$ от времени (t) и экспоненциальный характер зависимости изменения температуры ткани побегов во времени. Следовательно, растительные образцы во время измерения температуры находились в регулярном температурном режиме, и условия их теплообмена не менялись. «Средние» кривые изменения температуры исследованных образцов представлены на рис. 2. Оказалось, что в течение первых 30 мин температура живых побегов, помещенных в условия холодового шока, была выше 0°C и на 7—10° выше температуры сравнимого (убитого) образца (рис. 3). Если растительные ткани предварительно были инфильтрированы ингибитором фосфолипазы-А₂ (прокаином), то при холодовом шоке их температура снижалась значительно быстрее (см. рис. 2), а разница температур между живым и убитым образцом была меньше, чем при охлаждении ткани без прокаина (см. рис. 3).

Теплопродукцию живых тканей обычно регистрируют при помощи микрокалориметров. В тех случаях, когда целям исследования может удовлетворить регистрация качественного эффекта их теплопродукции, ограничиваются измерением температуры образца. Поэтому в нашем опыте термогенез тканей побегов оценивали по изменению температуры образцов, подвергнутых холодовому шоку.

Известно, что скорость изменения температуры образца ткани зависит от его теплоемкости, теплопроводности, теплопродукции и от конвекции воздуха в окружающем пространстве. Для того чтобы оценить зависимость скорости изменения температуры образца ткани от теплопродукции, проводили контрольные измерения с неживой тканью. Поскольку для этой цели был взят один и тот же образец (сначала живой, а затем убитый) и при измерениях он находился в одних и тех же условиях теплоотдачи, конвекционная составляющая и составляющие, зависящие от теплопроводности и теплоемкости, не должны изменяться. Различия же в температуре образца живой и убитой ткани объясняются только разной их теплопродукцией. Следовательно, отмеченная нами более высокая температура живой ткани обусловлена ее теплопродукцией.

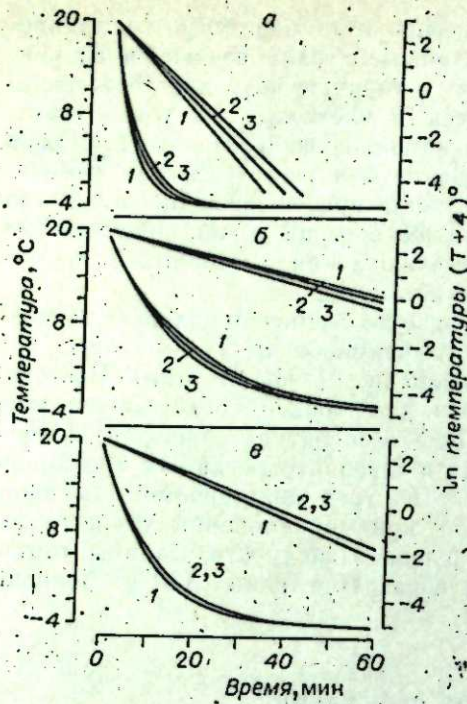


Рис. 1. Изменения температуры побегов при холодном шоке: а) погибшие побеги ($\tau_1 = 4,3$ мин; $\tau_2 = 4,8$ мин; $\tau_3 = 5,4$ мин); б) живые побеги ($\tau_1 = 18,8$ мин; $\tau_2 = 17,0$ мин); в) побеги, профильтрованные прокаинам ($\tau_1 = 11,4$ мин; $\tau_2 = 11,7$ мин; $\tau_3 = 11,7$ мин). 1, 2, 3 — повторности опыта.

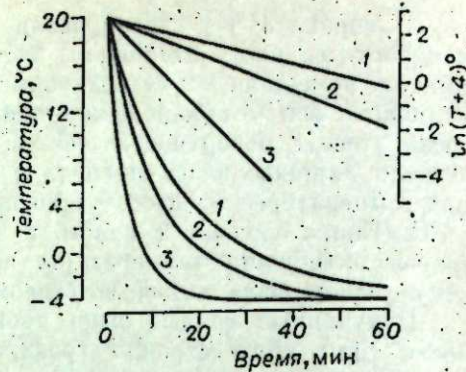


Рис. 2. Влияние прокаина на температуру побегов проростков озимой пшеницы при холодном шоке. 1 — без прокаина ($\tau_{ср} = 18,0 \pm 0,5$ мин), 2 — с прокаинам ($\tau_{ср} = 11,6 \pm 0,2$ мин), 3 — погибшие побеги ($\tau_{ср} = 4,8 \pm 0,3$ мин).

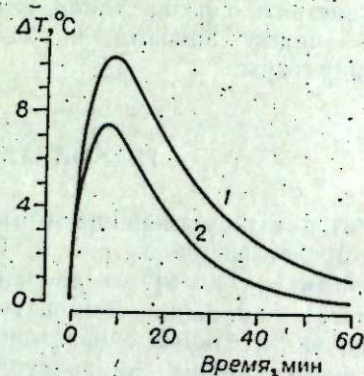


Рис. 3. Изменение разницы температуры (ΔT) в течение холодного шока. ΔT (°C) = T_t (живых побегов) - T_t (погибших побегов). 1 — без прокаина, 2 — с прокаинам.

Известно, что основные энергетические процессы в клетках локализованы в митохондриях. Вероятно, генерирование тепла тканями побегов при холодном шоке связано с функционированием этих органелл. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о возможности генерации тепла митохондриями животных при охлаждении [2, 3] и органеллами растений при цветении [4]. Следует заметить, что разобщение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях рассматривается как механизм, приводящий к генерации тепла этими органеллами [2]. При этом доказывается (у животных) [2] или предполагается (у растений) [4, 6], что в качестве эндогенного разобщающего агента выступают свободные жирные кислоты.

Результаты, полученные в данной работе при использовании прокаина, подтверждают предположение о том, что термогенез тканей побегов озимой пшеницы реализуется через генерацию тепла митохондриями, окисление и фосфорилирование в которых разобщено свободными жирными кислотами. Дело в том, что фосфолипаза- A_2 , локализованная в митохондриальных мембранах и катализирующая превращение фосфолипидов в соответствующие лизопродные, вызывает нарушение структуры мембран и повышает в клетках количество свободных жирных кислот [4, 5, 7]. При холодном шоке вследствие активности этого фермента происходит накопление в клетках количества свободных жирных кислот [1]. Если фермент блокировать с помощью, например, прокаина, то увеличения количества свободных жирных кислот не произойдет и сопряженность процессов окисления и фосфорилирования в органеллах сохранится. Это приведет к тому, что митохондрии будут

генерировать тепло в меньшей степени, чем в отсутствие прокаина. Следовательно, при введении в ткань прокаина меньшая теплопродукция митохондрий должна привести к более быстрому снижению температуры побегов при холодном шоке. Именно это влияние прокаина доказано данной работой.

Полученные результаты и имеющиеся в литературе сведения позволяют предполагать, что эффект генерации тепла митохондриями имеет, видимо, широкое распространение не только среди животных, но и растительных организмов. Он может иметь физиологическое значение в регуляции термогенеза растений в критических температурных ситуациях или в такие ответственные моменты развития, как цветение [4].

Таким образом, при холодном шоке в тканях побегов зимостойкой озимой пшеницы имеет место теплопродукция, что обеспечивает в течение некоторого времени поддержание температуры побегов на более высоком уровне, чем в окружающей среде.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР, Иркутск

Поступила в редакцию 15/VII 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Войников В. К., Лузова Г. Б., Лемзяков В. П. Действие холода на количество свободных жирных кислот и активность митохондрий у озимой ржи. — Физиол. растений, 1981, т. 28, № 1.
2. Скулачев В. П. Трансформация энергии в биомембранах. М., 1972.
3. Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптации к холоду. Новосибирск, 1975.
4. Wilson R. H., Smith B. N. Uncoupling of Sauromatum spadix mitochondria as a mechanism of thermogenesis. — Z. Pflanzenphysiol., 1971, t. 65S.
5. Scherphor G. L., Scarpa A., Toorenbergen A. The effect of local anesthetics on the hydrolysis of free and membrane-bound phospholipids catalysed by various phospholipases. — Biochim. Biophys. Acta, 1972, v. 270.
6. Baddley S. M., Hanson J. R. Uncoupling of energy-linked functions of corn mitochondria by linoleic acid and monomethyldecenylsuccinic acid. — Plant Physiol., 1967, v. 42.
7. Scarpa A., Lindsay J. G. Maintenance of energy-linked functions in rat liver mitochondria aged in the presence of nupercaine. — Eur. J. Biochem., 1972, v. 27.

V. K. Voynikov, A. M. Korzun

THE TEMPERATURE OF WINTER WHEAT SEEDLING TISSUES UNDER COLD SHOCK

The thermogenesis in the tissues of winter — hardy wheat seedlings under cold shock (-4°C , 1 h) was studied, temperature variation in the tissues being registered. The temperature variation of the seedlings was shown to depend on time and to be of an exponential character when the plant materials were transferred from 20° to -4°C . The temperature of the seedlings was found to be above 0°C during the initial 30 min of the cold shock. The temperature decreased, when phospholipase A_2 was inhibited by procaine. The heat production in winter wheat seedlings under the cold shock is suggested to result from the changes in mitochondrial oxidative processes as affected by free fatty acids.

УДК 634.017 : 582.623.2

В. Т. БАКУЛИН

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЦЫ ТЕТРАПЛОИДНЫХ ФОРМ ТОПОЛЯ

Литературные данные по изучению жизнеспособности пыльцы у видов рода *Populus* L. немногочисленны и посвящены в основном исследованию пыльцы диплоидных растений. В процессе определения

жизнеспособности пыльцы важное значение придавалось поиску лучшей среды для прорастания пыльцы и особенно — оптимальной концентрации раствора сахарозы, являющегося основным компонентом питательной смеси. Некоторые исследователи [1, 2] пришли к выводу, что пыльца тополя наиболее успешно прорастает в 20—30%-ных растворах сахарозы, по сообщению же других авторов — в 10%-ном растворе [3—5].

Н. F. Lichte [6] добавлял к 20%-ному раствору сахарозы незначительную примесь борной кислоты (0,001%), что оказывало положительное влияние на прорастание пыльцы *P. canescens* и *P. tremula*. По сообщению других исследователей, внесение борной кислоты (0,001—0,003%) в состав питательной смеси стимулирует прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок многих видов растений [7, 8]. В. Sekowski приводит перечень веществ, добавление которых к питательному раствору (в количестве 0,1 г на 100 см³ воды) оказывает ингибирующее или стимулирующее действие на прорастание пыльцы древесных растений; в том числе и тополя. К числу стимуляторов отнесены сульфатуанидин, борная кислота, смесь сульфата цинка с борной кислотой, нитрат натрия и некоторые другие вещества [5].

Пыльцу тополя обычно получают в теплице или в лабораторных условиях на срезанных ветвях. П. П. Бессчетнов установил, что жизнеспособность пыльцы тополя зависит от срока заготовки ветвей. Она увеличивается по мере приближения времени заготовки ветвей и сбора пыльцы к весне, т. е. к окончанию периода физиологического покоя растений [9].

Изучена фертильность пыльцы у спонтанно возникших триплоидных форм *P. tremula*, *P. alba* и *P. canescens*. Выявлено, что пыльцевые зерна триплоидных растений крупнее, чем у диплоидов, и обладают более высокой фертильностью [10—13].

Задачей данного исследования предусматривалось изучить величину пыльцевых зерен и жизнеспособность пыльцы у экспериментально полученных тетраплоидных форм тополя Со с целью выявления возможности использования их в селекционном процессе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование пыльцы проводилось в 1982—1983 гг. Объектами служили 12—13-летние тетраплоиды, полученные с помощью колхицина в 1969—1971 гг. [14—16] и вступившие к настоящему времени в пору цветения: *P. alba* (9/1)*, *P. laurifolia* (6/9), *P. balsamifera* × *P. suaveolens* (12/3), *P. nigra* × *P. pyramidalis* (16/4), *P. laurifolia* × *P. pyramidalis* (18/4).

В качестве контроля использована пыльца исходных диплоидных форм. Пыльца получена в лабораторных условиях на срезанных ветвях, поставленных в сосуды с водой. Ветки с генеративными почками срезали в конце апреля на южной стороне средней части кроны. Диаметр пыльцевых зерен измеряли на препаратах, окрашенных ацетокармином. У каждого изучаемого растения было измерено по 100 зерен. Объем окрашенных пыльцевых зерен вычислен по формуле $V = \frac{1}{6} \pi \cdot D^3$. Окрашивание пыльцы ацетокармином позволило выявить число дефективных и выполненных зерен.

Жизнеспособность свежесобранной пыльцы изучали путем проращивания ее на искусственных питательных средах с учетом методических рекомендаций И. Н. Голубинского [8]. Питательные смеси состояли из следующих компонентов: водного раствора сахарозы различной концентрации (10, 20, 30%), агар—агара 1% и борной кислоты H₂BO₃ (0,003%). В качестве камер для проращивания пыльцы использованы стерильные чашки Петри, диаметром 5—6 см. На дно чашки наливали

* В скобках указан номер дерева.

тонким слоем дистиллированную воду и помещали свежие, сочные рыльца пестичных цветков тополя того же вида (гибрида), пыльца которого подвергалась проращиванию. На внутреннюю сторону крышки наносили питательную смесь по 4 капли, диаметром 6—7 мм. После посева пыльцы крышку переворачивали вниз каплями и накрывали ею нижнюю чашку. Таким способом на период прорастания пыльцы в камере была создана и хорошо сохранялась влажная атмосфера, насыщенная фитонцидными испарениями женских цветков. После посева пыльцы чашки Петри накрывали белой фильтровальной бумагой и оставляли в лаборатории при температуре 20—22°C в условиях рассеянного света.

Изучение препаратов проводилось через 24 ч после посева. Средний процент проросших пыльцевых зерен определялся из 25—30 подсчетов по каждому варианту питательной среды. К числу проросших относили те пыльцевые зерна, длина трубок которых превышает диаметр пыльцевого зерна в 2 раза и более. Длина трубок измерялась окулярмикроскопом в пятидесятикратной повторности. Полученные данные обработаны методом вариационной статистики [17]. Энергия прорастания пыльцы (ЭПП) вычислялась по формуле, предложенной Я. Г. Оголовец [18]:

$$\text{ЭПП} = \frac{J \cdot P}{L} \%,$$

где *J* — средняя длина пыльцевых трубок, *P* — процент прорастания пыльцы, *L* — длина наибольшей пыльцевой трубки. В необходимых случаях пыльцу фотографировали, используя микрофотоустановку МФН-11 и микроскоп МБР-3.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее отмечалось, что индуцированные тетраплоиды тополя вступают в пору цветения в более позднем возрасте, чем диплоиды [16]. Причем, у некоторых полиплоидов мужского пола цветение происходит не ежегодно и не обильно. Так, у *P. suaveolens* (9/10), впервые зацветшего в 10-летнем возрасте и сформировавшего всего несколько соцветий, в последующие три года цветения не наблюдалось. Весьма низкое количество пыльцы дают соцветия *P. laurifolia* × *P. balsamifera* (17/3). Среди полиплоидов мужского пола *P. alba* (9/2) оказался полностью стерильным: в период цветения (в данном случае всегда обильного) пыльники преждевременно увядают и опадают, не выделив пыльцы. Эти особи не представляют практического интереса как исходный материал для гибридизации.

Другие растения тетраплоидного типа характеризуются довольно стабильным цветением и продуцируют жизнеспособную пыльцу. Они формируют более крупные пыльцевые зерна, чем диплоиды. Измерения

Таблица 1
Диаметр и объем пыльцевых зерен диплоидных и тетраплоидных форм тополя

Название растений	Номер дерева	2n	Диаметр пыльцевых зерен			Объем пыльцевых зерен	
			мкм	%	f	мкм ³	%
<i>P. alba</i>	9/12	38	28,1±0,3	100	9,94	11617,6	100
	9/1	76	33,9±0,5	120,6		20398,5	175,6
<i>P. laurifolia</i>	5/1	38	29,9±0,3	100	12,07	13996,3	100
	6/9	76	38,0±0,6	127,1		28731,0	205,3
<i>P. laurifolia</i> × <i>P. pyramidalis</i>	18/38	38	28,4±0,3	100	12,20	11993,7	100
	18/4	76	34,5±0,4	121,5		21500,9	179,3
<i>P. nigra</i> × <i>P. pyramidalis</i>	16/12	38	28,1±0,3	100	10,40	11617,6	100
	16/4	76	33,3±0,4	118,5		19334,5	166,4
<i>P. balsamifera</i> × <i>P. suaveolens</i>	12/5	38	29,0±0,3	100	11,32	13579,2	100
	12/3	76	36,2±0,5	122,3		24838,5	182,9

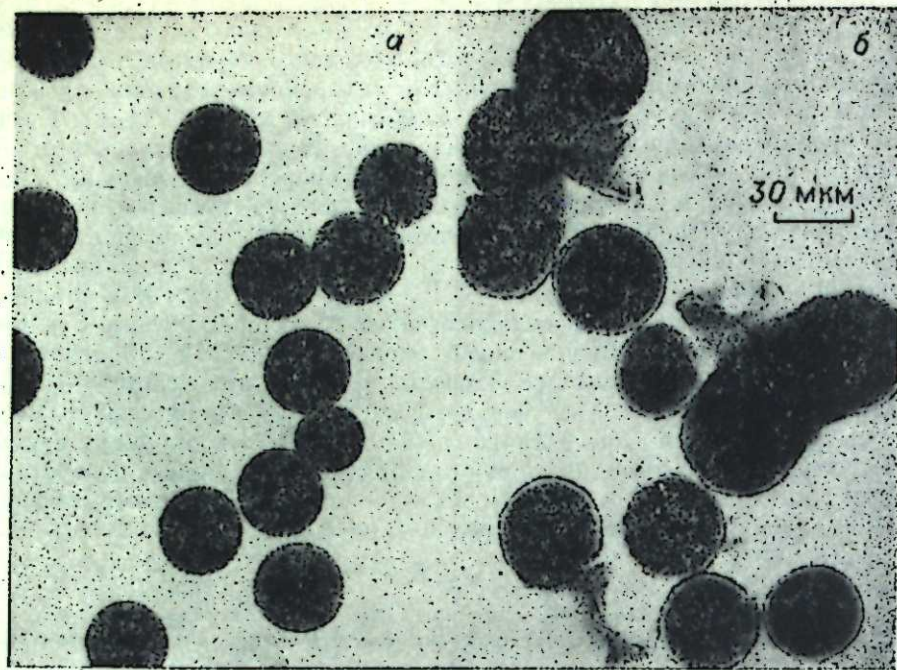


Рис. 1. Пыльцевые зерна диплоидного (а) и тетраплоидного (б) растений *P. laurifolia* Ledeb.

показали, что средний диаметр пыльцевых зерен у экспериментальных растений колеблется от 33,3 мкм у *P. nigra* × *P. pyramidalis* (16/4) до 38,0 мкм у *P. laurifolia* (6/9), что на 18,5—27,1% больше среднего диаметра зерен исходных диплоидов (табл. 1). Кроме того, пыльцевые зерна полиплоидных форм более вариабельны по размеру, чем исходных диплоидов (рис. 1). Диаметр наиболее крупных пыльцевых зерен полиплоидов достигает 52 и даже 58 мкм, тогда как у диплоидов — 37—40 мкм. Объем средних по размеру пыльцевых зерен полиплоидных форм в 1,7—2,0 раза больше, чем у диплоидов.

Выполненность пыльцы, определенная путем окрашивания ее ацетокармином, у контрольных растений достигает 85,4—95,5%, а у тетраплоидов — значительно ниже — 66,3—79,1% (табл. 2).

Следует отметить, что выполненность пыльцевых зерен вовсе не свидетельствует о способности их к прорастанию. Пыльца, потерявшая способность к прорастанию, например, в результате неправильного ее хранения, не становится от этого abortивной (лишенной содержимого) и успешно окрашивается красителями. Относительно точно реальная

Таблица 2

Выполненность пыльцевых зерен диплоидных и тетраплоидных форм тополя

Название растений	Номер дерева	2n	Просмотрено пыльцевых зерен	% выполненных
<i>P. alba</i>	9/12	38	1115	95,5
	9/1	76	1358	71,2
<i>P. laurifolia</i>	5/1	38	1065	93,2
	6/9	76	1182	79,1
<i>P. laurifolia</i> × <i>P. pyramidalis</i>	18/38	38	1268	85,4
	18/4	76	1323	66,3
<i>P. nigra</i> × <i>P. pyramidalis</i>	16/12	38	1062	88,6
	16/4	76	1054	73,5
<i>P. balsamifera</i> × <i>P. suaveolens</i>	12/5	38	1201	90,0
	12/3	76	1246	76,1

жизнеспособность пыльцы может быть выявлена только в результате проращивания ее на рыльцах пестичных цветков или на искусственных питательных средах.

Пыльца исследуемых видов и форм тополя проросла во всех вариантах питательной среды, однако процент проросших зерен в разных концентрациях раствора сахарозы оказался различным. Наибольшее число зерен проросло в 20%-ном растворе. Наименьшее число проросших зерен и наименьшая длина пыльцевых трубок обнаружены в 30%-ном растворе сахарозы, который мало пригоден для сравнительного анализа качества пыльцы.

Исследования показали, что жизнеспособность пыльцы полиплоидных форм значительно ниже, чем жизнеспособность пыльцы диплоидных растений (табл. 3). Так, если у диплоидов среднее число проросших пыльцевых зерен колеблется в пределах 58,6—70,3%, то у полиплоидов этот показатель примерно в 2 раза меньше (28,1—34,3%). Во всех образцах пыльцы мелкие пыльцевые зерна проросли очень редко. Проросшие зерна были в основном из числа зерен среднего диаметра и более крупных.

Наиболее длинные трубки отрастали у пыльцевых зерен диплоидных растений. Например, у гибрида *P. nigra* × *P. pyramidalis* (16/12) средняя длина их составила 1949,6 мкм, а максимальная — 3798 мкм, у *P. balsamifera* × *P. suaveolens* (12/5) — соответственно 1821,8 и 3544,8 мкм, у *P. alba* — 1683,8 и 3165 мкм. Необходимо отметить, что по литературным данным длина пыльцевых трубок у *P. alba* значительно меньше: 515 мкм [3] и даже 300 мкм [5]. В проведенном мною эксперименте успешному росту пыльцевых трубок *P. alba*, очевидно, способствовало несколько факторов: для проращивания была использована только свежая пыльца; в питательный раствор была добавлена борная кислота, стимулирующая рост пыльцевых трубок; благотворное действие оказывали также фитонцидные выделения свежих рылец пестиков, помещенных во влажную камеру с проращиваемой пыльцой.

У проросших пыльцевых зерен полиплоидных растений трубки в среднем более короткие, чем в контроле, однако различия по этому показателю между полиплоидными и диплоидными растениями, менее значительны, чем по проценту проросших зерен. У исследуемых видов и форм тополя пыльцевые трубки не ветвятся, т. е. не образуют боковых отростков (рис. 2). Диаметр их изменчив, но в основном зависит от диаметра пыльцевого зерна. Отношение диаметра проросшего пыльцевого зерна к диаметру пыльцевой трубки у пыльцы диплоидных растений в среднем равно 1:0,24, а у пыльцы тетраплоидных растений —

Таблица 3

Результаты проращивания пыльцы тополя на искусственной питательной среде (20%-ный раствор сахарозы с добавлением агар-агара 1% и борной кислоты 0,003%)

Название растений	Номер дерева	2n	Количество проросших зерен, %	t	Длина пыльцевых трубок, мкм	t	Макс. длина пыльцевых трубок, мкм	ЭПП, %
<i>P. alba</i>	9/12	38	70,3 ± 1,7	18,7	1683,8 ± 96,2	2,6	3165,0	37,4
	9/1	76	30,2 ± 1,3		1367,3 ± 75,9		2405,4	17,2
<i>P. laurifolia</i>	5/1	38	67,2 ± 1,9	14,3	1671,1 ± 93,5	3,1	3101,7	36,2
	6/9	76	34,3 ± 1,3		1310,3 ± 69,6		2278,8	19,7
<i>P. laurifolia</i> × <i>P. Pyramidalis</i>	18/38	38	58,6 ± 1,7	14,2	1633,1 ± 89,0	3,2	3038,4	31,5
	18/4	76	28,1 ± 1,3		1279,9 ± 65,1		2532,0	14,2
<i>P. nigra</i> × <i>P. pyramidalis</i>	16/12	38	61,4 ± 1,6	13,7	1949,6 ± 101,6	3,2	3798,0	31,5
	16/4	76	32,2 ± 1,4		1519,2 ± 85,1		3063,7	15,5
<i>P. balsamifera</i> × <i>P. suaveolens</i>	12/5	38	65,7 ± 1,7	14,6	1821,8 ± 97,7	3,0	3544,8	33,8
	12/3	76	33,6 ± 1,4		1443,2 ± 77,8		2848,5	17,0

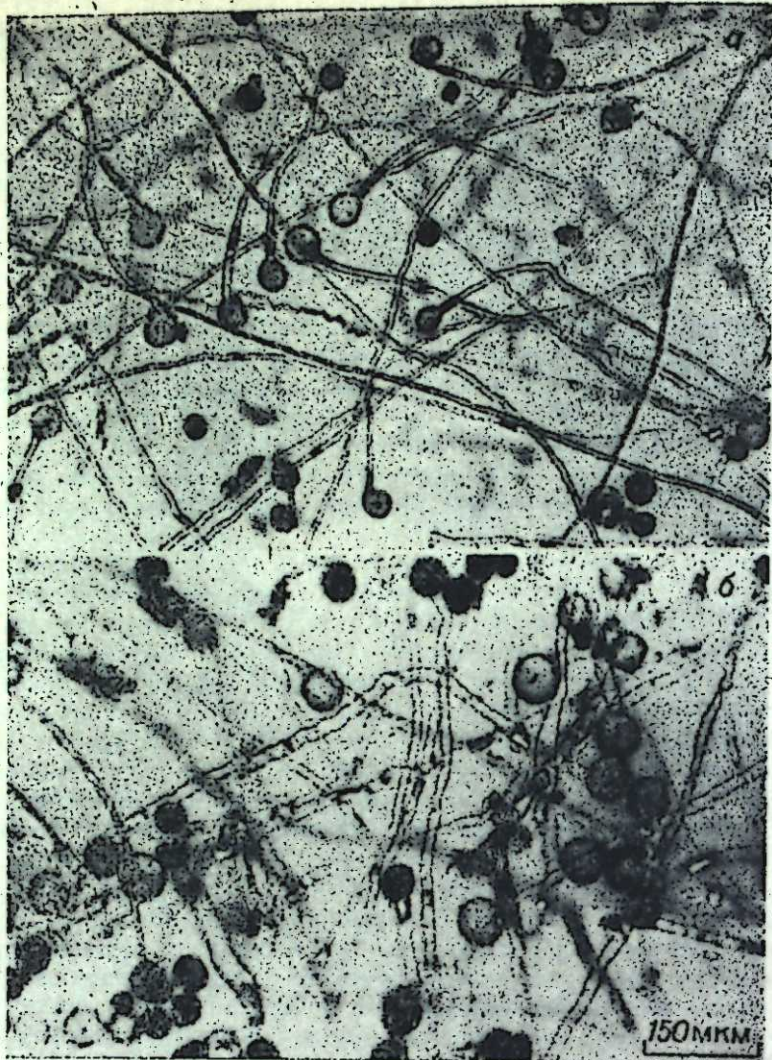


Рис. 2. Проросшие пыльцевые зерна диплоидного (а) и тетраплоидного (б) растений *P. laurifolia* Ledeb.

1:0,29. У некоторых очень крупных пыльцевых зерен наблюдалось аномальное развитие трубок: неравномерная толщина со вздутиями.

Энергия прорастания пыльцы у полиплоидов оказалась приблизительно в 2 раза ниже, чем у диплоидов.

ВЫВОДЫ

1. Индуцированные тетраплоиды тополя Со характеризуются неодинаковой фертильностью. Наибольший интерес для селекционной работы представляют особи, которые ежегодно цветут и продуцируют пыльцу.

2. Пыльцевые зерна тетраплоидных растений по объему в среднем в 1,7—2,0 раза крупнее пыльцевых зерен исходных диплоидов, но характеризуются меньшей выполненностью.

3. Жизнеспособность пыльцы экспериментальных растений, определенная по числу проросших зерен (28,1—34,3%), в 2 раза ниже, чем у контрольных растений, но вполне достаточна для использования ее с целью гибридизации.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/X 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Богданов П. Л. О способах хранения пыльцы древесных пород в связи с селекцией.— Советская ботаника, 1935, № 1.
2. Нестерович Н. Д., Кравченко Л. В. Жизнеспособность и хранение пыльцы лиственных древесных интродуцентов.— В кн.: Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев, 1982.
3. Устинова Е. П. К физиологии прорастания пыльцы лиственных древесных пород.— ДАН СССР, 1951, т. 80, № 3.
4. Klachn F. U., Neu R. L. Hardwood Pollen Study.— Silv. Genet., 1960, t. 9, N 2.
5. Sekowski B. Wplyw roznych substancji na kielkowanie in vitro ziarn pyłku drzew i krzewów.— Roczniki Wyzszej Szkoły Rolniczej w Poznaniu. Poznan, 1967, t. 34, N 8.
6. Lichte H. F. Uber die Physiologie von Angiospermen — pollen und ihre Bedeutung für die Pflanzenzüchtung.— Angew. Bot., 1957, t. 31.
7. Magassy L. A. Adatok a diploid és tetraploid cukerrépák pollenéletéhez.— Növénytermelés. Budapest, 1962, v. 11, N 2.
8. Голубицкий П. П. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974.
9. Бессчетнов П. П. Принципы селекции тополей методом гибридизации. Автореф. докт. дис. Алма-Ата, 1969.
10. Muntzing A. The chromosomes of a giant *Populus tremula*.— Hereditas, 1936, v. 21, N 2-3.
11. Tométorp G. The chromosome numbers of two new giant *Populus tremula*.— Bot. Not., 1937.
12. Johnsson H. Cytological studies of diploid and triploid *Populus tremula* and of crosses between them.— Hereditas, 1940, v. 26, N 3-4.
13. Peto F. H. Cytology of poplar species and natural hybrids.— Canad. Journ. Res., 1938, v. 16.
14. Бакулин В. Т. Полиплоиды тополя, полученные путем обработки семян колхицином.— Изв. СО АН СССР, 1973, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.
15. Бакулин В. Т. Получение полиплоидных форм у некоторых видов тополя с помощью колхицина.— Изв. СО АН СССР, 1977, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.
16. Бакулин В. Т. Некоторые морфологические и анатомические особенности индуцированных тетраплоидов тополя.— В кн.: Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск, 1982.
17. Плохичский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
18. Оголовец Я. Г. О самостерильности присов.— Бюл. РБС АН СССР, 1961; вып. 40.

V. T. Bakulin

THE VITALITY POLLEN OF TETRAPLOID FORMS OF POPLAR

It has been established that pollen grains of induced tetraploids of poplar Co by volume in 1,7—2,0 times more in volume than pollen grains of initial diploids. The vitality of pollen of experimental plants, defined by a number of germinated grains on the artificial nourishing medium makes up in average of 28,1—34,3%. Thus the induced tetraploids of poplar can well be utilized for hybridization.

УДК 581.48 : 582.675

Г. П. ДЮРЯГИНА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВЗАИМОСВЯЗЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕМЯН ВИДОВ РОДА *Aconitum* L.

Поставлена задача — исследовать взаимосвязь и амплитуду изменчивости морфометрических признаков семян растений видов рода *Aconitum* на видовом, популяционном, организменном уровнях.

Исследовали семена восьми видов, относящихся к разным секциям и экологическим группам: секция *Aconitum* (*A. altaicum* Steinb., *A. decipiens* Worosch. et Anfalov мезопсихрофиты; *A. villosum* Reichb., *A. volubile* Pall., мезофиты), секция *Lycostonum* (*A. barbatum* Pers., мезоксерофит; *A. krylovii* Steinb., мезофит; *A. leucostomum* Worosch., мезо-

зопсикрофит), секция *Anthora* (*A. anthoroideum* DC., мезоксерофит). Морфологические признаки семян изучали у дикорастущих и интродуцированных растений [1—3].

Измерения 20—60 неразрезанных семян проводили в капле воды с помощью окулярного микрометра стереоскопического микроскопа МБС-1 (миллиметровая шкала с ценой деления 0,1 мм) по методике И. В. Грушвицкого [4].

Для выявления коррелятивной связи морфологических признаков семян у *A. leucostomum* исследовали семена из нижних плодов с главной оси одного растения, у *A. barbatum* из нижних (45 семян) и средних плодов (41 семя). Плоды созрели одновременно, что исключило действие разнородных экологических факторов. Семена брали из чуть раскрывшихся листовок. Одну часть семян *A. leucostomum* измеряли сразу после сбора без предварительного намачивания, так как в чуть раскрывшихся листовках семена еще влажные и хорошо поддаются расчленению. Другую часть семян измеряли после сухого хранения с целью изучения влияния длительности срока хранения на морфологические признаки семян. Семена хранили в бумажных пакетах при комнатных условиях в течение 7 мес.

Полученные данные обработаны статистически [5], найдены M — средняя арифметическая; $\pm m$ — ее ошибка; C — коэффициент вариации, %; r — коэффициент корреляции между признаками; P — доверительная вероятность. Значение r от 0,1 до 0,5 обозначает слабую связь между признаками, от 0,5 до 0,7 — среднюю и от 0,7 до 1 — сильную связь. Знак плюс указывает на положительную связь, минус — на отрицательную.

С. А. Мамаев [6] на основе многочисленных расчетов коэффициента вариации различных признаков древесных растений составил эмпирическую шкалу уровней их изменчивости: очень низкий коэффициент вариации — менее 7%, низкий — 8—12; средний — 13—20; повышенный — 21—30; высокий — 31—40; очень высокий — более 40%. Взяв за основу эти критерии, мы провели оценку коэффициентов вариации морфометрических признаков семян алтайских видов рода *Aconitum* на уровне видов и популяций. Растения были собраны в 1965—1978 гг. в естественных местообитаниях и условиях интродукции (табл. 1). Амплитуды изменчивости признаков семян исследуемых видов характеризуются следующими общими закономерностями. Зародыш является наиболее лабильным из органов семени вследствие высокой степени вариабельности длины семядолей, которые имеют амплитуду изменчивости от среднего до очень высокого уровня. Менее изменчива оказалась масса семени. Длина семени, длина и ширина эндосперма изменяются на одном уровне от низкого (2,7) до среднего (19,8). Ширина семени имеет амплитуду изменчивости значительно больше (до 23,12) за счет высокой изменчивости внешних покровов. Морфологические признаки семян интродуцированных и дикорастущих растений изменяются на одном уровне.

При исследовании морфологических признаков семян популяций *Aconitum anthoroideum* и *A. leucostomum* отмечены те же закономерности (табл. 2): менее изменчивы длина семени и эндосперма и более лабильна длина зародыша. У растений, произрастающих в оптимальных для вида условиях, размеры семян значительно выше. Изменчивость зародыша свидетельствует о биологическом полиморфизме популяций.

Общие закономерности изменчивости морфологических признаков семян рода *Aconitum*, выявленные на видовом и популяционном уровнях, характерны и для одной особи видов рода *Aconitum*.

В табл. 3, 4 приведены данные, характеризующие эндогенную изменчивость морфологических признаков семян. У свежесобранных и отобранных после хранения семян линейные показатели семени и эндосперма отличаются низким уровнем изменчивости. Повышенный уровень изменчивости размеров отмечен для зародыша, особенно для длины его семядолей. Изменчивость массы семени имеет средний уровень.

Таблица 1
Коэффициенты вариации (С, %) морфологических признаков семян алтайских видов рода *Aconitum* L. Урожай 1965—1978 гг.

Вид	Длина				Ширина			
	Масса семени	семена	эндосперма	зародыша	семядолей	корешка и гипокотил	семена	эндосперма
<i>A. altaicum</i> Steinb.	2,12—4,30 2,71—6,5	5,83—10,02 6,46—8,07	2,7—16,0 5,9—10,8	13,3—28,3 10,2—28,4	22,30—25,93 12,7—30,5	8,4—25,62 13,3—27,04	7,29—12,25 7,10—23,12	8,63 9,32—11,76
<i>A. anthoroideum</i> DC.	6,75 5,53	6,5—15,4 7,1—19,8	6,43—11,5 5,2—19,7	13,9—24,0 10,24—37,9	37,5 18,1—62,4	12,6—15,35 12,68—18,2	11,54 6,42—12,22	10,18 5,34—15,5
<i>A. barbatum</i> Pers.	2,81 2,33	4,37—7,16 6,69—10,5	6,29—8,3 5,90—9,20	15,23—16,6 7,66—18,2	19,2 13,82—15,7	13,25 17,9—20,42	8,1—8,9 7,0—8,45	8,87 5,59—8,56
<i>A. decipiens</i> Worosch. et Anfalov	4,77	7,29—11,7 3,0—11,68	5,4—11,6 4,08—8,76	14,6—28,5 19,16—24,2	50,0—100,0 27,4	15,76—17,0 19,35	12,11 8,90—36,0	8,52 4,68—17,12
<i>A. krylovii</i> Steinb.	4,34 3,42	6,8—8,71 7,03—9,46	11,1—11,26 5,97—7,96	15,0 14,56—21,41	37,0 18,18—34,0	10,0 16,88—18,9	7,82 8,02—18,91	8,64 8,24—13,68
<i>A. leucostomum</i> Worosch.	4,22 3,40	3,6—9,4 4,4—12,2	4,4—13,0 6,9—13,6	8,92—17,5 12,53—21,7	17,36 12,9—19,61	9,18—12,0 9,18—24,22	8,73 5,79—8,2	8,08 7,55—8,96
<i>A. villosum</i> Reichb.	6,96	11,05 5,78—14,61	7,69 8,76—9,28	16,96 8,06—25,36	40,0 37,32—45,0	15,0 10,62—18,14	9,86 7,88—20,32	7,21 8,88—11,82
<i>A. rotabile</i> Pall.	6,75 2,15	10,3—10,13 4,8—10,88	4,63—8,0 6,0—11,42	15,14—16,3 21,02—37,7	44,0 27,7—51,76	16,4 8,96—15,08	7,69—10,84 7,7—11,82	4,28 7,87—10,8

Примечание — в числителе — лимиты коэффициентов вариации дикорастущих растений, в знаменателе — интродуцированных.

Таблица 2
Коэффициенты вариации (С, %) морфологических признаков семян популяций видов *A. anthoroideum* DC. и *A. leucostomum* Worosch. на Алтае

Местообитание	Высота над ур. м., м	Средняя длина, мм									
		семена			эндосперма			зародыша			
		M	±m	C, %	M	±m	C, %	M	M min — M max	±m	C, %
<i>Aconitum anthoroideum</i>											
Р. Верхние Мены, раз- порошный луг	1430	2,8	0,05	8,5	2,0	0,04	9,0	0,26	0,20 — 0,30	0,01	13,9
Оз. Чейбек-Коль, разно- травный луг	1500	3,0	0,09	13,6	2,2	0,06	11,5	0,30	0,25 — 0,40	0,01	15,3
Там же, осыпь	1510	2,8	0,05	7,8	2,2	0,03	6,8	0,30	0,20 — 0,40	0,01	16,6
Долина р. Ак-Тру, «Пе- ревалка», остепен- ный луг	1764	3,2	0,05	6,5	2,3	0,04	8,2	0,26	0,15 — 0,35	0,01	21,1
Курайский хр., с. Ку- рай, лиственный лес	2000	3,1	0,09	14,2	2,2	0,05	10,2	0,26	0,20 — 0,35	0,01	18,4
Там же, осыпь	2100	3,9	0,11	15,4	2,5	0,05	10,0	0,27	0,15 — 0,35	0,01	24,0
Там же, альпийские лу- жайки	2500	3,0	0,06	9,6	2,2	0,05	10,0	0,26	0,20 — 0,35	0,01	17,3
Межпопуляционная из- менчивость признака		3,1	0,14	11,9	2,5	0,13	14,2	0,27		0,01	7,0
<i>Aconitum leucostomum</i>											
С. Онгудай, листвен- ничный лес	1100	3,9	0,03	3,6	3,0	0,08	12,3	0,75	0,60 — 0,95	0,02	13,3
Р. Верхние Мены, около ручья	1430	3,5	0,04	5,1	2,7	0,03	4,4	0,64	0,45 — 0,95	0,02	17,1
Оз. Чейбек-Коль	1500	3,5	0,07	8,8	2,7	0,06	10,0	0,64	0,50 — 0,80	0,01	10,9
С. Межтуерк, 513 км, русло горной реки	2000	3,5	0,07	9,1	2,7	0,04	6,6	0,56	0,40 — 0,70	0,02	14,2
С. Межтуерк, 516 км, кедрово-лиственный лес	2000	3,5	0,06	7,7	2,8	0,05	7,5	0,60	0,50 — 0,70	0,01	10,8
Курайский хребет, с. Ку- рай, субальпийский луг	2000	3,5	0,04	5,1	2,8	0,04	7,1	0,57	0,40 — 0,80	0,02	17,5
Северо-Чуйский хребет, «Альплагерь», кедро- во-лиственный лес	2140	3,5	0,07	9,4	2,6	0,07	13,0	0,64	0,43 — 0,80	0,02	14,0
Межпопуляционная из- менчивость признака		3,5	0,06	4,22	2,7	0,04	4,3	0,62		0,02	10,3

Таблица 3

Эндемическая изменчивость морфологических признаков семян *A. leucostomum* Worosch.

Признак	Свежесобранных (n=20)			После хранения (n=58)			Критерий достоверности различий
	M	±m	C, %	M	±m	C, %	
Масса семян	—	—	—	3,42	0,057	12,86	—
Длина семян	3,87	0,05	6,39	3,69	0,059	6,09	2,96 *
Ширина семян	—	—	—	2,83	0,045	6,17	—
Длина эндосперма	2,81	0,04	6,44	2,99	0,043	5,50	4,03 *
Ширина эндосперма	2,06	0,03	6,80	2,23	0,038	6,48	4,67 *
Длина зародыша	0,79	0,02	13,00	0,66	0,026	15,15	4,92 *
Длина семядолей	0,34	0,01	20,41	0,29	0,019	25,42	2,47
Ширина зародыша	—	—	—	0,47	0,009	7,36	—
Длина корешка и гипо- котили	0,45	0,01	11,94	0,37	0,009	9,45	6,23 *

Примечание. В табл. 3 и 4 значение достоверности различий по критерию Стьюдента отмечено звездочкой, когда различие между признаками достоверно при уровне значимости 0,01 и критерии более 2,68. Масса семян дана в миллиграммах, остальные размеры — в миллиметрах.

Таблица 4
Эндемическая изменчивость морфологических признаков семян *A. barbatum* Pers.

Признак	Из нижних плодов главной оси (n=45)			Из средних плодов главной оси (n=41)			Критерий достоверности различий
	M	±m	C, %	M	±m	C, %	
Масса семян	1,50	0,031	13,33	1,30	0,030	15,38	4,63 *
Длина семян	3,25	0,076	7,54	3,20	0,058	6,08	0,93
Ширина семян	2,23	0,047	6,72	2,10	0,048	7,61	3,88 *
Длина эндосперма	2,37	0,026	3,57	2,28	0,046	6,79	3,56 *
Ширина эндосперма	1,60	0,028	5,62	1,56	0,045	9,58	1,32
Длина зародыша	0,87	0,025	9,19	0,97	0,024	10,06	4,34 *
Длина семядолей	0,38	0,016	13,15	0,34	0,015	14,70	3,71 *
Ширина зародыша	0,47	0,011	7,44	0,44	0,01	9,8	2,41
Длина корешка и гипо- котили	0,49	0,014	9,18	0,44	0,01	10,07	3,78 *

Хранение семян *Aconitum leucostomum* оказало существенное влияние на их размеры: длина семян уменьшилась из-за изменения внешних покровов, длина зародыша — из-за уменьшения длины корешка и гипокотили. Длина эндосперма несколько увеличилась, вероятно, вследствие набухания в воде (см. табл. 3).

Существенные различия морфологических признаков наблюдаются у семян, собранных в различных частях соцветия на одном растении *Aconitum barbatum*. Семена из плодов нижней части соцветия имеют большую массу, длину и ширину семян, длину эндосперма и зародыша, чем семена из плодов средней части соцветия. Однако общие закономерности изменчивости морфологических признаков сохраняются (см. табл. 4).

Коррелятивная связь морфологических признаков семян *A. leucostomum*

Таблица 5

Коэффициенты корреляции морфологических признаков семян *A. leucostomum* и *A. barbatum*

Признак	Масса семян	Длина семян	Ширина семян	Длина эндосперма	Ширина эндосперма	Длина зародыша	Ширина зародыша	Длина семядолей	Ширина семядолей	Длина корешка и гипокотили
<i>Aconitum leucostomum</i> n = 58 $r \geq 0,25$ (P = 0,05); $r \geq 0,32$ (P = 0,01)										
Масса семян	—	0,46	0,53 **	0,69 **	0,76*	0,29	0,29	0,15	0,19	—
Длина семян	0,05	—	0,34	0,67 **	0,15	0,07	0,02	-0,12	0,13	—
Ширина семян	0,56 **	0,16	—	0,30	0,47	0,15	0,11	-0,11	0,16	—
Длина эндосперма	0,52 **	0,53 **	0,36	—	0,45	0,24	0,23	-0,00	0,16	—
Ширина эндосперма	0,80 *	-0,06	0,52**	0,30	—	0,24	0,25	-0,13	0,13	—
Длина зародыша	0,39	0,29	0,21	0,51 **	0,40	—	0,94*	0,50	0,76*	—
Ширина зародыша	0,48	0,12	0,11	0,40	0,49	0,86*	—	0,48	0,50	—
Длина семядолей	0,39	0,37	0,22	0,46	0,39	0,30	0,32	—	0,38	—
Ширина семядолей	0,22	0,40	0,26	0,49	0,21	0,86*	0,48	0,20	—	—
<i>Aconitum barbatum</i> n = 45 $r \geq 0,29$ (P = 0,05) $r \geq 0,37$ (P = 0,01)										

Примечание. Значение сильной связи между признаками отмечено одной звездочкой, средней связи — двумя звездочками.

tum и *A. barbatum* показана в табл. 5: значимость связи, коэффициенты корреляции отмечены для *A. leucostomum* в каждой графе, начиная с верхней строки, вправо и вниз, для *A. barbatum*, начиная с нижней строки влево и вверх.

У семян обоих видов отмечена существенная связь между массой и шириной эндосперма: чем больше ширина эндосперма, тем больше масса. Средняя степень связи наблюдается между массой и длиной эндосперма, между массой и шириной семени. Длина семени имеет слабую связь с его массой. Она зависит от степени развития перепонки, крылаток, килей и не является определяющим признаком выполненности семян.

Поэтому при составлении сравнительной характеристики видов, имеющих семена с руминированной поверхностью покровов как у аконитов, необходимо брать числовой показатель отношения длины зародыша не к длине семени, как это принято, а к длине эндосперма.

Длина зародыша имеет сильную связь с длиной семядолей и длиной корешка с гипокотилем. Выявлена прямая и обратная положительная связь между следующими признаками: чем крупнее зародыш, тем больше семядоли, т. е. тем больше степень дифференциации зародыша. Отсутствует зависимость длины зародыша от длины, ширины и массы семени, а у *A. leucostomum* длина зародыша не связана с длиной и шириной эндосперма. У *A. barbatum* между длиной зародыша и длиной эндосперма отмечена средняя связь ($r = 0,51$).

С. А. Мамаев [6] установил, что уровень индивидуальной изменчивости того или иного признака имеет ту же размерность, что и уровень эндогенной изменчивости. Наши наблюдения подтверждают эту закономерность.

Таким образом, изменчивость размеров органов семени видов рода *Aconitum* имеет однотипный уровень варьирования независимо от видовой, популяционно-экологической и организменной принадлежности, определяя ее тем самым признакоспецифичной.

Таким образом, морфологические признаки семени растений рода *Aconitum* от менее изменчивого до сильно варьирующего можно расположить в следующем порядке: масса семени (2,12—15,58), ширина эндосперма (4,68—17,12), длина эндосперма (2,7—19,7), длина семени (3,0—19,8), ширина семени (5,79—23,12), корешок и гипокотиль (5,79—23,12), длина зародыша (7,66—37,9), длина семядолей (12,7—100). Наименее изменчива масса семени, ширина эндосперма и более лабильна длина семядолей и зародыша в целом. Между массой семени и шириной эндосперма отмечена сильная коррелятивная связь.

При хранении семян длина семени и зародыша уменьшается, длина эндосперма увеличивается.

Центральный сибирский
Ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
14/X 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Дюрягина Г. П. К морфологии семян некоторых видов рода *Aconitum* L. Юго-Восточного Алтая. — В кн.: Эколого-морфологические и биохимические особенности полевых растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, 1970.
2. Дюрягина Г. П. Влияние экологических условий на морфологическую изменчивость семян алтайских видов рода *Aconitum* L. — Экология, 1975, № 3.
3. Дюрягина Г. П. Сравнительная эколого-биологическая характеристика алтайских видов рода *Aconitum* L. в условиях лесостепной зоны (г. Новосибирск). — В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсосведения в Сибири. Новосибирск, 1976.
4. Грушвицкий И. В. К методике изучения семян с недоразвитым зародышем. — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. М., 1968.
5. Лакис Г. Ф. Биометрия. М., 1968.
6. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М., 1973.

G. P. Dyaryagina

VARIABILITY AND INTERACTION OF MORPHOLOGICAL FEATURES OF SEEDS OF ACONITUM SPECIES

Range of variability of 8 Altai *Aconitum* species was compared in the wild and in introduction conditions. Variation revealed to be identical and independent on the belonging to certain species, population and organism, each feature having its definite limits of variation. The embryo is the most variable seed organ thanks to high variability of cotyledon length; while seed mass is the less variable. High correlation is shown between seed mass and endosperm width.

УДК 577.1 : 635.656

В. А. СОКОЛОВ, А. В. РУДИКОВСКИЙ, В. К. ШУМНЫЙ

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОРНЕВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК У ГЕТЕРОЗИСНОГО ГИБРИДА И РОДИТЕЛЬСКИХ РАСТЕНИЙ ГОРОХА

Многочисленными исследованиями показан вклад корневой системы в формирование высокой продуктивности растений [1, 2], поэтому ее характеристики являются одним из наиболее важных элементов отбора растений на высокий урожай [2, 3]. Наиболее яркие доказательства значения морфометрических и физиолого-биохимических параметров корневых систем в формировании высокого урожая растений дает сравнительное изучение родительских форм и гетерозисных гибридов [4—7]. Эти исследования показали, что гибридные растения имеют более мощную корневую систему (длину, объем, вес) [4]. Вместе с тем преимущество гибридов проявляется не только в увеличении физических характеристик корней, но и в увеличении их физиологической активности [5, 6].

В данной работе проведено сравнительное изучение морфометрических и биохимических параметров корневых систем у двух линий гороха и гетерозисного гибрида между ними. Ранее нами было показано, что гибриды в сравнении с родительскими формами накапливают больше сухой надземной массы и имеют большую площадь листьев, поэтому было интересно сравнить их корневые характеристики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом служили стебли и корни нормальной линии растений гороха из сорта Торсдаг, мутантной линии 2004, характеризующейся недостатком хлорофилла (получена от Торсдага), а также гибридов между ними. Растения выращивали в фанерных ящиках площадью 40×120 см² и высотой 80 см, наполненных промытым речным песком. Растения высаживали так, чтобы они образовали латинский квадрат: расстояние между рядами 10 см, внутри ряда между растениями — 5 см, от стенок ящиков отступали на 10 см. При взятии проб одну из стенок ящика, с целью фиксации корней, пронизывали спицами (80 спиц на ящик), затем отделяли противоположную стенку и песок аккуратно вымывали водой.

Сырой вес надземной части растений и корней измеряли на месте, а для оценки сухого веса и катионообменной емкости корней (КОЕ) материал сушили в термостате. Стебель и листья сушили при $t = 70^\circ\text{C}$, корни при $t = 35^\circ\text{C}$. КОЕ измеряли по методике Н. Н. Кузнецовой [8].

Пробы корней для анализа брали на стадиях 6—7-го междоузлий, т. е. перед цветением растений — стадия I; 9—12-го междоузлий — стадия II; 14—15 междоузлий — стадия III; 16—18 междоузлий — стадия

Таблица 1

Динамика накопления веса надземной частью и корнями в течение вегетации и % гетерозиса гибрида

Параметр	I		II		III		IV	
	стебель	корень	стебель	корень	стебель	корень	стебель	корень
Сырой вес	3,89±2,75	5,34±2,80	8,70±3,36	10,21±4,69	11,51±6,40	6,24±3,10	Не опр.	Не опр.
Сухой вес	0,64±0,46	0,49±0,37	1,73±0,84	0,34±0,20	2,17±1,48	0,45±0,17	4,19±2,59	0,62±0,29
% гетерозиса относительно по норме	68	20	61	32	16	23	82	70
<i>Торсдаг</i>								
Сырой вес	1,49±0,67	1,38±0,42	4,47±0,55	4,60±1,92	8,36±5,06	3,52±1,49	Не опр.	Не опр.
Сухой вес	0,20±0,13	0,14±0,07	0,91±0,14	0,20±0,02	1,66±0,99	0,36±0,12	1,51±1,04	0,28±0,18
% гетерозиса относительно по мутанта	321	321	226	151	64	55	405	278
<i>Мутант 2004</i>								
Сырой вес	6,53±2,39	9,05±1,73	13,45±5,43	12,40±6,60	13,16±5,65	7,97±1,34	Не опр.	Не опр.
Сухой вес	1,08±0,32	0,59±0,49	2,79±0,95	0,49±0,20	2,73±0,85	0,55±0,32	7,63±3,67	1,06±0,46
<i>Гибрид</i>								

Примечание. В табл. 1, 2 I—IV — стадии развития растений.

IV. Для оценки величины активности глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФД), которую проводили по Кочетову [9], готовили гомогенат из свежих корней с узелками в 0,2 М трис-HCl буфере pH 7,8, при соотношении вес. объем 1:10 с добавлением поливинилпирролидона (Sigma, США) в количестве 10% от веса ткани. Гомогенат центрифугировали при 20 000 г на центрифуге К-24. Для оценки активности корневой системы брали супернатант и выражали ее в ΔE_{340} 1 г ткани/1 мин при 20°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные сравнительного изучения морфометрических и физиолого-биохимических характеристик исходных, мутантных и гибридных растений представлены в табл. 1, 2 и на рисунке. Морфометрические показатели вследствие больших ошибок при измерении могут рассматриваться только для выявления общих тенденций, обнаруженных при изучении нарастания биомассы растений.

Сухой и сырой вес надземной массы гибрида нарастает быстрее, чем у родителей, что отмечалось нами и ранее [10]. Вместе с тем при выращивании на песке гетерозис по сухой надземной массе гибрида нормального родителя составил 82%, что почти в 2 раза выше этой величины [11] для гибрида, выращенного в поле (45%) — явление, характерное для гетерозисных гибридов в экстремальных условиях.

Интересным является факт высокой скорости роста корней у всех изученных форм гороха в первый месяц развития (см. табл. 1, рисунок), достигнутый за этот период вес корней оказывается достаточно стабильным и не меняется до периода увеличения на корнях размеров азотфиксирующих узелков на IV стадии развития растений. В результате больших размеров азотфиксирующих узелков корни гибрида на IV стадии имеют более высокий сухой вес, чем корни родительских форм растений на I стадии развития. Гибрид имеет такое же соотношение весов надземной части и корней, как мутант. У мутанта оно несколько смещено в пользу стебля и листьев. Вероятно, это связано с недостатком продуктов фотосинтеза и, как следствие, с лимитированием роста потребляющих тканей [12]. Итоговая величина (IV стадия) гетерозиса по сухому весу корневой системы у гибрида относительно нормальных растений составляет 70%, и очень близка к величине гетерозиса по сухому весу надземной части, что свидетельствует о соответствии развития этих органов у растений и пропорциональном распределении продуктов фотосинтеза между ними [13, 14].

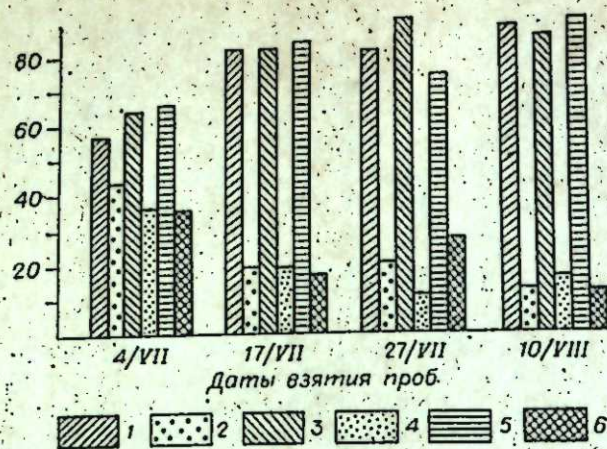
О преимущественном росте и потреблении фотосинтатов корнями в первый месяц развития растений можно судить по процентному соотношению веса корней и надземной части растений (см. рисунок).

Таблица 2

Активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФД), ΔE_{340} /г ткани и катионообменная емкость (КОЕ), м.экв/г ткани в корнях растений

Тип растений	Изучаемый признак	I	II	III	IV
Торсдаг	Г6 ФД	0,12±0,03	0,05±0,60	0,65±0,04	0,66±0,00
	КОЕ	—	44,10±2,83	35,85±2,70	31,35±3,20
Мутант 2004	Г6 ФД	0,12±0,01	0,03±0,00	0,47±0,15	0,39±0,00
	КОЕ	—	33,90±2,49	37,00±2,49	23,60±4,30
Гибрид	Г6 ФД	0,14±0,00	0,46±0,16	0,46±0,16	1,20±0,00*
	КОЕ	—	38,85±1,86	27,45±2,81	30,15±1,96

Примечание. Достоверно отличающиеся значения при $P > 0,95$ отмечены звездочкой. Значения ошибок 0,00 получены при округлении цифр более низкого порядка как пренебрежимо малых.



Нормальные растения — стебель (1), корень (2), мутант — стебель (3), корень (4), гибрид — стебель (5), корень (6).

Наиболее важные результаты данного эксперимента связаны с изучением динамики активности Г6ФД и КОЕ корней. Активность Г6ФД характеризует величину восстановительного потенциала в тканях, так как одним из основных продуктов окислительного гексозомонофосфатного цикла (ОГМЦ) является НАДФН, необходимый при восстановлении в тканях азота. Полученные данные (см. табл. 2) указывают на возрастание активности исследуемого фермента к концу вегетации у всех групп растений, что мы объясняем формированием азотфиксирующих узелков, где ОГМЦ особенно активен. Подтверждением такому предположению может служить резкое возрастание активности у гетерозисного гибрида на IV стадии, у которого для анализа было взято больше узелковой ткани в силу ее большего развития и весового количества (табл. 2), чем у нормальных по фенотипу растений исходной линии и мутантов. Такое преимущество гибрида мы связываем с его большими ассимиляционными возможностями, что делает его способным поддерживать высокий уровень потока фотосинтатов в корни для обеспечения их роста, дыхания и восстановления азота. По этой же причине величина активности Г6ФД у мутанта достаточно низкая. Детально взаимосвязанность минерального питания и фотосинтеза рассмотрена в работах Филлиппа с сотрудниками [15].

Интересно отметить, что по величине активности Г6ФД на IV стадии у гибрида, по сравнению с нормальным растением, гетерозис достигает 83%, что очень близко к таковому по зеленой массе корней и надземной части. Такой результат является подтверждением тесной связи и взаимосвязанности процессов обмена и роста в растении.

Помимо активности Г6ФД, важным физиолого-биохимическим параметром является катионообменная емкость корней (КОЕ). В реальных полевых условиях она определяется карбоксильными группами пектина из клеточных стенок корней и слизистыми их выделениями [16].

У однолетников продолжительность активного функционирования корней определяет продолжительность налива, так как при суберизации в связи со снижением КОЕ теряется способность усваивать минеральные элементы, в частности K^+ , растение гибнет от его недостатка [16]. Кроме того, КОЕ влияет на минеральную композицию растения: чем выше ее значение, тем эффективнее связываются ионы (M) с большим зарядом. По силе их связывания можно построить такой ряд $M^{3+} > M^{2+} > M^+$ [16].

В нашем эксперименте удельная КОЕ корней по стадиям развития и типам растений (см. табл. 2) не имеет существенных различий. Вероятно, это объясняется тем, что КОЕ определяется карбоксильными группами пектина клеточных стенок и эти структуры идентичны у гибрида и родительских форм в силу их генетического родства. Снижение КОЕ корней в конце вегетации (стадия IV, см. табл. 2) связано с суберизацией корней и отмиранием части тканей [19]. Низкая КОЕ приводит к уменьшению поглощения Ca^{++} , K^+ и, как следствие этого, к прекращению роста и старению растений [20]. В нашем эксперименте мы получили подтверждение такому предположению, так как мутант, имеющий более короткий вегетационный период, по сравнению с нормальными и гибридными растениями проявляет резкое снижение КОЕ корней на

IV стадии развития растений. Результаты изучения КОЕ свидетельствуют о том, что количество зарядов на единицу веса корней у гибрида и родительских форм достаточно одинаковое. Вместе с тем гибридные растения могут иметь преимущество в усвоении катионов за счет большей массы корневой системы.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
9/11 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Кириченко Ф. Г., Костенко А. П., Кириченко А. П. Основные итоги исследований сельскохозяйственных растений, отобранных по мощности развития корневой системы в целях селекции и семеноводства. — В кн.: Сборник научных трудов ВСГП. Вып. 8. Одесса, 1968.
2. Добрынин М. Г. Корневая система злаков и их роль в изменении урожайности. Л., 1969.
3. Caradus J. R. Selection for root hair length in white clover (*Tr. repens*). — *Euphytica*, 1979, v. 28, N 2.
4. Blum A., Jordan W. R., Arkin G. F. Sorghum root morphogenesis. II Manifestation of heterosis. — *Crop. Sci.*, v. 12, N 1.
5. Bakeri D. L., Jarrel A. E., Marshall L. D., Thomas W. J. Phosphorus uptake from soils by corn hibreeds selected for high and low phosphorus accumulation. — *Agr. J.*, 1970, v. 62, N 1.
6. Sacco G., Ferrari G., Saccomani M. Patten of sulphate during root elongation in maize: its correlation with productivity. — *Physiol. Plant.*, 1980, v. 48, N 3.
7. Климашевский Э. Л. Проблема генотипической специфики корневого питания растений. — В кн.: Наука, сорт и удобрение. Иркутск, 1974.
8. Кузнецова П. Н. Урожайность различных сортов ячменя и катионообменная емкость их корневых систем. — *Вестн. ЛГУ*, 1970, № 21, вып. 4.
9. Кочетов Г. А. Практическое руководство по энзимологии. М., 1980.
10. Вершинин А. В., Соколов В. А., Шумный В. К. Физиолого-биохимические аспекты гетерозиса, полученного на основе хлорофильных мутантов гороха. Сообщение III. Анализ роста. — *Генетика*, 1979, т. 15, № 11.
11. Беляев Д. К. Некоторые проблемы генетики. — *Вестн. АН СССР*, 1968, № 6.
12. Stamp P. Variability in shoot and root characters of young maize plants as affected by genotype and temperature. — *Z. Pflanzenphysiol.*, 1980, v. 84, N 3.
13. Gelin O., Blixt S. Root nodulation in peas. — *Agri hort. genet.*, 1964, v. 22.
14. Lambers H., Posthumus F. The effect of light intensity and relative humidity on growth rate and root respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. — *J. Exp. Botany*, 1979, v. 31, N 125.
15. Bethlenfalvay G. J., Abu-Shakra S., S., Phillips D. A. Interdependence of nitrogen nutrition and photosynthesis in *Pisum sativum* L. II Host plant response to nitrogen fixation by Rhizobium strains. — *Plant. Physiol.*, 1978, v. 62, N 1.
16. Haynes R. J. Ion exchange properties of root and ionic interactions within the root apoplasm: their role in ion accumulation by plants. — *Bot. Rev.* 1976, v. 46, N 1.
17. Crooke W. M., Knight A. H. Root cation exchange capacity and organic acid content of tops and indices of varietal yield. — *J. Sci. Food. Agric.*, 1971, v. 22.
18. Singh S., Ram L. Studies of relationships between cation exchange capacity of plant roots and tillering and plant growth of different varieties of paddy and wheat crops. — *Plant Soil.* 1978, v. 49, N 3.
19. Basha S. K., Rao G. G., Rao G. R. Relationship between cation exchange capacity nitrogen & cation (Na, K, Ca) content of peanunt (*Arachis hypogaea*, L.), roots under phosphorus & potassium deficiency. — *Indian J. Exp. Biol.* 1980, v. 18, N 7.
20. Troutgon A., Davies J. H. Shoot: Root relationship. Annual report Welsh plant breeding station, 1980. L., 1981.

V. A. Sokolov, A. V. Rudikovskiy, V. K. Shumny

COMPARATIVE STUDING OF ROOT CHARACTERERS IN CONNECTION WITH HETEROSOS IN PEA

The dry matter growth rate of roots and shoots of chlorophyll mutant, initial line and its heterotic hybrid was studied, so as its glucose-phosphatodehydrogenase and cationic exchange value. Shoots and roots have a higher rate of dry matter increasing against parents. Relative cationic exchange value on weight of roots was same in all form. Glucose-6-phosphate activity of heterotic hybrid is in two times higher than in initial line and four times then in mutants.

В. А. САПРЫКИН, С. И. КИЛЕВ, В. Г. АЛЕКСЕЕВ,
Т. М. ЩЕРБАКОВА, М. С. ЕГОРОВА,
В. М. ЧЕКУРОВ, И. П. МЕРТВЕЦОВ

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ХРОМАТИНА И ПОЛИРИБОСОМ ПШЕНИЦ, АДАПТИРОВАННЫХ К УСЛОВИЯМ СЕВЕРА

Ранее было показано, что приспособленные к условиям Севера формы яровой пшеницы отличаются высоким содержанием белка в зерне. Как известно, интенсивность процессов транскрипции и трансляции [1] отражает уровень биосинтеза белка в клетке. Можно предположить, что процессы транскрипции и трансляции в якутских сортах пшеницы, адаптированных к условиям Севера, отличаются по своей активности от аналогичных процессов в сортах из умеренных широт.

Для проверки этого предположения мы провели сравнение транскрипционной активности хроматина и трансляционной активности суммарных полирибосом (ПС), выделенных из 6—7-суточных этилированных проростков пшеницы сортов Якутянка и Саратовская 29.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Соли для приготовления буферных растворов имели квалификацию ХЧ или ОСЧ. Растворы готовили на деионизованной стерильной воде; стеклянную посуду стерилизовали прокаливанием в течение 2 ч при 170°C.

В опытах использовали семена пшеницы сорта Саратовская 29, выращенные в районе Усть-Каменогорска, и семена этого же сорта, неадаптированного или адаптированного к условиям Севера (от 1-го и 12-го урожаев в районе Якутска соответственно); использовали также семена районированного в Якутии сорта Якутянка. Перед посевом семена стерилизовали 10%-ным раствором H_2O_2 в течение 10 мин, тщательно промывали и проращивали на поддонах с фильтровальной бумагой, увлажненной дистиллированной водой, в термостате при температуре $25 \pm 2^\circ C$. В опытах использовали 6—7-суточные этилированные проростки, а также проростки, выращенные в теплице при обычном световом режиме. Хроматин получали по методу Хуанга и Боннера [2] с небольшими модификациями. 20 г проростков размельчали в 120 мл среды выделения (0,25 М сахарозы, 50 мМ трис-НСI, рН 8,0, 10 мМ $MgCl_2$, 10 мМ 2-меркаптоэтанол) в гомогенизаторе (тип 300, Польша) в течение 1 мин на максимальных оборотах. Гомогенат фильтровали через слой мадеполама. Отжатый остаток гомогенизировали повторно в течение 30 с в 120 мл буфера.

Профильтрованный гомогенат объединяли и центрифугировали 30 мин при 6000 g. Осадок промывали в среде выделения, затем 2 раза в той же среде без магния и 2 раза в той же среде без магния и сахарозы, центрифугируя каждый раз по 10 мин при 10000 g. Конечный осадок гомогенизировали в 5 мл среды выделения, не содержащей магния и сахарозы, центрифугировали при 35000 g 2 ч на центрифуге J-21B фирмы «Бекман». Осадок суспендировали в 40 мл 50 мМ трис-НСI рН 8,0, 10 мМ 2-меркаптоэтанол и центрифугировали при 15000 g 15 мин для удаления сахарозы. Отжатый осадок хроматина гомогенизировали в 5 мл деионизованной H_2O и оставляли для набухания на ночь при 0°C. Хроматин осветляли центрифугированием в течение 15 мин при 5000 об/мин на центрифуге К-23, «Janetzki», ГДР. У полученного таким образом хроматина соотношение белок : ДНК : РНК равнялось 10 : 6 : 1, а $E_{260} : E_{280} = 1,65$, что соответствует литературным данным. Система для определения матричной активности хроматина ($V = 250$ мкл) содержала следующие

компоненты: 40 мМ трис-НСI рН 8,0; 4 мМ $MgCl_2$; 5 мМ 2-меркаптоэтанол; 0,2 мМ УТФ, ГТФ и ЦТФ; 0,04 мМ АТФ; 10 мкК и ^{3}H — АТФ; 5—15 мкг ДНК. Реакцию инициировали добавлением РНК-полимеразы в количестве 10 ед. на пробу в двух повторностях. Реакционную смесь инкубировали в течение 20 мин при 30°C. В этих условиях реакция идет линейно в течение 30 мин.

Реакцию останавливали добавлением 5 мл 10%-ного раствора ТХУ, охлажденного до 0°C. Через 30 мин осадки переносили на миллиметровые фильтры АУФС (ЧССР), промывали 30 мл 5%-ного холодного раствора ТХУ и 5 мл этанола. Радиоактивность фильтров измеряли в толуольном сцинтилляторе на счетчике MARK III. Полирибосомы выделяли из проростков пшеницы по несколько модифицированному методу Тенфера и др. [3], как описано нами ранее [4]. Постмитохондриальный супернатант наслаивали на 10 мл 1 М забуференной сахарозы и центрифугировали в бакетроторе SW-27 в течение 3 ч, при 25 000 об/мин и температуре 3°C в центрифуге Beckman L5-75B. Полирибосомальный осадок растворяли в буфере экстракции и повторно осаждали через слой 1М сахарозы. Экстракт (S_{30}) из зародышей пшеницы получали по методу Робертса и Патерсона [5].

Реакционная смесь (50 мкл), используемая для анализа трансляционной активности полирибосом *in vitro*, содержала следующие компоненты: 20 мМ гепеса рН 7,0, 2 мМ АТФ, 50 мМ ГТФ, 1 мМ дитиотрейтола, 10 мМ креатинфосфата, по 30 мкМ каждой из 19 аминокислот (помимо лейцина), 100 мкМ спермина, 90 мМ КСI, 4 мМ $MgCl_2$. Кроме того, в смеси содержались обессоленная фракция (S_{20}) зародышей пшеницы — 15 мкл, креатинфосфокиназа — 50 мкг/мл, тритон X-100 — 0,25%, полирибосомы (матрица) — от 0,2 до 0,8 опт. ед. (A_{260}), ^{3}H -лейцин — 2—3 мкКи. Пробы инкубировали в течение 10 мин при 30°C. Радиоактивность ТХУ (нерастворимого материала) определяли по методу Робертса и Патерсона [5]. Содержание белка определяли по Лоури [6], нуклеиновых кислот — спектрофотометрически после разделения РНК и ДНК по Шмидту и Тангаузери [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из таблицы, матричная активность хроматина, полученного из пшеницы сорта Якутянка, почти в 2 раза выше, чем активность хроматина из сорта пшеницы Саратовская 29, которую один год выращивали в Якутии или Усть-Каменогорске. Хроматин из пшеницы Саратовская 29, которую в течение 12 лет подряд выращивали в Якутии, имеет матричную активность на 10—15% ниже, чем хроматин из пшеницы Якутянка.

Таким образом, у сорта Саратовская 29 по мере ее акклиматизации к условиям Якутии происходит существенное увеличение транскрипционной активности хроматина (в 1,6 раза).

Представлялось интересным изучить в тех же сортах активность аппарата трансляции. В опытах по измерению трансляционной активности полисом использовали пшеницу сорта Саратовская 29, выращенную в Усть-Каменогорске, и адаптированную к условиям

Матричная активность хроматина различных сортов яровой пшеницы

Опыт	Сорт пшеницы	Активность хроматина	
		имп/мин на 1 мкг ДНК	%
1	Якутянка	2616	100
	Саратовская 29	1438	55
	1-я репродукция	2343	89
2	Якутянка	4890	100
	Саратовская 29	2937	55
	1-я репродукция	4157	85
3	12-я репродукция	2894	100
	Якутянка	1781	61
	Саратовская 29 (из Усть-Каменогорска)	1890	100
4	Якутянка	1029	54
	Саратовская 29 (из Усть-Каменогорска)		

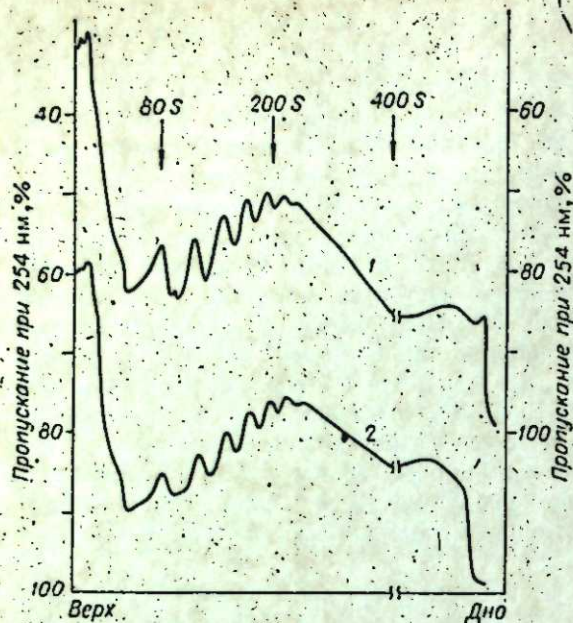


Рис. 1.

проживания на Севере пшеницу сорта Якутянка.

На рис. 1 представлены результаты ультрацентрифугирования полирибосом изолированных из этиолированных проростков пшеницы сортов Якутянка (1) и Саратовской 29(2).

Для седиментационного анализа суммарных ПС, выделенных из проростков пшеницы, в градиенте плотности сахаразы (10—40%) брали 4 о. е. ($\lambda = 260$ нм) полирибосом. Центрифугирование проводили в бакет-роторе Sw-40 на центрифуге. Beckman L5-75 при 30 000 об/мин в течение 80 мин при 3°C. Существенных различий в седиментационном распределении полирибосом исследованных сортов не наблюдалось.

Для экспериментов по трансляции ПС была использована бесклеточная белоксинтезирующая система из зародышей пшеницы. О трансляционной активности препаратов полирибосом судили по интенсивности включения ^3H -лейцина в кислотонерастворимые продукты (полипептиды).

На рис. 2 показана зависимость синтеза белка в бесклеточной системе из зародышей пшеницы от концентрации экзогенных полирибосом. Различное количество ПС, выделенных из этиолированных проростков Якутянки (1) и Саратовской 29 (2), добавляли к 50 мкл реакционной смеси. Реакцию останавливали через 10 мин. В системе содержалось 3 мМ Mg^{2+} . Штриховой линией обозначено включение, наблюдаемое в системе в отсутствие экзогенных ПС. Включение лейцина линейно зависит от концентрации ПС вплоть до 0,6 Λ_{260} о. е. на 50 мкл реакционной смеси. Нами установлено, что включение аминокислот линейно зависит от времени инкубации в интервале от 5 до 10 мин и выходит на плато через 20 мин инкубации.

На рис. 3 показано влияние различных концентраций Mg^{2+} на трансляционную активность ПС, выделенных из этиолированных проростков пшеницы. Состав стандартной реакционной смеси описан в разделе «Материалы и методы». Каждая реакционная смесь (объем 50 мкл) содержала 0,33 о. е. Λ_{260} (6,1 мкг) ПС, изолированных из этиолированных проростков Якутянки (1) и Саратовской 29 (2). Время инкубации

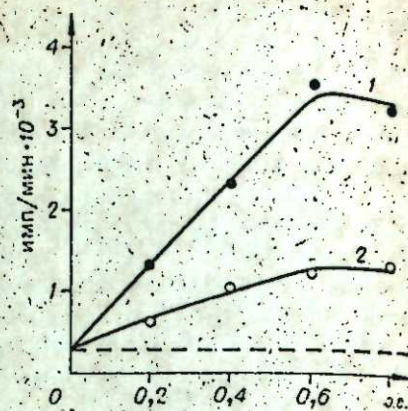


Рис. 2.

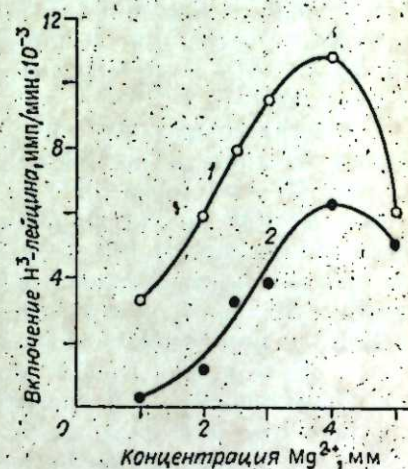


Рис. 3.

системы — 7 мин. Видно, что оптимальная концентрация Mg^{2+} в системе составляет 4 мМ как для ПС Якутянки, так и для ПС Саратовской 29. При оптимальной концентрации Mg^{2+} (4 мМ) трансляционная активность ПС из проростков пшеницы Якутянка выше в 1,7 раза, чем из проростков сорта Саратовская 29.

Рассмотрим влияние различных концентраций Mg^{2+} на трансляционную активность ПС, выделенных из проростков Якутянки и Саратовской 29, выращенных на свету. Каждая стандартная реакционная смесь (ее состав описан в разделе «Материалы и методы») объемом 50 мкл содержала 0,7 о. е. Λ_{260} (20 мкг) ПС. Время инкубации — 7 мин. Ниже представлено включение ^3H -лейцина в 50 мкл реакционной смеси с вычетом эндогенного включения:

Концентрация Mg^{2+} , мМ	Включение ^3H -лейцина (имп/мин $\times 10^{-3}$)	
	Саратовская 29	Якутянка
2	15	30
3	19	39
4	12	33
5	9	26

Оказалось, что оптимальная концентрация Mg^{2+} в реакционной смеси составляет 3 мМ. При такой концентрации Mg^{2+} в системе трансляционная активность ПС из проростков Якутянки в 2 раза выше, чем из проростков Саратовской 29.

Далее мы изучали зависимость синтеза полипептидов от количества добавленных в систему полирибосом. На рис. 2 представлена зависимость включения ^3H -лейцина в ТХУ от концентрации ПС в реакционной смеси. По данным, представленным на рис. 2, было рассчитано, что удельная трансляционная активность ПС Якутянки и Саратовской 29 составляет 60 ± 8 и 22 ± 4 имп/мин на 1 мкг ПС (11 о. е. Λ_{260} , т. е. 1 мг/мл). Таким образом, в этом опыте ПС Якутянки транслировались в бесклеточной системе из зародышей пшеницы почти в 3 раза более эффективно, чем ПС Саратовской 29.

Ниже представлены результаты эксперимента, в котором реакцию трансляции ПС проводили при разных температурах:

Сорт пшеницы	Время инкубации	12°C	30°C
		Якутянка	10 мин
Саратовская 29		1900	6 900
Якутянка	35 мин	8090	18 500
Саратовская 29		3700	10 000

* Трансляционная активность ПС измерялась в импульсах ^3H -лейцина/мин.

Видно, что ПС сорта Якутянка во всех вариантах опыта транслировались в 1,7—2,2 раза более эффективно, чем при ПС сорта Саратовская 29.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе обнаружены существенные различия в транскрипционной активности хроматина и трансляционной активности полирибосом, выделенных из проростков яровых пшениц сортов Якутянка и Саратовская 29.

Хроматин сорта Якутянка имеет приблизительно в 2 раза больше матричную активность, чем хроматин сорта Саратовская 29, не адаптированного к условиям Севера. У Саратовской 29, адаптированной в течение 12 лет к условиям Якутии, матричная активность хроматина возрастает в 1,6 раза (см. таблицу) по сравнению с неадаптированным сортом. По предварительным данным это связано с конформационными изменениями хроматина.

Установлено, что процессы транскрипции и трансляции у растений, так же как и у животных, регулируются гормонами [8—10]. В связи с этим можно допустить, что наблюдаемое увеличение матричной активности хроматина и полирибосом у акклиматизированного сорта Саратовская 29 обусловлено или увеличением содержания гормонов под действием специфических условий внешней среды (свет, температура, почва), или происходит в результате отбора форм растений с более высоким содержанием гормонов, присутствующих в тканях этого сорта. Эти предположения нуждаются в дальнейшей проверке.

Удельная трансляционная активность полирибосом из проростков Якутянки почти в 3 раза выше, чем у растений Саратовской 29 (см. рис. 2). Так как относительное содержание полирибосом разных размеров в препаратах ПС из проростков обоих сортов пшениц одинаково, то различия в трансляционной активности ПС, по-видимому, обусловлены различиями в свойствах самих ПС. В работе Л. А. Яковлевой с соавт. [10] показано, что трансляционная активность ПС из обработанных цитокинином (6-бензиламинопурином) семядолей тыквы в 2 раза превышает таковую из контрольных семядолей. Причем факторы, ответственные за возросшую трансляционную активность ПС, отмываются 0,175 М раствором KCl. В настоящей работе выделение ПС проводили в присутствии 0,4 М KCl; поэтому влияние лабильных факторов ПС можно исключить. Возможно, с ПС из сорта Якутянка прочно связаны факторы, активирующие стадию элонгации трансляции или уменьшающие время терминации. Поскольку в рассматриваемой системе отсутствует реинициация синтеза белка, этап инициации мы не рассматриваем.

Другое объяснение обнаруженного в настоящей работе различия в трансляционной активности ПС двух сортов пшеницы может заключаться в разной трансляционной активности мРНК, входящих в состав ПС. Известно, что после введения крысам гидрокортизона мРНК печени обладает большей матричной активностью, чем мРНК из печени крыс, не получавших гормон [11].

Полученные результаты подтверждают точку зрения, что более быстрое развитие пшеницы сорта Якутянка и большее содержание белка в зернах этой пшеницы по сравнению с Саратовской 29 связано с активацией процессов транскрипции и трансляции у адаптированного сорта. Доказано, что регуляторами этих процессов у растений являются фитогормоны [8, 9], поэтому можно предположить, что относительное содержание гормонов (стимуляторов роста) или чувствительность к ним у Якутянки выше, чем у Саратовской 29, что и обуславливает в конечном итоге активацию процессов биосинтеза белка.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск;
Институт биологии
ЯФ СО АН СССР, Якутск

Поступила в редакцию
14/VI 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Бошпер Д. Молекулярная биология развития. М., 1967.
2. Huang R. C., Bonner J. Histone a suppressor of chromosomal RNA synthesis.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1962, v. 48.
3. Tepfer D., Fosket D. A. Phosphorylation of ribosomal proteins in soybean.— Phytochemistry, 1975, v. 14.
4. Кулаев С. П., Холодарь А. В., Чекуров В. М., Мертвецов Н. П. Влияние гибберелловой кислоты на синтез РНК у карликового гороха.— Биохимия, 1982, т. 47.
5. Roberts V. E., Paterson B. M. Efficient translation of tobacco mosaic virus RNA and rabbit globin 9s RNA in a cell free system from commercial wheat germ.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973, v. 70.
6. Lowry O. M., Rosebrough N. I., Farr A. L., Randall R. I. Protein measurement with Folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, v. 193.
7. Schmidt C., Tannhauser S. J. A method for the determination of DNA, RNA and phosphoprotein in animal tissues.— J. Biol. Chem., 1945, v. 161.
8. Кораблева Н. П. О механизме действия фитогормонов на синтез нуклеиновых кислот и белка.— В кн.: Рост растений. Первичные механизмы. М., 1978.

9. Кулаев О. П. О регуляции экспрессии генов у растений.— Физиология растений, 1978, т. 25.
10. Яковлева Л. А., Клячко М. Л., Кулаев О. П. Действие 6-бензиламинопурица на включение ¹⁴C-лейцина в белок в бесклеточной системе из изолированных семядолей тыквы.— Молек. биол., 1977, т. 11.
11. Мертвецов Н. П., Чесноков В. П., Блинова Н. П. и др. Влияние гидрокортизона на свойства полирибосом печени крыс, метаболизм и матричную активность поли-A-содержащей РНК.— Биохимия, 1978, т. 45, вып. 5.

V. A. Saprykin, S. N. Kilev, V. G. Ajekseev,
T. M. Sherbacova, M. S. Egorova, V. M. Tchekurov,
N. P. Mervetzelov

FUNCTIONAL ACTIVITY OF CHROMATIN AND POLYRIBOSOMES FROM WHEATS ADAPTED TO THE NORTH

It was demonstrated in vitro that in the RNA — polymerase system template activity of the chromatin received from 6 — days wheat seedlings of sort Jakutjanka regioned in Jacutia is approximately two times as high as that of chromatin of the wheat of the sort Saratovska 29 unadapted to the North.

The specific translational activity of polyribosomes from ethyolated seedlings had determined in cell-free protein — synthesing system from a wheat embryo. It was approximately 3 times as high in the sort Jakutjanka as that in the sort Saratovska 29. A processes of transcription and translation are likely to rather intensify in the wheats, adapted to the North, as compared with the unadapted wheats. This permits for them to mature during a short north summer.

УДК 547.963.32

А. В. ВЕРШИНИН, Е. А. САЛИНА, В. А. ТОЛСТЫХ,
В. А. ПОТАПОВ, В. К. ШУМНЫХ

ИЗУЧЕНИЕ РЕПТЕРИРУЮЩИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ДНК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ

Исследования Р. Бриттена и Д. Коена [1] показали наличие в ДНК эукариот повторяющихся последовательностей, составляющих значительную часть генома. В связи с этим в последующие годы большое внимание было уделено изучению организации, состава и функций этого класса ДНК. Некоторые исследователи, изучавшие организацию растительных геномов [2], весь класс повторяющихся последовательностей разделили на три фракции в зависимости от величины Cot (равной произведению концентрации ДНК на время реассоциации): 1) очень быстро реассоцирующую (Cot = 0 — 0,01); 2) быстро реассоцирующую (Cot = 0,01 — 1,0) и 3) медленно реассоцирующую (Cot = 1,0 — 100). Однако в настоящее время более распространенным становится деление повторяющихся последовательностей на два кинетических класса: быстро реассоцирующие и умеренно реассоцирующие повторы [3—5].

Вместе с тем уже из работы Бриттена и Коена стало ясно, что объективный критерий для разделения этих гетерогенных по составу классов последовательностей отсутствует вследствие плавного характера кривой реассоциации ДНК. Поэтому исследователи для выделения отдельных фракций ДНК выбирают граничные значения Cot произвольно в интервале от 0,01 до 0,1 (наиболее часто используемые величины) и даже до 0,5 [6]. При этом количество прореассоциировавшей в этих интервалах ДНК значительно колеблется, как и количество ДНК, реассоцирующей при одинаковом значении Cot, у различных видов. Неоднозначность в количественной оценке последовательностей, составляющих два класса повторов, вероятно, является следствием недостаточной информации о качественных особенностях их первичной структуры. Логично предположить, что различная сложность разнообразного набора

повторяющихся последовательностей, особенности их нуклеотидного состава могут найти выражение в специфических свойствах, присущих лишь определенному набору повторов (индивидуальных характеристиках повторов). В данной работе исследуется способность быстрых и умеренных повторов ДНК пшеницы и ржи многократно копироваться (реентерировать) в реакции «ник-трансляции», катализируемой ДНК-полимеразой 1.

Явление реентерации изучалось в основном на искусственных олигонуклеотидах различного состава [7, 8]. А. Корнберг с соавторами [7] предложили модель одноцепочечного смещения или «скольжения», объясняющую механизм реентерации. Согласно этой модели ступенчатая репликация матрицы многократно повторяется и в результате синтезируется большая полимер. Наличие в геномах эукариот участков ДНК, в значительной степени обогащенных АТ- или ГЦ-парами [9—11], не исключает возможности их появления в процессе многократного копирования коротких фрагментов.

В настоящей работе показано, что индивидуальной характеристикой определенного класса повторов у злаков может являться способность их ДНК реентерировать в реакции «ник-трансляции», причем АТ-богатые участки реентерируют в значительно большей степени, чем ГЦ-пары.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

ДНК из зародышей пшеницы *Triticum aestivum* ($2n = 42$) и ржи *Secale cereale* ($2n = 14$) выделяли по методу Мармура, Лейна [12] с модификациями, включающими фенольную обработку [13]. От полисахаридов, РНК и белков ДНК очищали, обрабатывая соответствующими ферментами: α -амилазой, РНКазой и проназой. Полученную высокомолекулярную ДНК с минимальными примесями РНК (до 5%) и белков (1—2%) фрагментировали ультразвуковой обработкой до 200—400 н.п.

Разделение ДНК на быстро и умеренно реассоциирующие фракции осуществляли с помощью хроматографии на гидроксипатите [1]. Предварительно ДНК денатурировали кипячением в течение 10 мин в 0,12 М KH_2PO_4 , pH 6,8 и ренатурировали при 60°C до нужного значения Cot. Процесс останавливали резким охлаждением. Одно- и двухцепочечные фракции разделяли на колонке с ГАПом при 60°C. Одноцепочечную фракцию (умеренные повторы) смывали 0,12 М KH_2PO_4 , pH 6,8, двухцепочечную (быстрые повторы) — 0,5 М KH_2PO_4 , pH 6,8. Пробы обессоливали на Сефадексе G-50, предварительно измерив в них количество ДНК спектрофотометрически.

Изучение реентерации повторяющихся последовательностей проводили с помощью реакции «ник-трансляции». Обычно реакцию «ник-трансляции» используют для получения меченой ДНК и ведут при температуре ниже 20°C [14]. При этом репарирующая репликация, катализируемая ДНК-полимеразой 1, происходит в полном соответствии с нуклеотидным составом исходной матрицы. При повышении температуры до 37°C наблюдается многократная репликация отдельных коротких участков ДНК (реентерация); возможно, с помощью одноцепочечного смещения по модели, предложенной в работе [7]. Наличие реентерации во фракциях повторяющихся последовательностей проверяли в присутствии ДНК-полимеразы 1, содержащей эндонуклеазную активность (производство ИИС НГУ, Новосибирск, уд. актив. 3000 е. а. на 1 мг белка). Состав реакционной смеси объемом 100 мкл: 0,05 М KH_2PO_4 , pH 7,3; 0,008 М MgCl_2 ; 30 нмоль ДНК; по 100 нмоль ТТР, dGTP, dCTP и (³H)-dATP. Пробы отбирали через 3 ч. Непрореагировавшие в пробе трифосфаты удаляли с помощью гель-фильтраций через Сефадекс G-50. В качестве контроля параллельно вели реакцию при 14°C. О наличии реентерации в пробе судили по увеличению количества ДНК и включению метки.

Поиск граничного значения Cot для разделения повторяющихся последовательностей по способности к реентерации проводили следую-

щим образом. Одноцепочечную ДНК элюировали с ГАПа после реассоциации до определенного значения Cot (величины Cot проверяли от 0,01 до 0,1). Далее, одноцепочечную ДНК обессоливали, реассоциировали до Cot = 100 и проводили с ней реакцию «ник-трансляции». Если реентерация наблюдалась, проверяли следующее, более высокое значение Cot.

Для определения нуклеотидного состава ДНК использовали метод ферментативного гидролиза, который осуществляли с помощью эндонуклеазы из *Serratia marcescens* (производство НИКТИ БАВ, Новосибирск), фосфодиэстеразы («Millipore», США) и щелочной фосфатазы («Sigma», США). Фрагменты ДНК в 0,05 М *tris*-HCl буфере pH 8,2 с 0,03 М MgSO_4 гидролизывали эндонуклеазой в течение 1 ч при 37°C. Далее, увеличивая концентрацию *tris*-HCl буфера, доводили pH до 8,9 и добавляли в среду ZnCl_2 до конечной концентрации 0,05 М. Гидролиз фосфодиэстеразой проводили в течение 1 ч, после чего добавляли щелочную фосфатазу и вели гидролиз в течение ночи. Полученные в результате гидролиза дезоксирибонуклеозиды разделяли на хроматографе «Altex» (США). В качестве носителя использовали силикагель Ultrasphere ODS, размер сферических гранул 5 микрон, в качестве элюента — 0,01 М *tris*-ацетатный буфер pH 8,0 с 10%-ным метанолом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего необходимо было определить, обладают ли способностью к реентерации все повторяющиеся последовательности ДНК исследуемых видов или это свойство характерно лишь для ее определенных фракций. С этой целью быстрые и умеренные повторы разделили хроматографией на ГАПе после реассоциации до Cot = 0,05 и с каждой фракцией ДНК провели реакцию «ник-трансляции» при 37°C. Как показали исследования А. Белмена и Г. Бирни [15], в реакции «ник-трансляции», проводимой при температуре ниже 20°C, наибольшее количество замещения дезоксирибонуклеотидов составляет 60%. При этом наблюдается уменьшение размеров фрагментов ДНК. Следовательно, о наличии реентерации в повторе свидетельствует включение метки, превышающее 60%, и увеличение количества ДНК после реакции «ник-трансляции». Как видно из табл. 1, у пшеницы наблюдается трехкратное увеличение количества ДНК в быстрых повторах, когда в качестве матрицы использовалась быстро реассоциирующая фракция. На наличие в них реентерации ука-

Таблица 1

Сравнение способности к реентерации у быстро и умеренно реассоциирующих фракций ДНК злаков

Вид	Фракция ДНК	Количество ДНК после реакции, % к исходному	Включенные метки, %	Наличие реентерации
Пшеница	Быстрые повторы	300	250	+
	Умеренные повторы	100	30	—
Рожь	Быстрые повторы	400	330	+
	Умеренные повторы	100	30	—

Таблица 2

Определение граничного значения Cot для разделения быстро и умеренно реассоциирующих фракций ДНК пшеницы по способности к реентерации

Cot	Количество реассоциированной ДНК, % от общего	Количество ДНК после реакции, % к исходному	Включение метки, %	Наличие реентерации
0,01	7,2±0,9	166±18	100	+
0,02	10,3±1,6	120±10	65	+
0,03	12,7±1,5	100	30	—
0,04	14,5±1,8	100	30	—
0,10	23,0±2,6	100	30	—

Таблица 3
 Определение граничного значения Cot для разделения быстро и умеренно реассоциирующих фракций ДНК ржи по способности к реинтерации

Cot	Количество реассоциированной ДНК, % от общего	Количество ДНК после реакции, % к исходному	Включение метки, %	Наличие реинтерации
0,01	6,5±0,7	161±15	115	+
0,02	9,4±1,1	128±11	72	+
0,03	13,1±1,4	100	30	—
0,04	15,0±1,5	100	30	—
0,10	20,8±2,3	100	30	—

чение метки составило 330%. В умеренных повторях ржи реинтерация не наблюдалась.

Таким образом, результаты опытов указывают на присутствие последовательностей, способных к реинтерации во фракции быстро реассоциирующей ДНК пшеницы и ржи. Способность к реинтерации, по-видимому, является специфическим свойством быстрых повторов ДНК пшеницы и ржи, одной из их индивидуальных характеристик. В связи с этим представляло интерес определение для каждого исследуемого вида растений граничного значения Cot, при котором бы все реинтерующие последовательности отделялись от основной массы ДНК и входили в состав быстро реассоциирующей фракции. В табл. 2 и 3 приведены результаты поиска граничного значения Cot для разделения быстро и умеренно реассоциирующих фракций ДНК пшеницы и ржи. Наличие или отсутствие реинтерации определяли во фракции умеренных повторов, элюируемых с ГАПа в 0,12 М КН₂РО₄ после реассоциации до значений Cot в интервале от 0,01 до 0,1. При этом количество реассоциированной ДНК, или фракции быстрых повторов, увеличивается с 5—7 до 20—23%. Эти данные хорошо согласуются с результатами работы [16], в которой при Cot = 0,1 выход двухцепочечной фракции составлял 7—8%, при Cot = 0,02—10—11%, а при Cot = 0,10—18—20%. В наших опытах с ростом значений Cot реинтерация наблюдалась в умеренно реассоциирующей ДНК, отделяемой от быстрых повторов лишь при Cot = 0,01 и 0,02, на что указывало увеличение в них количества ДНК после реакции «ник-трансляции» и включение метки, превышающее 60%. При более высоких значениях Cot умеренные повторы теряют способность реинтерировать.

Таким образом, реинтерующие последовательности оказываются во фракции быстрых повторов ДНК пшеницы и ржи, отделяемой от умеренных повторов при Cot ≥ 0,02. Большое сходство результатов, полученных для ДНК пшеницы и ржи, по-видимому, обусловлено эволюционной близостью этих видов злаков. Р. Флавелл с соавторами [17, 18], проводя сравнительный анализ ДНК пшеницы и ржи, также обнаружили значительное сходство кинетических классов у этих видов. Однако для других видов растений граничные значения Cot, вероятно, будут колебаться вследствие разной сложности и количественного содержания повторяющихся последовательностей.

Ниже приведены результаты определения нуклеотидного состава реинтерующих последовательностей ДНК методом ферментативного гидролиза:

Фракция ДНК	A+T/G+C
Исходная	1,24
Быстрые повторы до реакции	1,55
Быстрые повторы после реакции	2,85

В наших опытах отношение A+T/G+C в исходной ДНК пшеницы равно 1,24 и хорошо согласуется с величиной 1,22, приводимой в [19].

зывает и высокий процент включения метки (250%). В умеренных повторях увеличения количества ДНК не отмечалось, относительно низким оставался и процент включения метки (30%). Подобные результаты были получены для повторяющихся последовательностей ДНК ржи, где в быстрых повторях отмечалось четырехкратное увеличение количества ДНК, а вклю-

Оказалось, что фракция быстро реассоциирующих последовательностей по сравнению с исходной ДНК обогащена содержанием АТ-пар, на что указывает увеличение отношения А+Т/Г+Ц до 1,55. После реакции «ник-трансляции», т. е. в процессе реинтерации, оно увеличивается в еще большей степени и достигает величины 2,85. Такой рост этого отношения указывает, что наблюдаемое в ходе опытов восьмикратное увеличение общего количества ДНК после реакции обеспечивается в основном за счет реинтерации АТ-пар. Но если бы такой прирост ДНК проходил исключительно за счет реинтерации АТ-пар, то отношение А+Т/Г+Ц должно было бы равняться 2,1. Таким образом, ГЦ-последовательности также способны реинтерировать, но в значительно меньшей степени, чем АТ-пары.

Можно предположить, что одной из причин, обуславливающих способность быстро реассоциирующей ДНК реинтерировать в реакции «ник-трансляции», является повышенное содержание в ней АТ-пар. К сожалению, в литературе отсутствуют данные, раскрывающие механизм данного процесса. Однако в связи с тем, что только быстро реассоциирующая ДНК способна реинтерировать, нам представляется возможным использовать это свойство для разграничения быстрых и умеренных повторов.

Авторы приносят глубокую благодарность А. Г. Ромащенко за постоянный интерес к работе и большую помощь при обсуждении результатов.

Институт цитологии и генетики
 СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
 14/II-1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Britten R. J., Kohne D. F. Repeated sequence in DNA.— Science, 1968, v. 161.
2. Ranjekar P. K., Pallota D., Lafontain J. G. Characterisation of repetitive DNA in barley and wheat.— Biochim. Biophys. Acta, 1976, v. 425.
3. Appels R., Driscoll C., Peacock W. J. Heterochromatin and highly repeated DNA sequences in rye.— Chromosoma, 1978, v. 70.
4. Gerlach W. L., Peacock W. J. Chromosomal location of highly repeated DNA sequences in wheat.— Heredity, 1980, v. 44.
5. Мирошниченко Г. П. Некоторые проблемы исследования ДНК высших растений.— Успехи соврем. биол., 1979, т. 88.
6. Филимонов И. Г., Мартакова Н. А., Попов Л. С. и др. Организация нуклеотидных последовательностей ядерной ДНК зародышевой пшеницы.— Биохимия, 1982, т. 47.
7. Kornberg A., Bertsch L. L., Jackson J. F., Korana H. G. Enzymatic synthesis of deoxyribonucleic acid. XVI. Oligonucleotides as templates and the mechanism of their replication.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1964, v. 51.
8. Корана Г.— В кн.: Ферменты и синтез биополимеров. М., 1967.
9. Moreau J., Matyash-Smirnaguina L., Scherrer K. Systematic punctuation of eukaryotic DNA by A+T-rich sequences.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1981, v. 78.
10. Martin N. C., Miller D., Hartly J., Moynihan P., Donnellson J. E. The tRNA^{Ser} AGY and tRNA^{Arg} CGY genes form a gene cluster in yeast mitochondria DNA.— Cell, 1980, v. 19.
11. Hall L. M. C., Maden B., Edward H. Nucleotide sequence through the 18S—28S intergene region of a vertebrate ribosomal transcription unit.— Nucl. Acids Res., 1980, v. 8.
12. Marmur J., Lane D. Strand separation and specific recombination in deoxyribonucleic acids.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1960, v. 46.
13. Graham D. E. The isolation of high molecular weight DNA from whole organism or large tissue masses.— Anal. Biochem., 1978, v. 85.
14. Rigby D. W. J., Dickman M., Rhodes C., Berg P. Labelling deoxyribonucleic acid to high specific activity in vitro by nick-translation.— J. Mol. Biol., 1977, v. 113.
15. Balmain A., Birnie G. D. Nick translation of mammalian DNA.— Biochim. Biophys. Acta, 1979, v. 561.
16. Smith D. B., Flavell R. B. Characterisation of the wheat genome by renaturation kinetics.— Chromosoma, 1975, v. 50.
17. Flavell R. B., Smith D. B., Rimpau J. Repeated sequence DNA relationships in four cereal genomes.— Chromosoma, 1977, v. 63.
18. Rimpau J., Smith D. B., Flavell R. B. Sequence organisation analysis of the wheat and rye genomes by interspecies DNA/DNA hybridisation.— J. Mol. Biol., 1978, v. 123.
19. Уотсон Д. Д. Молекулярная биология гена. М., 1967.

THE STUDY OF THE REITERATING DNE SEQUENCES IN SOME CEREAL SPECIES

Highly and moderately repeated DNA sequences in the genomes of wheat and rye were separated by hydroxyapatite chromatography after reassociation to various values Cot . The capacity of these fraction for reiteration during the nick-translation was studied. This reaction was catalysed by DNA-polymerase I and was carried at 37°C.

It is concluded that the capacity for reiteration is a property of high repeats only when they are separated at $Cot \geq 0,02$. In this case it can serve as an individual characteristic of rapidly reassociating DNA of wheat and rye. Analysis of the nucleotide composition demonstrated that those regions are capable for reiteration which contain both AT and GC pairs. The sequences containing rich in AT pairs reiterate to a higher degree.

УДК 576.312

Г. А. ЗАПИНЕВ

РАСТЯНУТЫЕ ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ, МЕТОД МИКРОКЛОНИРОВАНИЯ ДНК И ИДЕЯ ЭНЦИКЛОПЕДИИ ГЕНОВ

Успехи в развитии молекулярных методов исследования ДНК привели в последние годы к формированию, так называемой, геномной технологии, в основе которой лежит возможность клонирования и анализа первичной последовательности ДНК, выделенной из генома [1]. Однако возможности собственно геномной технологии ограничены анализом фрагментов ДНК длиной до 10^4 — 10^5 п. о., тогда как геномы высших организмов содержат около 10^8 п. о. Поэтому при анализе современных возможностей и перспектив изучения генома эукариот необходимы новые методические подходы к решению этой проблемы [2].

В настоящей работе мы предлагаем для исследования политенных хромосом двукрылых идею геномной технологии, которая может быть одним из подходов к исследованию организации ДНК на уровне целого генома.

Основная идея геномной технологии заключается в том, что ДНК каждого диска политенной хромосомы необходимо перевести в банк клонированных фрагментов ДНК, естественно, сохранив при этом маркировку каждого диска по цитологической и генетической карте.

Если политения, т. е. существование 10^2 — 10^4 копий молекул ДНК в одной хромосоме позволила картировать хромосому цитологическими и генетическими методами, то геномная технология позволит подключить к анализу ДНК политенной хромосомы всю мощь биохимических методов. Другими словами, геном двукрылых станет таким же доступным для анализа, как геномы бактерий и вирусов.

В основе геномной технологии лежат три группы идей и методов:

1. Растяжение политенной хромосомы.
2. Микроклонирование ДНК.
3. Энциклопедия генов.

1. Молекулярно-цитологическое исследование политенной хромосомы [3—7] представлено на рис. 1.

Сложная и плотная упаковка ДНК в дисках политенной хромосомы не позволяет использовать цитологические методы для «чтения» информации, содержащейся в ДНК одного (каждого) диска.

А. Растяжение «приводит эту информацию в читаемый вид».

В. Растяжение позволяет вырезать для клонирования ДНК из части диска.

Гибридизация клонированных фрагментов ДНК, выделенной из одного диска, с этим же диском в растянутом состоянии позволяет исследо-

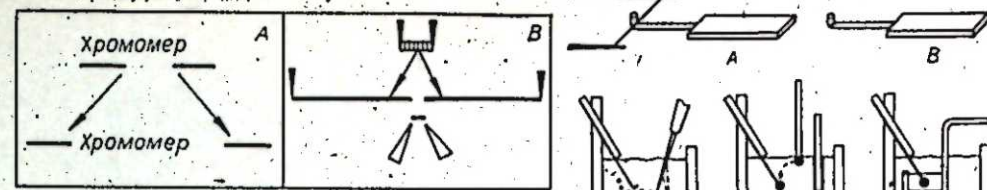


Рис. 1.

довать организацию первичной последовательности не только отдельных фрагментов ДНК, но и всей ДНК данного диска.

Другими словами, методы растяжения заполнили брешь между цитологическими методами исследования хромосомы и молекулярными методами исследования ДНК.

2. Метод микроклонирования ДНК, выделенной из участка политенной хромосомы, впервые был предложен в работе [8]. Авторам впервые удалось разработать метод получения клонов из микроколичеств ДНК. Однако разрешающая способность этого метода не высока — выделенный участок хромосомы содержит несколько дисков. Кроме того, в работе использована сложная техника получения и применения микропипеток. Следующий вариант метода [9] позволил выделять ДНК из одного диска политенной хромосомы, но весьма сложным способом, используя ультрамикротомную технику. Нами был предложен способ выделения ДНК из участка растянутой политенной хромосомы размером меньше одного диска и развита простая техника получения микрокапель объемом 10^{-3} — 10 нл и работы с ними (рис. 2) [10].

Схема метода микроклонирования ДНК, выделенной из участка растянутой политенной хромосомы:

А. Стеклой нитью прикасались к выбранному участку растянутой хромосомы. Физиологический раствор из камеры удаляли. Хромосома, высыхая, прилипла к нити. Выступающие концы хромосомы удаляли.

В. Участок растянутой хромосомы, по длине равный диаметру нити, оставался в основании крючка. Диаметр нити 5 мкм и более. Отметим для сравнения, что длина среднего диска политенной хромосомы хирономуса после растяжения в 100 раз составляет 10—20 мкм [6].

С1. Гибкой металлической иглой разбивали каплю протенназы, лежащей на дне масляной камеры на микрокапли.

С2. Выбирали микрокаплю диаметром 100 мкм (объем 0,5 нл) и переносили на крючок. Участок хромосомы оказывался внутри капли протенназы.

Д3. Тонкую стеклянную нить макали в насыщенный водный раствор фенола, затем опускали эту нить в масляную камеру и вынимали.

Д4. Капля фенола, опускаясь, прикасалась к рабочей капле и обволакивала ее.

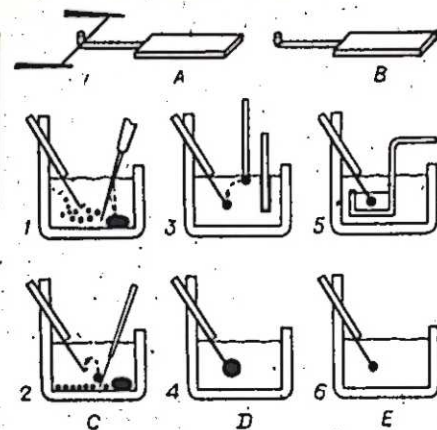
Е5. В камеру вводили небольшой ковш, до половины наполненный хлороформом и сверху вазелиновым маслом. Фенол мгновенно растворялся в хлороформе, а растворимый в вазелиновом масле хлороформ не успевал проникнуть в основную камеру.

Е6. После удаления ковши в масляной камере оставалась микрокапля раствора ДНК. Далее к ней добавляли микрокаплю раствора рестриктазы (см. рис. 2, А) и т. д.

3. На рис. 3 представлена идея энциклопедии генов (ЭГ). ЭГ — инвентаризованная в процессе получения библиотека клонированных фрагментов ДНК района политенной хромосомы (всей хромосомы, генома).

А. Схема построения энциклопедии генов.

Рис. 2.



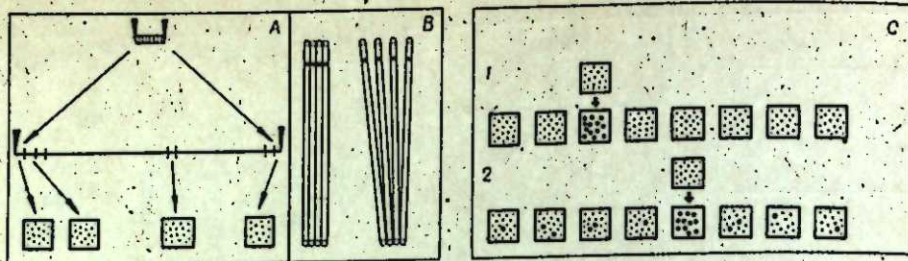


Рис. 3.

Выбранный район политенной хромосомы (всю хромосому) необходимо разделить на несколько участков. В идеальном варианте число участков должно быть равно числу дисков в этом районе. Далее из каждого участка необходимо получить библиотеку клонированных фрагментов ДНК. Поскольку положение всех участков друг относительно друга известно и сопоставимо с цитологической картой хромосомы, всю сумму клонов ДНК выбранного района (всей хромосомы) можно рассматривать как инвентаризованную библиотеку генов. Если такую суммарную библиотеку называть ЭГ, то каждую библиотеку отдельного участка можно рассматривать как том энциклопедии.

В. Способ разделения политенной хромосомы на участки. Район хромосомы, содержащий известное число дисков (всю хромосому), после растяжения помещали на кассету из нескольких десятков вплотную расположенных стеклянных нитей. После высушивания хромосома прилипла к нитям. Последующее разделение нитей приводило к тому, что растянутая хромосома рвалась между нитями и на каждой нити оставался участок, по длине равный диаметру нити. Существенно, что такой способ гарантирует отсутствие перекрытия соседних участков и отсутствие потерь хромосомного материала между ними. Далее каждую нить помещали в отдельную камеру и проводили необходимые процедуры (см. рис. 2).

С. Схема внутритомной инвентаризации ЭГ. Методом молекулярной гибридизации на фильтрах, т. е. технически существенно эффективнее и быстрее, чем методом гибридизации *in situ* с политевыми хромосомами (особенно при больших объемах работы), можно провести внутритомную инвентаризацию клонов ДНК каждого тома ЭГ, т. е. определить, в каких еще томах энциклопедии содержатся фрагменты ДНК, гомологичные ДНК данного клона данного тома. В случае, если один том содержит ДНК одного диска, такая внутритомная инвентаризация равносильна локализации каждого клона ЭГ в политенной хромосоме с точностью до диска. Например, некоторые возможные варианты гибридизации суммы всех клонированных фрагментов ДНК одного тома с ДНК остальных клонов ЭГ:

1. Все клонированные фрагменты ДНК данного тома не гомологичны ДНК остальных томов.

2. В каждом томе ЭГ есть клоны ДНК, гомологичной (полностью или частично) ДНК какого-то клона исследуемого тома.

Отметим в заключение, что в настоящее время технически реально получение такой энциклопедии генов генома хирономуса, в которой каждый том представляет собой библиотеку клонированных фрагментов ДНК участка политенной хромосомы величиной в один диск.

Автор выражает благодарность С. В. Масичу и И. И. Кикнадзе за плодотворные обсуждения и помощь в работе, Д. К. Белиову и Р. И. Салганику за поддержку развиваемого направления работы.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
15/II 1984

ЛИТЕРАТУРА

1. Maniatis T., Fritsch E. F., Sambrook J. Molecular cloning. A laboratory manual. Cold Spr. Harb. Lab., 1982.
2. Flavell R. The analysis of gene expression in higher organisms.—Trends Biochem Sci., 1980, December.
3. Зайинев Г. А. Растяжение политевых хромосом.— В кн.: Структура и функции нуклеиновых кислот и нуклеопротеидов. М., 1974.
4. Груздев А. Д., Зайинев Г. А., Резник П. А. Растянутые политевые хромосомы — модель для изучения функциональной организации хромосом эукариот.— Цитология, 1975, т. 17.
5. Зайинев Г. А., Груздев А. Д., Резник П. А. Получение и свойства растянутых политевых хромосом. I. Метод.— Цитология, 1977, т. 19.
6. Зайинев Г. А. Разработка и применение метода контролируемого растяжения для исследования политевых хромосом. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1979.
7. Zainiev G. A. A review of methods developed for controlled stretching of isolated unfixed polytene chromosomes.— In: Abstr. Intern. Symp. "Organization and expression of tissue-specific genes". Novosibirsk, 1982.
8. Scalenghe F., Turco E., Edström I. E. et al. Microdissection and cloning of DNA from a specific region of *Drosophila melanogaster* polytene chromosomes.— Chromosoma, 1981, v. 82.
9. Frey M., Koller T., Lezzi M. Isolation of DNA from single microsurgically excised bands of polytene chromosomes of *Chironomus*.— Chromosoma, 1982, v. 84.
10. Zainiev G. A., Baumlein H., Wobus U. et al. Microcloning of DNA from the microdissected A1-2 region of *Chironomus thummi* polytene chromosome IV.— Chromosoma, in press.

G. A. Zainiev

STRETCHED POLYTENE CHROMOSOMES, METHOD OF DNA MICROCLONING AND IDEA OF GENE ENCYCLOPEDIA

The method of controlled stretching of polytene chromosome is developed for closing the gap between cytological structure of chromosome and molecular organization of DNA. A mechanically stretched chromosome becomes a bundle of straightened out DNA fibrils. After stretching the length of an elongated chromosome region and its DNA become almost equal. It makes it possible to isolate DNA from a stretched chromosome region smaller than a band long. The combination of stretching and microcloning made the genomes of *Chironomus* and *Drosophila* as available for research as those of bacteria and viruses.

УДК 576.8 : 631

Г. Г. МАЙСТРЕНКО

ОЦЕНКА ДЕЙСТВИЯ НИТРАТНОГО АЗОТА НА НИТРАТРЕДУКТАЗНУЮ АКТИВНОСТЬ, СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ПРОДУКТИВНОСТЬ СОИ, ИНКУБИРОВАННОЙ И НЕИНКУБИРОВАННОЙ КЛУБЕНЬКОВЫМИ БАКТЕРИЯМИ

Известно, что симбиоз бобовых растений с клубеньковыми бактериями выполняет функцию азотфиксации и имеет важное значение для сельскохозяйственного производства.

Вместе с тем в литературе появляются сведения, позволяющие предполагать более широкие возможности симбиотического аппарата бобовых растений. Еще в 1960 г. отмечено, что клубеньки сои, вигны имеют высокую нитратредуктазную активность (НРА) в период активного роста растений [1]. Позднее сделана попытка оценить значение клубеньков сои и люцерны в восстановлении нитратного азота и доказано, что нитраты могут восстанавливаться в клубеньках [2, 3]. В нашей предыдущей работе при сравнении изменения продуктивности инокулированных и неинокулированных растений клевера, сои, эснарцета после внесения

минерального азота в почву отмечено лучшее усвоение азота растениями с симбиотическим аппаратом [4]. На основе этих данных можно допустить, что клубеньки бобовых выполняют еще одну функцию. Ее изучение представляет интерес как в теоретическом, так и в практическом плане.

Задачи настоящей работы состояли в сравнении динамики НРА, продуктивности сои и содержания азота в надземной массе инокулированной и неинокулированной сои после внесения в субстрат 9 мМ NO_3^- .

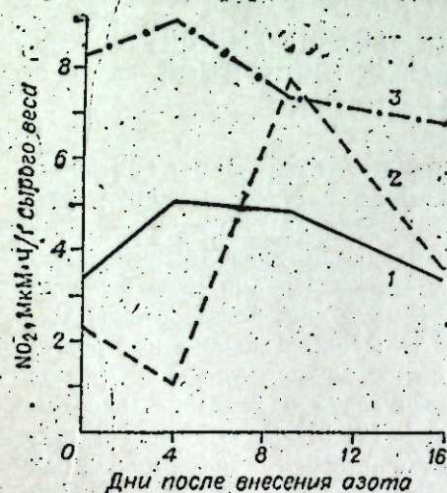
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служила *Glycine max* (L.) Merr. Для культивирования сои (сорт Омская 3) использован вегетационный метод в сочетании с контролируемыми условиями выращивания в фитотроне [5]. В качестве питательного раствора, вносимого в песчаный субстрат, служила среда Гельригеля, в составе которой азот находился в нитратной форме. Перед посевом питательная среда с 0,48 мМ NO_3^- вносилась в сосуды. Через 4—6 нед. после образования на растениях клубеньков количество вносимого азота в питательной среде увеличивалось до 9 мМ NO_3^- . Во всех описываемых экспериментах неинокулированные растения считались контрольным вариантом, инокулированные — опытным. Инокуляция сои проведена путем обработки семян густой суспензией выделенного нами штамма *Rhizobium japonicum*. В контрольном варианте на протяжении всего исследуемого периода исключалась возможность инфицирования растений клубеньковыми бактериями. Для определения НРА в органах сои использован метод Яворски [6]. Продуктивность растений оценивалась по сухому весу. Общий азот определялся после сжигания колориметрически [7]. Анализировалось не менее 9 растений из четырех повторных сосудов. Оценка действия нитратов дана через 17—20 дней после их внесения, этого времени достаточно для израсходования нитратов растениями [8]. Статистическая обработка данных проведена по Доспехову [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние внесения в питательную среду 9 мМ NO_3^- на динамику НРА в органах сои. Полученные нами результаты подтверждают данные других авторов [2] об отсутствии нитратредуктазы (НР) в корнях сои; а также то, что после внесения нитрата в субстрат ни в контроле, ни в опыте фермент в корнях не индуцируется. Следовательно, для использования растениями минерального азота и трансформации его в органические формы необходима индукция и поддержание на достаточно высоком уровне НРА в надземной части растений и, возможно, в клубеньках.

Динамика НРА в листьях опытных и контрольных растений сои различна (см. рисунок). Пики подъема активности фермента в обоих вариантах наблюдаются в разные сроки. У контрольных растений наивысшая активность НР индуцируется через 4 дня после внесения в субстрат нитратов.



Динамика НРА при внесении 9 мМ NO_3^- растениям сои в возрасте 1 мес. 1 — лист контрольных растений, 2 — лист опытных растений, 3 — клубеньки.

У опытных растений в это время активность фермента наименьшая, однако в последующие дни она возрастает и к 9-му дню после внесения нитратов достигает своего максимума. Как видно из рисунка, отличия в динамике НРА в надземной части контрольных и опытных растений в значительной степени определяются участием в нитратредукции симбиотической системы. В период падения НРА в листьях опытных растений наблюдается ее наивысший подъем в клубеньках. На основе наших многократных исследований отмечаем, что ферментативная активность в клубеньках сои значительно выше, чем в надземной массе. Если принять во внимание тот факт, что корневая НР у сои всегда отсутствовала, можно считать, что НРА в клубеньках сои имеет эндофитное происхождение. Таким образом, нитраты, поступающие в корневую систему растений из питательной среды, могут восстанавливаться с участием клубеньков, и инфицированные клубеньковыми бактериями растения будут иметь преимущества в использовании нитратного азота.

НРА в однолетних клубеньках сои, выращенной на субстрате с дополнительной питательной средой без азота (контроль) и с азотом (опыт), имеет значительные отличия. Они состоят в том, что при отсутствии поступления азота из субстрата НРА клубеньков постепенно снижается почти до нуля, в то время как через четыре дня после внесения нитратов она возрастает, в дальнейшем снижается, но на протяжении всего сравниваемого периода сохраняется на достаточно высоком уровне:

Вариант опыта	Дни после внесения питательной среды без азота и с азотом			
	0	4	9	16
Контроль	8282 *	6633	4417	5
Опыт	8282	9038	7295	6784

* НРА в мкМ нитрита на 1 г сырого веса за 1 ч. Данные достоверны на 1% уровне значимости.

Изменение в содержании общего азота в надземной массе сои после дополнительного внесения в субстрат 9 мМ NO_3^- . Через 10 и 17 дней после внесения в субстрат нитратов содержание общего азота в надземной массе инокулированных растений стало больше на 15—20%, чем у неинокулированных растений. При этом отметим, что в начале эксперимента до внесения в субстрат нитратов варианты опыта различались по содержанию азота в надземной массе сои.

В дальнейшем отличия в содержании азота (мг/г сух. веса) в надземной массе контрольных и опытных растений становились более значительными:

Вариант опыта	Дни после внесения азота		
	0	10	17
Контроль	62,5 *	71,3	82,9
Опыт	71,8	83,0	99,5

* Приведены средние данные из 3 повторностей.

Вероятно, симбиотическая система инокулированных растений способствует восстановлению добавленного в субстрат нитратного азота, поскольку известно, что азотфиксация ингибируется при внесении азота.

Таким образом, на основе наших экспериментов установлено, что после добавления нитратов в питательную среду и их использования растениями сои в надземной массе инокулированных растений накапливается большее количество азота, чем у неинокулированных, что в пересчете на сырой протеин также дает более высокие показатели. Поскольку суммарная НРА инокулированной сои также выше, то можно считать, что нашими экспериментами подтверждены результаты, полученные другими авторами [10], о наличии связи между активностью нитратредуктазы растений и содержанием в них азота.

И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ, Т. Г. КРИВОЩЕКОВА

ЗНАЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ПОЧВЫ
ДЛЯ РАЗВИТИЯ КОРНЕВОЙ ГНИЛИ ПШЕНИЦЫ

Интенсификация сельского хозяйства связана с решением многих проблем. Среди них важное значение имеет борьба с почвенными инфекциями растений. Для выработки мероприятий, способствующих снижению уровня заболеваемости, необходимо всестороннее изучение биологии патогена и условий его жизнедеятельности.

Как известно, внедрению возбудителя корневой гнили — гриба *Bipolaris sorokiniana* в растущие пшеницы предшествует прорастание в почве покоящихся форм. Именно на этой стадии повышается зависимость развития гриба от различных факторов. Среди биологических факторов, воздействующих на грибы на этой стадии, наиболее изучено явление фунгистазиса [1—4]. Однако связи патогена с другими компонентами биоценоза не ограничиваются фунгистазисом, они много сложнее и включают в себе все виды существующих экологических взаимоотношений. Поэтому можно предполагать, что на развитие фитопатогенных грибов наряду с физико-химическими факторами влияет и биологическое состояние почвы. Для доказательства этого предположения проведена экспериментальная работа, результаты которой излагаются ниже.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились в 1978—1980 гг. на базе стационара Новосибирского сельскохозяйственного института на южном черноземе Кулундинской степи при разных способах обработки почвы и при внесении минеральных удобрений.

Численность конидий возбудителя корневой гнили пшеницы *B. sorokiniana* в почве определяли методом флотации [5]. Развитие и распространение болезни изучали дифференцированно по органам растения [6] и вычисляли в процентах по приведенным в работе формулам [7]. Численность микроорганизмов учитывали общепринятыми методами на четырех средах: на МПА (бактерии), КАА (бактерии и актиномицеты), среде Мишустинной с выщелоченным агаром (олигонитрофильные микроорганизмы) и среде Чапека с подкислением (грибы). Антагонистов по отношению к *Bipolaris sorokiniana* выделяли по методу Егорова [8]. Для определения биологической активности почвы использовали следующие показатели: выделение почвой углекислого газа [9], целлюлозолитическую [10], протеолитическую [11, 12] и аммонифицирующую [13] активность. Антагонистов определяли до вида по Дж. Берги [14], Л. И. Курсанову [15] и Н. М. Пидопличко [16]. Зависимость между микробиологическими и фитопатологическими показателями устанавливали с помощью вычисления коэффициента множественной линейной корреляции по методу Б. А. Доспехова [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Проведенные нами исследования показали, что между биологическим состоянием почвы и развитием обыкновенной корневой гнили яровой пшеницы, а также численностью конидий возбудителя болезни *B. sorokiniana* в почве существует определенная зависимость (табл. 1). Она иногда выражается в отрицательной корреляционной связи большой силы, в некоторых случаях проявляется на уровне тенденций. Обнаружена отрицательная связь большой силы между общей биологической активностью почвы (определяемой по выделению CO_2) и развитием и распространенностью болезни (выраженной в процентах). Особенно сдер-

Действие нитратного азота на продуктивность инокулированных и неинокулированных растений. В наших экспериментах с соей показано, что через 20 дней после внесения в субстрат нитратного азота сухой вес надземной массы инокулированных и неинокулированных растений сои отличается. Вес опытных (инокулированных) растений увеличился в сравнении с контролем на 42% ($\text{НСР}_{05} = 0,18$).

В условиях вегетационного опыта действие нитратного азота на семенную продуктивность растений в обоих вариантах трудно учесть. Можно отметить лишь тенденцию к увеличению семенной продуктивности инокулированных растений, что проявляется в образовании дополнительного стебля и закладке большего числа бобов.

Таким образом, при внесении равных количеств нитратного азота под растения сои обнаружено, что динамика НРА контрольных и опытных растений определяется развитием симбиотического аппарата. Во все изученные промежутки времени после внесения в субстрат нитратов общий уровень ферментативной активности инокулированных растений выше, чем у неинокулированных. При более высоких уровнях НРА инокулированные растения имели также повышенную продуктивность и большее содержание азота в пересчете на протенин. Это подтверждает предположение о существовании у симбиотического аппарата сои нитрат-восстанавливающей функции. Однако оценка практической значимости этой функции требует дальнейших исследований в полевых условиях.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/II 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Chente G., Evans H. J. Physiological studies on nodule nitrate reductase.— *Plant Physiol.*, 1960, v. 35, N 4.
2. Randall D. D., Russell W. J., Johnson D. R. Nodule nitrate reductase as a source of reduced nitrogen in soybean (*Glycine max*).— *Physiol. Plant.*, 1978, v. 44.
3. Vance C. P., Hagel G. H. Nitrate assimilation during vegetative regrowth of alfa alfa (*Medicago sativa* L.).— *Plant Physiol.*, 1981, v. 68.
4. Майстренко Г. Г. Действие минерального азота на разных этапах инфекционного процесса у бобовых растений.— В кн.: Материалы VI съезда ВМО. Рига, 1980, с. 34.
5. Майстренко Г. Г., Голубинская И. С. Влияние минерального азота и 2,4D на формирование симбиоза у бобовых растений с клубеньковыми бактериями и микрообитающими грибами.— Изв. СО АН СССР, 1981, № 10. Сер./биол. наук, вып. 2.
6. Jaworski E. G. Nitrate reductase assay in intact plant tissues.— *Biochem. and Biophys. research communication*, 1971, v. 43, N 6.
7. Пленков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., 1976.
8. Мишустин Е. Н., Лебедев Е. М., Черенков Н. П. Интенсификация химизации в земледелии и охрана природы (на примере азотных удобрений).— В кн.: Охрана природы и применение химических средств в сельском хозяйстве и лесном хозяйстве. Л., 1981.
9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1973.
10. Пешкова А. А., Хавкин Э. Е. Активность нитратредуктазы и ассимиляция нитратов в связи со скоростью роста проростков кукурузы.— *Физиол. растений*, 1980, т. 27.

G. G. Malsrenko

EVALUATION OF NO_3^- NITROGEN INFLUENCE ON NITRATE
REDUCTASE ACTIVITY, NITROGEN CONTENT
AND PRODUCTIVITY OF NODULATED
AND NONNODULATED SOYBEAN

The influence of nitrate nitrogen on induction of nitrate reductase activity, nitrogen content and productivity of nodulated and nonnodulated soybean was studied. All studied indexes were found to be higher in inoculated plants. The obtained data confirm indirectly of nitrate reduction function in soybean nodules.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между фитопатологическими показателями пшеницы и биологической активностью почвы

Фитопатологические показатели	Выделение CO ₂	Активность		
		целлюлозолитическая	протеолитическая	аммонифицирующая
Число конидий <i>B. sorokiniana</i>	+0,04*	-0,55	-0,72	-0,23*
Этапы развития болезни:				
первичные корни	-0,42*	-0,41*	-0,71	-0,64
вторичные корни	-0,94	-0,46*	-0,80	-0,72
эпикотиль	-0,85	-0,47*	-0,89	-0,70
основание стебля	-0,82	-0,52*	-0,87	-0,72
Среднее по растению	-0,90	-0,49*	-0,81	-0,75
Распространяемость болезни	-0,93	-0,40*	-0,02	-0,64
Степень поражения растений	-0,90	-0,63	-0,78	-0,87

* Связь недостоверна.

живалось развитие болезни на вторичных корнях, эпикотиле и основании стебля. Интересно отметить, что с возрастанием активности разложения клетчатки достоверно снижалась лишь численность конидий *B. sorokiniana*, что, по-видимому, обусловлено ускоренным разложением растительных остатков — источников инфекции. На развитие заболевания этот процесс оказывал менее заметное отрицательное влияние (коэффициент корреляции, хотя и достигал средних величин, но был недостоверен).

Менее отрицательное воздействие на заболеваемость, чем биологическая активность почвы, о которой судили по протеолитической активности и процессу аммонификации, оказывали процессы превращения азотсодержащих органических соединений. В этом случае связь большей силы была обнаружена между протеолитической активностью и численностью в почве конидий *B. sorokiniana* и развитием болезни на вторичных корнях, эпикотиле и основании стебля пшеницы, но в ряде случаев связь была лишь на грани достоверности. Не обнаружено зависимости связи между аммонифицирующей активностью почвы и численностью в ней конидий *B. sorokiniana*. В то же время существует определенная обратная зависимость между развитием болезни растений и процессом аммонификации в почве. Она выражается коэффициентом корреляции большей и средней величины.

На существование патогенеза в почве и развитие болезни на растениях влияет не только общий метаболизм почвы, который характеризуется напряженностью процессов, но и наличие в почве различных групп микроорганизмов (табл. 2). Так, число конидий *B. sorokiniana* в почве имело отрицательную корреляционную связь с количеством бактерий, растущих на МПА, грибов и общим числом микроорганизмов. Актиномицеты оказывали отрицательное влияние на развитие болезни. Отрицательная зависимость проявлялась также между развитием болезни и численностью бактерий, растущих на МПА, и бактерий-олигонитрофилов. Бактерии, растущие на КАА, оказывали слабое влияние на развитие болезни. Следует отметить обратную корреляционную связь между распространенностью болезни и коэффициентом минерализации (соотношение бактерий КАА/МПА).

Особого внимания заслуживает исследование микроорганизмов, проявляющих антагонистические свойства по отношению к *B. sorokiniana*. Среди этих микроорганизмов наиболее четко отрицательное влияние на развитие и распространенность болезни у пшеницы, а также численность конидий *B. sorokiniana* в почве оказывали бактерии, затем актиномице-

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между численностью микроорганизмов в почве и фитопатологическими показателями пшеницы

Микроорганизмы	Число конидий <i>B. sorokiniana</i>	Развитие болезни					Распространенность болезни	Степень поражения растений
		первичные корни	вторичные корни	эпикотиль	основание стебля	среднее по растению		
Бактерии на МПА	-0,59	-0,49*	-0,20*	+0,11*	-0,20*	-0,87	-0,87	-0,42*
Бактерии на КАА	+0,71*	-0,33*	-0,15*	-0,04*	-0,12*	-0,12*	-0,2*	-0,07*
Актиномицеты	-0,22*	-0,90	-0,96	-0,92	-0,99	-0,96	-0,95	-0,90
Грибы	-0,54	-0,72	-0,63	-0,36*	-0,57	-0,64	-0,57	-0,79
Общее число микроорганизмов	-0,68	-0,70	-0,54	-0,24	-0,46	-0,70	-0,52	-0,64
Олигонитрофилы								
бактерии	+0,49*	-0,56	-0,39*	-0,06	+0,07*	-0,51	-0,18*	-0,33*
актиномицеты	0,00*	-0,87	-0,85	-0,62	-0,81	-0,87	-0,80	-0,95
Соотношение бактерий КАА/МПА	+0,22*	-0,08*	-0,33*	-0,54	-0,34*	-0,39*	-0,58	-0,20

* Связь недостоверна.

ты и грибы (табл. 3), что соответствует числу антагонистов среди этих таксономических групп по данным 1978—1980 гг.:

Бактерии на МПА	КАА	Актиномицеты	Грибы*	Олигонитрофилы бактерии	актиномицеты
0,48	0,45	0,33	1,47	0,55	0,17

* Численность грибов приведена в тыс./г сухой почвы, других антагонистов — в млн/г сухой почвы.

В южном черноземе таксономический состав антагонистов *B. sorokiniana* очень разнообразен. Наиболее сильными антагонистическими свойствами обладали следующие виды микроорганизмов:

Bacillus spp: *B. subtilis*, *B. macerans*, *B. megaterium*, *B. polymyxa*.
Pseudomonas spp: *P. fluorescens*, *P. stutzeri*, *P. aeruginosa*.
Xanthomonas fragariae, *Micrococcus luteus*, *Mycobacterium phlei*, *Mycobacterium* spp.
Streptomyces spp: *S. griseus*, *S. griseoflavus*, *S. argenteolus*, *S. albus*,
S. atratus, *S. ambofaciens*, *S. cellulosa*, *S. fomicarius*, *S. albosporeus*.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между численностью антагонистов в почве и фитопатологическими показателями пшеницы

Антагонисты	Число конидий <i>B. sorokiniana</i>	Развитие болезни					Распространенность болезни	Степень поражения
		первичные корни	вторичные корни	эпикотиль	основание стебля	среднее по растению		
Бактерии на МПА	-0,31*	-0,79	-0,84	-0,23*	-0,63	-0,64	-0,62	-0,73
Бактерии на КАА	-0,49*	-0,71	-0,55	-0,24*	-0,43*	-0,54	-0,53	-0,61
Актиномицеты	-0,09*	-0,73	-0,73	-0,37*	-0,54	-0,73	-0,69	-0,84
Грибы	-0,50	-0,69	-0,59	-0,23*	-0,20*	-0,60	-0,52	-0,75
Олигонитрофилы								
бактерии	-0,29*	-0,71	-0,55	-0,10*	-0,60	-0,44*	-0,53	-0,63
актиномицеты	-0,18*	-0,74	-0,62	-0,23*	-0,53	-0,92	-0,57	-0,75
Общее число антагонистов	-0,38*	-0,72	-0,64	-0,23*	-0,78	-0,62	-0,57	-0,65

* Связь недостоверна.

Trichoderma lignorum, *Aspergillus* spp. *Penicillium* spp: *Y. rubrum*, *P. purpurogenum*, *P. cyclopium*, *P. canescens*, *P. citrinum*, *P. variabile*, *P. nigricans*, *P. Jantinelum*, *P. chrysogenum*, *P. expansum*, *P. notatum*, *P. radulatum*, *P. aurantio-candidum*.

Следует отметить, что установление связи между числом антагонистов и численностью конидий в почве, развитием и распространённостью болезни показало, что в меньшей степени с числом антагонистов связана численность конидий *B. sorokiniana* (см. табл. 3). Этот неожиданный на первый взгляд факт может быть объяснен тем, что механизм воздействия микробов-антагонистов на эпифитотический процесс в целом очень сложен и не ограничивается фунгистазисом. Это подтверждается данными об отрицательной зависимости между числом антагонистов и такими показателями, как распространённость болезни и ее развитие. При этом наблюдается некоторая специфичность антагонистов — бактерии в большей мере препятствуют распространённости болезни, актиномицеты сдерживают общий индекс развития болезни, грибы подавляют рост численности конидий *B. sorokiniana*. Эти различия являются, по-видимому, следствием специфичности отдельных свойств микроорганизмов и, в частности, химического состава веществ, ими выделяемых. Это явление очень интересно и заслуживает дальнейшего изучения.

В целом же деятельность всей популяции микробов-антагонистов, развивающихся в южном черноземе, оказывает отрицательное воздействие на все изученные нами ступени эпифитотического процесса, так как при учете общего числа антагонистов обнаруживаются отрицательные корреляционные связи со всеми определяемыми показателями. Небольшая величина и недостоверность коэффициентов корреляции объясняются сложностью и опосредованностью этих связей, но позволяют говорить о существовании общей тенденции — подавлении заболеваемости корневой гнилью продуктами жизнедеятельности микробов-антагонистов.

Таким образом, возрастание в агроценозе темпов биологического круговорота, связанного с циклом углерода и азота (важнейшими элементами любой экосистемы), и увеличение числа микробов-антагонистов приводит к снижению заболеваемости яровой пшеницы корневой гнилью. Этот феномен представляет интерес с двух точек зрения: во-первых, он объясняет отрицательное влияние некоторых агротехнических приемов на заболеваемость яровой пшеницы, а во-вторых, позволяет строить некоторые прогнозы. Вероятно, те системы и агротехнические приемы, которые ведут к усилению биологической активности почвы, будут способствовать угнетению развития патогенеза в почве и подавлять развитие болезни.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
10/VI 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Chinn S. H. F. Differences in fungistasis in some Saskatchewan soils with special reference to *Cochliopholus sativus*. — *Phytopathology*, 1967, v. 57, N 2.
2. Бенкен А. А. Почвенный фунгистазис, его сущность и практическое значение. — *Микология и фитопатология*, 1975, т. 9, вып. 2.
3. Муромцев Г. С., Черняева И. И. Фунгистатическое и фунгицидное действие почв на фитопатогенные грибы. — В кн.: Вопросы экологии и физиологии микроорганизмов, используемых в сельском хозяйстве. Л., 1976.
4. Lockwood J. L. Fungistasis in soil. — *Biol. rev.*, 1977, v. 52, N 1.
5. Ledingham R. I., Chinn S. H. F. A plotation method for obtained spores of *Helmintosporium sativum* from soil. — *Can. J. Bot.*, 1955, N 4.
6. Чулкина В. А. Методические указания по учету обыкновенной корневой гнили хлебных злаков в Сибири дифференцировано по органам. Новосибирск, 1972.
7. Степанов К. М., Чумаков А. Е. Прогноз болезней сельскохозяйственных растений. Л., 1972.
8. Егоров П. С. Микробы-антагонисты и биологические методы определения антибиотической активности. М., 1965.
9. Галстян А. Т. Ферментативная активность почв Армении. Ереван, 1974.
10. Востров И. С., Петрова А. Н. Определение биологической активности почвы различными методами. — *Микробиология*, 1961, т. 30, № 4.

11. Мишустин Е. П., Востров И. С. Аппликационные методы в почвенной микробиологии. — В кн.: Микробиологические и биохимические исследования почв. Киев, 1971.
12. Вавуло Ф. П. К методике определения суммарной протеазной активности почвы прямым методом. — В кн.: Микробиологические и биохимические исследования почв. Киев, 1971.
13. Федоров М. В. Руководство к практическим занятиям по микробиологии. М., 1957. 231 с.
14. Краткий определитель бактерий Берги. М., 1981.
15. Курсанов Л. П. и др. Определитель низших растений. Т. 3, 4. М., 1954—1956.
16. Лидопличко П. М. Пенициллин. Киев, 1972.
17. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1973.

I. L. Klevenskaya, T. G. Krivoshechova

IMPORTANCE OF BIOLOGICAL STATE OF THE SOIL FOR DEVELOPMENT OF ROOT ROT OF WHEAT

It has been shown that there was an indirect dependence between many microbiological indices — total number of bacteria, actinomyces and fungi, oligonitrophils as well as antagonists, total biological activity determined by CO₂ isolation, proteolytic, cellulolytic and ammonifying activity and development of root rot of wheat. This dependence is sometimes expressed by coefficient of correlation of large strength and revealed at the level of tendency. Specific action of different microorganisms on phytopathological indices has been revealed.

УДК 631.4 : 631.6(571.54)

Л. Л. УБУГУНОВ, В. К. КАШИН

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ОРОШЕНИЯ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОДА В КАШТАНОВЫХ ПОЧВАХ БУРЯТИИ

Интенсификация сельского хозяйства связана с возрастающим объемом гидромелиоративных работ, которые оказывают существенное воздействие на состояние почвы. Изучение происходящих в почве процессов при резком изменении водного режима может служить для прогноза поведения в ней элементов минерального питания.

В литературе имеются сведения о распределении и поведении пода в различных почвах в их естественном состоянии [1—3]. Работ же о распределении пода в почвенном профиле в условиях орошения нами не встречено, хотя можно предполагать, что вследствие высокой растворимости и миграционной способности минеральных соединений этого элемента [4, 5] такой мощный фактор, как орошение, должен вносить существенные коррективы на содержание его в почве. В связи с этим в задачу нашей работы входило изучение особенностей распределения пода в профиле каштановых почв при длительном и интенсивном орошении.

Работа проводилась в Гусиноозерской котловине Бурятской АССР (колхоз им. В. И. Ленина Селенгинского района) на каштановых почвах пологосклоновых фаций под естественными сенокосами, орошаемыми путем напуска.

Было заложено по три полнопрофильных разреза в каждом из следующих вариантов: 1) неорошаемый, 2) орошаемый 40 лет и 3) орошаемый 80 лет. Участки расположены в сходных геоморфологических условиях и в непосредственной близости друг от друга. Содержание пода определялось кинетическим роданидно-нитритным методом [6]. Остальные анализы выполнены общепринятыми методами. Аналитическая погрешность трехкратная.

Неорошаемая каштановая почва характеризуется ясной дифференциацией почвенного профиля, относительно небольшой (0—30 см) мощностью гумусового горизонта и невысоким (1,5—2,5%) содержанием гумуса, ярко выраженным карбонатным горизонтом (40—80 см), среднегумицистым гранулометрическим составом и равномерным распределением илистой фракции по профилю. Реакция среды в гумусовом

Содержание нитрата, гумуса, и листовой фракции и значения pH в каштановой неорошаемой и орошаемой почвах

Неорошаемая почва		Орошаемая в течение 40 лет					Орошаемая в течение 80 лет							
Глубина, см	Гумус, %	Содержание и листовой фракции, %	pH H ₂ O	Иод, мг/кг	Глубина, см	Гумус, %	Содержание и листовой фракции, %	pH H ₂ O	Иод, мг/кг	Глубина, см	Гумус, %	Содержание и листовой фракции, %	pH H ₂ O	Иод, мг/кг
0-5	2,45	26	7,1	0,80±0,04	0-5	4,51	25	5,8	0,48±0,05	0-5	3,55	28	6,4	0,33±0,03
5-10	2,38	27	7,1	0,92±0,09	5-10	1,97	27	6,2	0,65±0,08	5-10	2,28	28	6,3	0,46±0,05
10-20	1,48	27	7,3	0,95±0,10	10-20	2,10	27	6,5	0,66±0,07	10-20	2,12	25	6,4	0,39±0,04
20-30	1,44	25	7,8	0,83±0,07	20-30	1,41	26	6,5	0,54±0,05	20-30	2,10	32	6,6	0,53±0,06
30-40	1,19	20	8,1	0,86±0,07	35-45	0,97	19	8,2	0,47±0,04	30-40	2,05	35	6,7	0,40±0,04
40-50	0,81	25	8,6	1,34±0,12	46-51	1,66	23	8,6	0,70±0,08	40-50	1,81	38	6,7	0,55±0,03
70-80	0,71	23	8,7	1,06±0,11	55-65	1,30	23	8,6	0,62±0,06	50-60	1,71	38	6,8	0,70±0,04
140-150	0,60	25	8,1	0,45±0,03	90-100	1,43	31	8,7	0,86±0,07	70-80	1,62	40	6,9	1,20±0,09
190-200	0,35	23	8,1	0,46±0,04	120-130	0,86	20	8,4	0,10±0,01	90-100	1,57	41	7,2	1,08±0,07
					180-190	—	15	7,6	0,40±0,01	110-120	1,43	33	7,2	0,94±0,12
										120-130	1,27	24	7,3	0,90±0,07
										160-170	1,17	20	7,3	0,48±0,02
										205-215	0,81	23	7,3	0,18±0,02

горизонте слабощелочная, а в более глубоких — щелочная.

Длительное и интенсивное орошение оказало значительное влияние на морфогенетические особенности почв. Орошаемые почвы по сравнению с неорошаемыми характеризуются более плотным сложением и более тяжелым гранулометрическим составом средней части профиля (за счет вымывания илстой фракции). Этот процесс выражен в большей степени у почв, орошаемых в течение 80 лет. При длительном орошении гумусовый слой приобретает слабощелочную реакцию. Ниже 30 см по профилю почв, орошаемых в течение 40 лет, значения pH резко возрастают. При 80-летнем орошении выщелачивание затронуло весь почвенный профиль: в нем почти нет карбонатов, а реакция среды только в нижних слоях (100—215 см) слабощелочная.

Улучшение биогидротермических условий почвы при орошении способствует формированию высокопродуктивных фитоценозов, а также накоплению гумуса в почве и возрастанию мощности гумусового горизонта. Однако высокие поливные нормы вызывают сквозное промачивание почвенной толщ и приводят к вымыванию гумусовых веществ, о чем свидетельствует буроватый оттенок нижних слоев почвы и увеличение в них содержания органического углерода (см. таблицу).

Содержание нитрата в почвах зависит от ряда факторов, важнейшими из которых являются следующие: наличие гумуса, карбонатов, илстой фракции, реакция почвенного раствора, тип водного режима почв, миграционные свойства самого нитрата, а также содержание его в почвообразующих породах.

Содержание нитрата в профиле каштановой неорошаемой почвы колеблется от 0,43 до 1,34 мг/кг, при этом максимум его накопления отмечается в карбонатном горизонте. Аккумуляция нитрата в карбонатном горизонте объясняется образованием слабо растворимых в воде галондов кальция и магния, что позволяет рассматривать этот горизонт в качестве геохимического барьера при нисходящей миграции нитрата.

В гумусовом горизонте наблюдается повышенное содержание нитрата (0,95 мг/кг), так как он образует с органическим веществом почвы прочные комплексные соединения слабой миграционной способности [7]. Однако в связи с низким содержанием гумуса в каштановых почвах накопление нитрата в гумусовом горизонте менее значительное, чем в карбонатном.

Следует отметить, что в слое 0—5 см исследуемых почв наблюдается меньшее содержание нитрата, чем в нижележащих слоях. Одним из основных факторов снижения концентрации нитрата в поверхностном слое неорошаемой почвы, занятой низкорослой, изреженной пастбищной растительностью и подвергающейся прямому солнечному воздействию, может быть постоянно высокий уровень ультрафиолетовой и инфракрасной радиации. Как известно, ультрафиолетовая радиация является сильным окислителем нитридных соединений, способствующим образованию молекулярной формы нитрата и улетучиванию ее с поверхности почвы в атмосферу. Инфракрасная радиация, вызывающая сильное нагревание поверхности почвы в дневные часы, благоприятствует этому процессу. На орошаемых же почвах, занятых высокопродуктивными растительными сообществами с проективным покрытием в 90—100%, основными причинами обеднения верхнего слоя нитратом, по-видимому, можно считать вынос элемента поверхностным стоком, а также поглощение корневой системой растений.

Содержание общего нитрата в слое 0—20 см неорошаемой каштановой почвы примерно в 6 раз ниже, чем в черноземах европейской части СССР, служащих эталоном обеспеченности растений микроэлементами. При этом основное количество нитрата в почвах Бурятии находится в труднодоступных для растений соединениях, содержание водорастворимого нитрата составляет в среднем 3,4% от валового [8]. Следовательно, изученные каштановые почвы должны рассматриваться как почвы с очень низким содержанием нитрата.

Длительное орошение приводит к существенному перераспределению нитрата в почвенном профиле, происходящему на фоне общего обеднения им орошаемых почв. Обеднение таких почв нитратом может происходить вследствие выщелачивания водорастворимых соединений элемента за пределы почвенного профиля [9, 10] или в результате выноса его растениями [11]. В профиле длительно орошаемых почв в сравнении с неорошаемыми не наблюдается повышенного количества нитрата в слое 5—20 см гумусового горизонта, в них максимум накопления нитрата сместился вниз по профилю до глубины 60—130 см. Эти особенности четко проявляются в почве, орошаемой в течение 80 лет.

Вынос нитрата с урожаем зависит от содержания его в растениях и от величины урожая. В связи с тем, что количество нитрата в растительности, произрастающей на каштановых неорошаемых и орошаемых почвах, различается слабо, размер выноса нитрата определяется продуктивностью растений. Ниже приведены экспериментальные данные по содержанию нитрата в растительности на неорошаемой и орошаемых почвах и о выносе его урожаем фитомассы:

Почва	Иод в почве (0-20 см), мг/кг	Иод в растительности, мг/кг	Урожай фитомассы, ц/га	Вынос нитрата урожаем, г/га
Неорошаемая	0,86	0,12	2	0,02
Орошаемая 40 лет	0,61	0,09	35	0,32
Орошаемая 80 лет	0,39	0,17	40	0,68

В наших опытах вынос нода растениями при орошении возрастал в 16—34 раза по сравнению с неорошаемой почвой.

ВЫВОДЫ

1. Каштановые неорошаемые почвы Гусиноозерской котловины Бурятской АССР характеризуются низким содержанием нода. В профиле почв выделяются два максимума накопления нода — в карбонатном (1,06—1,34 мг/кг) и гумусовым (0,92—0,95 мг/кг) горизонтах.

2. Длительное (40 и 80 лет) и интенсивное орошение каштановых почв и формирование на них высокопродуктивных фитоценозов, способствуют выносу нода из гумусового и карбонатного горизонтов и накоплению его в более глубоких слоях (80—130 см), в которых происходит осаждение мигрирующей плистой фракции.

3. Содержание нода в длительно и интенсивно орошаемых каштановых почвах значительно уменьшается главным образом за счет вымывания и отчуждения с урожаем.

Институт биологии, Бурятского филиала
СО АН СССР, Улан-Удэ

Поступила в редакцию
9/II 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Адрихин П. Г., Протасова Н. А. Иод в почвах Центрально-Черноземных областей. — Почвоведение, 1969, № 11.
2. Ковальский В. В., Андрианова Г. А. Микроэлементы в почвах СССР. М., 1970.
3. Мальгин М. А. Иод в почвах Алтая. — Почвоведение, 1980, № 8.
4. Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., 1975.
5. Роа Н., Палит Д., Лал С. Поглощение иодида почвами в присутствии окиси (CaO) и сульфата кальция (CaSO₄). — Почвоведение, 1974, № 12.
6. Проскурякова Г. Ф. Кинетический роданидно-нитритный метод определения микроколичеств нода в почвах. — Агрохимия, 1966, № 11.
7. Тихомиров Ф. А., Каспаров С. В., Пристер Б. С. и др. Роль органического вещества в закреплении нода в почвах. — Почвоведение, 1980, № 2.
8. Покатиллов Ю. Г. Содержание нода в почвах Баргузинской котловины Бурятской АССР. — Агрохимия, 1979, № 8.
9. Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М., 1957.
10. Зырин Н. Г., Имади Т. Х. Иод в некоторых почвах Русской равнины и Крыма. — Агрохимия, 1967, № 1.
11. Тюрюканов А. Н., Снакин В. В. Об изучении скорости биогенного круговорота химических элементов в биогеоценозах. — В кн.: Биосфера и почвы. М., 1976.

L. L. Ubugunov, V. K. Kashin

INFLUENCE OF PROLONGED IRRIGATION ON THE DISTRIBUTION OF IODINE IN THE CHESTNUT SOILS IN BURYATIA

There are two maximums of iodine concentration in the profile of non-irrigated chestnut soils — in the carbonate and humus horizons. Prolonged (for 40 and 80 years) and intensive irrigation leads to disappearance of carbonate maximums, and to appearance of iodine accumulation in the more deeper layers which coincides with accumulation of migrating clay fraction. The prolonged irrigation of chestnut soils leads to reduction of iodine at the expense of washing out and separation with the harvest.

УДК 631.43 : 631.417 : 631.6

Л. П. КОЗЛЕНЕВА, А. М. ШКАРУБА

ВЛИЯНИЕ ОРОШЕНИЯ НА НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА ЧЕРНОЗЕМОВ БАРАБЫ

Среди зональных автоморфных почв Барабинской низменности наиболее пригодными для орошения являются черноземы. Черноземы занимают 11% площади низменности, залегают локальными массивами и

формируются на повышенных элементах рельефа — водораздельных и приречных увалистых повышениях и высоких гривах. Регулярное орошение черноземов проводится на небольших участках (100—400 га), полив на которых осуществляется дождеванием. В структуре посева орошаемых земель преобладают кормовые и овощные культуры. Площадь орошаемых земель в Барабе составляет 4,2 тыс. га, а к 2000 г. планируется увеличить ее до 250 тыс. га [1]. Несмотря на расширяющиеся масштабы ввода в эксплуатацию оросительных систем на черноземах, в настоящее время не выявлены рациональные нормы полива, характер гидромелиоративного воздействия на почвенно-мелиоративные условия и направленность почвообразовательных процессов. Не исследован вопрос о влиянии минерализованных вод на свойства черноземов. Назрела необходимость глубокого и всестороннего изучения орошаемых черноземов, обобщения накопленных материалов и разработки теоретических основ гидромелиорации сибирских черноземов для обеспечения стабильных урожаев.

Цель наших исследований — изучение изменения водно-физических и химических свойств выщелоченного тяжелосуглинистого песчано-пловатого чернозема под влиянием орошения слабоминерализованной водой.

Исследования проводились на черноземах Ульяновского совхоза Новосибирской области, орошаемых методом дождевания с 1968 г. (овощной севооборот). За эталон взята почва богарного участка, используемого под долготелее культурное пастбище (посев многолетних трав). Кроме того, у нас имелась возможность сравнить почву богарного и орошаемого участков с целиной, небольшие площади которой сохранились.

Оросительная норма в зависимости от климатических условий года колебалась от 1000 до 3000 м³/га, при поливной норме 250—300 м³/га. Минерализация поливной воды в годы проведения исследований (1980—1982) составляла 2,0 г/л. Состав воды изменялся по годам и был хлоридно-сульфатным в 1980 г. и гидрокарбонатно-хлоридным с участием соды в 1981—1982 гг. В катионном составе натрия преобладал над кальцием в 3—7 раз.

Особенности черноземов Барабы, отражающие специфику их генезиса и развития в условиях континентального климата, изложены в работах [2—4]. Несмотря на малую мощность гумусового горизонта (A + AB = 32—42 см), черноземы отличаются высоким потенциальным плодородием. Содержание гумуса в пахотном слое составляет 6—11%, но в подпахотном горизонте резко снижается. В составе обменных оснований преобладает кальций, в небольших количествах присутствует натрий (0,3—0,5 мг экв/100 г почвы). В верхних горизонтах реакция среды близка к нейтральной (pH 6,5—7,2), в нижних — щелочная (pH 7,4—8,4). Профиль почвы не засолен. Количество легкорастворимых солей не превышает 0,05—0,09%. Состав солей гидрокарбонатно-кальциевый.

В литературе нет единого мнения о влиянии сельскохозяйственного использования или орошения на изменения механического состава почв [5—7]. Как показали результаты наших исследований, механический состав почв богарного и орошаемого участков практически не изменился по сравнению с целиной (рис. 1). Орошение слабоминерализованной водой не вызвало перемещения пластических частиц в профиле чернозема.

Сравнение микроагрегатного состава почв богарного и орошаемого участков с целиной свидетельствует о резком уменьшении содержания в слое 0—40 см крупных микроагрегатов размером 1—0,25 и 0,25—0,05 мм и увеличении количества мелких, наименее ценных микроагрегатов размером 0,05—0,001 мм (см. рис. 1). Несмотря на такие изменения микроагрегатного состава, чернозем сравниваемых участков обладает хорошей микроструктурностью, о чем свидетельствует низкая (2,5—7,8%) величина фактора дисперсности по Н. А. Качинскому. Это связано с тем, что основная масса микроагрегатов (70—84%) содержится в крупных фракциях размером 0,25—0,1 мм.

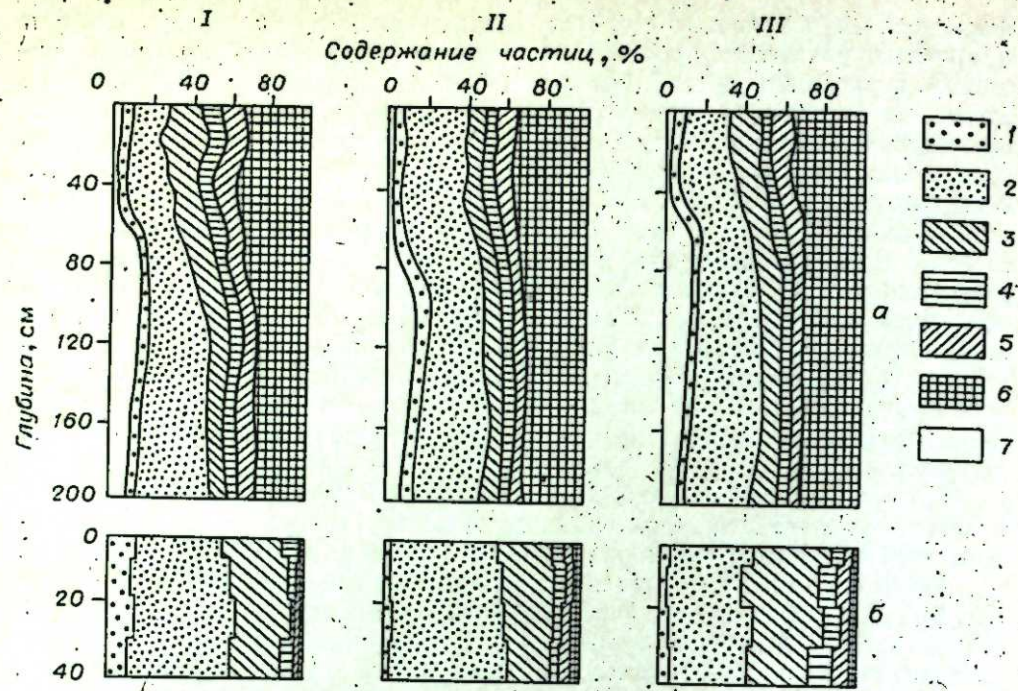


Рис. 1. Механический (а) и микроагрегатный (б) состав выщелоченных черноземов. Целина (I), богарный участок (II), орошаемый участок (III). Размеры частиц: 1 — 1—0,25 мм; 2 — 0,25—0,05; 3 — 0,05—0,01; 4 — 0,01—0,005; 5 — 0,005—0,001; 6 — <0,001 мм; 7 — потеря от НСЛ.

Большое значение в плодородии почв имеет их структура. Вопрос об изменении структуры почв под влиянием орошения изучен недостаточно, а имеющиеся литературные данные противоречивы. Многие авторы считают, что орошение приводит к существенным изменениям структурного состава, снижению содержания водопрочных агрегатов [6, 8—10]. Другие исследователи отмечают улучшение структурного состояния почв [11, 12] или его неизменность [7, 13] вследствие орошения.

Результаты анализа сухого просеивания целинного, богарного и орошаемого чернозема показали, что все почвы макроструктурны. Структурный состав их представлен в основном агрономически ценными (1—10 мм) и глыбистыми агрегатами (>10 мм) с преобладанием последних. Определение количества водопрочных агрегатов показало слабую прочность исследуемых почв. Наши исследования свидетельствуют о том (см. таблицу), что длительное использование черноземов в богарных условиях под многолетними травами привело к незначительному снижению содержания водопрочных агрегатов (>0,25 мм). Однако в орошаемом черноземе при возделывании овощных культур содержание водо-

Влияние орошения на содержание водопрочных агрегатов в выщелоченном черноземе (1982 г.)

Вариант опыта	Глубина, см	Содержание водопрочных агрегатов >0,25 мм, %
Целина	0—10	53,4
	10—20	50,6
	20—30	43,8
Богарный участок	0—10	43,6
	10—20	47,2
	20—30	46,8
Орошаемый участок	0—10	10,1
	10—20	31,5
	20—30	39,7

прочных агрегатов существенно изменилось. Наиболее подвержен влиянию орошения верхний 0—10 см слой почвы, содержание водопрочных агрегатов в котором составило всего 16%. Причиной этого является механическое воздействие капель дождя, а также диспергирующее действие катионов натрия поливной воды [14]. В слое 10—30 см орошаемого чернозема снижение водопрочности выражено в меньшей степени. Низкое содержание водопрочных агрегатов орошаемого чернозема приводит к заплыванию его во влажном состоянии и образованию на поверхности корки при высыхании.

Изменение агрегатного состава почв богарного и орошаемого участков не оказало влияния на фильтрационные свойства чернозема. На целинном, богарном и орошаемом участках обнаружены различия в скорости впитывания воды в первые 2 ч наблюдений. Однако к третьему часу наблюдений на всех трех участках коэффициент фильтрации установился в пределах 0,6—0,8 мм/мин и не менялся в последующие 3 ч. Стабильность коэффициента фильтрации связана с идентичностью механического состава сравниваемых почв.

Анализ запасов гумуса в черноземе целинного и богарного участков показал, что верхний 0—20 см слой почвы в результате сельскохозяйственного использования потерял 74 т/га гумуса, т. е. почти треть его первоначального содержания, а слой 0—100 см — 162 т/га. Полученные данные согласуются с результатами В. В. Попомаревой и Т. А. Плотниковой [15], которые свидетельствуют о минерализации гумуса не только в пахотном, но и в более глубоких слоях почвы, приблизительно до глубины 70—80 см.

Орошение также оказывает существенное влияние на процессы гумусообразования, приводит к изменению содержания и запасов гумуса в почве. Имеющиеся литературные данные не позволяют четко сформулировать закономерности изменения содержания и запасов гумуса при орошении черноземов. Э. Я. Рязановой и А. Я. Вигутовой [16] показано, что 20-летнее орошение предкавказских черноземов привело к увеличению запасов гумуса в метровой толще при уменьшении содержания гумуса в верхних горизонтах орошаемых почв по сравнению с богарными. В. А. Бараповская и В. И. Азовцев [17] при исследовании староорошаемых черноземов Заволжья также отмечают увеличение общего содержания гумуса в подпахотном горизонте, но ими математически доказана недостаточность изменений запасов гумуса в верхнем слое почвы. Наши исследования показали, что орошение выщелоченного чернозема слабоминерализованной водой при длительном возделывании овощных культур привело к увеличению содержания гумуса в слое 20—50 см на 0,3% и запасов гумуса в этом слое на 47 т/га по сравнению с богарой, при незначительном изменении содержания и запасов гумуса в пахотном (0—20 см) слое почвы. Это свидетельствует о достаточном запасе органического вещества, оставляемого на этих глубинах растительностью, и о создании в слое 20—50 см благоприятных условий для гумификации и закрепления новообразованных гумусовых веществ, что приводит к накоплению общего гумуса [17].

Обращает на себя внимание характер распределения гумуса в профиле целинного, богарного и орошаемого чернозема. Для целинного и богарного чернозема характерно резкое снижение содержания гумуса в подпахотном горизонте, в орошаемом наблюдается монотонное распределение гумуса в верхней части профиля (рис. 2).

Проведенные исследования позволяют сделать вывод о том, что 12—14-летнее орошение выщелоченного чернозема слабоминерализованной водой не оказало существенного влияния на механический состав и водопроницаемость почв. Орошаемый чернозем обладает хорошей микроструктурностью пахотного слоя, о чем свидетельствует низкая величина фактора дисперсности. Существенные изменения выявлены в агрегатном составе орошаемого чернозема. Механическое воздействие капель при дождевании и неблагоприятное соотношение катионов в поливной воде привело к

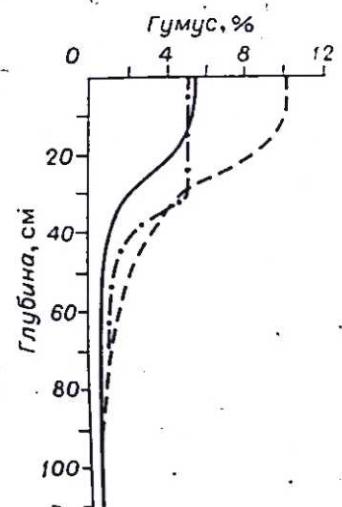


Рис. 2. Распределение гумуса по профилю черноземов. Целина (---), неорошаемый участок (—), орошаемый (— · —).

снижению содержания водопрочных агрегатов в слое 0—10 см, количество которых составляет всего 16%. Орошение привело к увеличению содержания и запасов гумуса в подпахотном (20—50 см) слое почвы.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
22/XII 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Бирюков В. В. Земельный фонд Барабинской низменности и перспективы его использования. — В кн.: Влияние перераспределения стока вод на природные условия Сибири. Новосибирск, 1980.
2. Глинка К. Д. Почвы России и прилегающих стран. М.—Л., 1923.
3. Горшенин К. П. Почвы южной части Сибири. М., 1955.
4. Богданов Н. И. Черноземы и лугово-черноземные почвы Западносибирской провинции. Автореф. док. дис. Новосибирск, 1976.
5. Танзыбаев М. Г. Влияние распашки и орошения на некоторые свойства темпокаштановых почв. — В кн.: Вопросы почвоведения. Томск, 1974.
6. Позняк С. П. Изменение свойств южных черноземов Украины под влиянием орошения. Автореф. канд. дис. Одесса, 1974.
7. Антипов-Каратаев И. И., Филиппова В. И. Влияние длительного орошения на почвы. М., 1955.
8. Вигутова А. Я., Рязанова Э. Ф., Мовчан В. Г., Шевцова Г. П. Влияние орошения на некоторые физико-химические свойства предкавказских черноземов второй террасы реки Дон. — Изв. Сев.-Кавказ. науч. центра высш. школы. Сер. естеств. наук, 1974, № 3.
9. Королев В. А., Алпатова Г. И., Королева Г. И. Изменение некоторых показателей плодородия черноземов Воронежской области при орошении. — В кн.: Физико-химические свойства почв и их плодородие. Воронеж, 1981.
10. Стругалева Е. В., Феско К. Я., Трофимов И. Т., Хайрулина Т. И. Влияние орошения на изменение свойств почв Алейской оросительной системы. — В кн.: Вопросы мелиорации земель в условиях Западной Сибири. Новосибирск, 1976.
11. Снеговой В. С. Показатели структуры карбонатного чернозема при орошении. — Почвоведение, 1976, № 10.
12. Адерихин П. Г., Тихова Е. П. Изменение некоторых свойств черноземных почв Воронежской области при орошении. — Бюл. о-ва естествоиспытателей при Воронежском Университете, т. 11. Воронеж, 1959.
13. Соколовский С. П. О воздействии орошения на некоторые свойства предкавказских черноземов и каштановых почв. — Почвоведение, 1968, № 9.
14. Radaelli L., D'rrigo C. M., Sambuco G., Joppolo A. Influenza della irrigazione con acque saline sulla struttura di terreni naturali e stabilizzati con condizionatori. — Agrochimica, 1981, v. 25, N 2.
15. Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование. Л., 1980.
16. Рязанова Э. Ф., Вигутова А. Я. Изменение предкавказских карбонатных черноземов при орошении водами повышенной минерализации. Почвоведение, 1975, № 7.
17. Барановская В. А., Азовцев В. И. Состав гумуса староорошаемых почв За-волжья. — Почвоведение, 1973, № 10.

L. P. Kozlenceeva, A. M. Shkaruba

THE INFLUENCE IRRIGATION ON SOME PROPERTIES OF BARABA CHERNOZEMS

The results of comparative investigations of the physical properties the content and supply of humus of the virgin, unirrigated and irrigated chernozems are given. It is shown that the most unfavourable consequences of plowing and irrigation are: the destruction of soil structure, the fall of water stability of soil aggregates. The deep decrease in humus content and supply was marked in unirrigated conditions and some increase — in irrigated conditions.

Т. Т. ЕФРЕМОВА, Н. В. МЕЛЕНТЬЕВА

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ХРОМАТОГРАФА «ГАЗОХРОМ-3101» ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КИСЛОРОДА В ПОЧВЕННОМ ВОЗДУХЕ И ОЦЕНКА УСЛОВИЙ АЭРАЦИИ

Для изучения газового состава почвенного воздуха получает все более широкое распространение метод газоадсорбционной хроматографии. Он обладает рядом преимуществ перед использованием в практике абсорбционным методом с применением газоанализаторов. Газовая хроматография позволяет одновременно определять несколько компонентов в одном объеме воздуха и получать оперативную информацию, так как не связана с химическими анализами, требующими значительных затрат времени.

В СССР для изучения состава почвенного воздуха применяют хроматографы ХЛ-4, ХЛ-4М, «Цвет-4» [1—3]. Однако использование названных хроматографов для этой цели потребовало частичной модификации, связанной с подбором необходимых сорбентов, монтированием переключателя потоков газа и применением термостата для стабильной работы детектора.

Используемый нами «Газохром-3101» не нуждается в подобных доработках. Прибор предназначен для анализа продуктов горения (H_2 , CO , CO_2 , CH_4) различных видов топлива, азота и кислорода, поэтому уже укомплектован соответствующими сорбентами. Существенное преимущество этой марки хроматографа заключается и в том, что работа разделительных колонок происходит при комнатной температуре. Кроме того, «Газохром-3101» представляет собой компактный портативный прибор весом не более 8 кг, достаточно простой в употреблении, что позволяет использовать его в полевой лаборатории. Поэтому задача освоения данной марки хроматографа заключалась в отработке режима работы при изучении состава почвенного воздуха. К настоящему времени нами выявлены условия проведения анализа применительно к кислороду.

Хроматограф «Газохром-3101» комплектуется тремя разделительными колонками из стандартной фторопластовой трубки диаметром 3,5 мм. Для разделения кислорода и азота в газовой смеси применяют колонки длиной 2,5 м. В качестве сорбента используют молекулярные сита марки CaX или NaX , фракции 0,25—0,5 мм.

В приборе применена двухпоточная газовая схема с параллельным и последовательным включением разделительных колонок, заполненных различными сорбентами. Этим обеспечивается одновременная работа хроматографа на одном или двух различных газах-носителях. В хроматографе «Газохром-3101» применен комбинированный детектор, работа которого основана на принципе теплового эффекта реакции горения горючих компонентов и принципе теплопроводности для негорючих газов. Детектор содержит два рабочих элемента, которые помещены в самостоятельные камеры с двумя потоками газов-носителей, протекающими независимо друг от друга. Каждый элемент поочередно выполняет функции рабочего. Для этого через рабочую камеру, в которой происходит реакция горения, пропускается газ-носитель — воздух, через другую рабочую камеру — аргон. Перед входом газов в разделительные колонки они осушаются установленными в приборе фильтрами, так как влага изменяет свойства сорбента. На вход компрессора, подающего воздух, дополнительно ставится емкость объемом не менее 150 см³, заполненная хлористым кальцием.

Детектор и разделительные колонки находятся в пассивном термостате — прямоугольном отсеке, стенки которого заполнены теплоизоляционным материалом. Запись сигнала детектора осуществляет регистратор типа КСП-4-909 на ленте в виде хроматограмм.

Работа колонки на протяжении 2—3 мес вызывает снижение эффективности молекулярного сита, что ухудшает условия разделения кислорода и азота. Активизировать его до первоначального состояния можно путем прокаливании в печи (температура 350—400°C) в течение 5 ч с последующим нагреванием вместе с колонкой при 150—200°C в потоке аргона не менее 1 ч.

Отбор почвенного воздуха проводился с помощью иглы-бура. Это толстостенная трубка из нержавеющей стали длиной 50 см с внешним диаметром 10 мм, внутренним 4 мм. На один ее конец навинчен заостренный наконечник около 50 мм. По длине трубки от границы наконечника в спиральном порядке просверлены отверстия диаметром 2 мм. На другом запаяном конце крепится ручка, ниже на 30 мм припаян штуцер.

Приемником почвенного воздуха служила газовая пипетка Зегера объемом 150 см³, шлифы кранов которой смазывались вакуумной смазкой. Один конец пипетки с помощью резиновой трубки (около 30 см) и стеклянной трубки (4 см) соединялся со штуцером иглы-бура. Другой через резиновую трубку сообщался с двумя аспираторами, каждый емкостью 1 л. Аспираторы последовательно соединялись друг с другом и один из них заполнялся насыщенным раствором хлористого натрия. Перед началом работы иглу-бур проверяли на герметичность и погружали в почву на нужную глубину. Сначала из почвы воздух брали для промывания системы.

Газовую пипетку, резиновую и стеклянную трубки заполняли насыщенным раствором хлористого натрия. Затем пипетку Зегера соединяли со штуцером иглы-бура. При опускании аспиратора, благодаря разрежению, насыщенный раствор из пипетки переливался в другой незаполненный аспиратор, а почвенный воздух поступал в полость иглы-бура и газовую пипетку. После заполнения резиновую трубку штуцера перекрывали зажимом Кохер. Газовую пипетку отключали от системы, повторно заполняли раствором хлористого натрия и вновь присоединяли к штуцеру для забора почвенного воздуха. Протягивание почвенного воздуха в газовую пипетку проводилось таким образом, чтобы трубка, соединяющая пипетку с аспиратором, оставалась заполненной раствором хлористого натрия, а трубка, соединяющая пипетку с иглой-буром, — воздухом. После заполнения пипетки концы трубок закрывали зажимом Кохер, а затем отделяли от аспиратора и иглы-бура.

В лаборатории газовую пипетку с помощью резиновой трубки со стеклянным наконечником подключали к склянке с тубусом объемом 500 см³, заполненной насыщенным раствором хлористого натрия. Второй конец пипетки Зегера соединяли с одним из выходов У-образной стеклянной трубки. Одно ее колено наполняли хлористым кальцием, второе — аскаритом для очистки почвенного воздуха от паров воды и углекислого газа. На второй конец У-образной трубки одевали резиновый шланг, свободный конец которого закрывали зажимом Кохер. Объем поглощителей должен составлять не менее чем треть часть пипетки Зегера. Система считалась герметичной, если при снятии всех зажимов, кроме последнего, раствор не поступал в газовую пипетку. Для промывания поглощительной системы через нее медицинским шприцем протягивался воздух в количестве, большем объема У-образной трубки, при этом раствор хлористого натрия поступал в газовую пипетку. Затем отбирали пробу воздуха объемом 5 см³ для ввода в колонку. Повторность 3—4-кратная.

Время выхода прибора на рабочий режим (т. е. установление нулевой линии) составляет около 120 мин. Пробу почвенного воздуха медицинским шприцем на 5 см³ вводили через самоуплотняющуюся мембрану колонки для определения кислорода. Разделение газов (кислорода и азота) происходило в следующем режиме работы прибора: скорость газа-носителя — аргона 80 мм/мин, ток детектора 180 МА, коэффициент ослабления выходного сигнала 1:50, скорость диаграммной ленты 240 мм/ч при комнатной температуре воздуха.

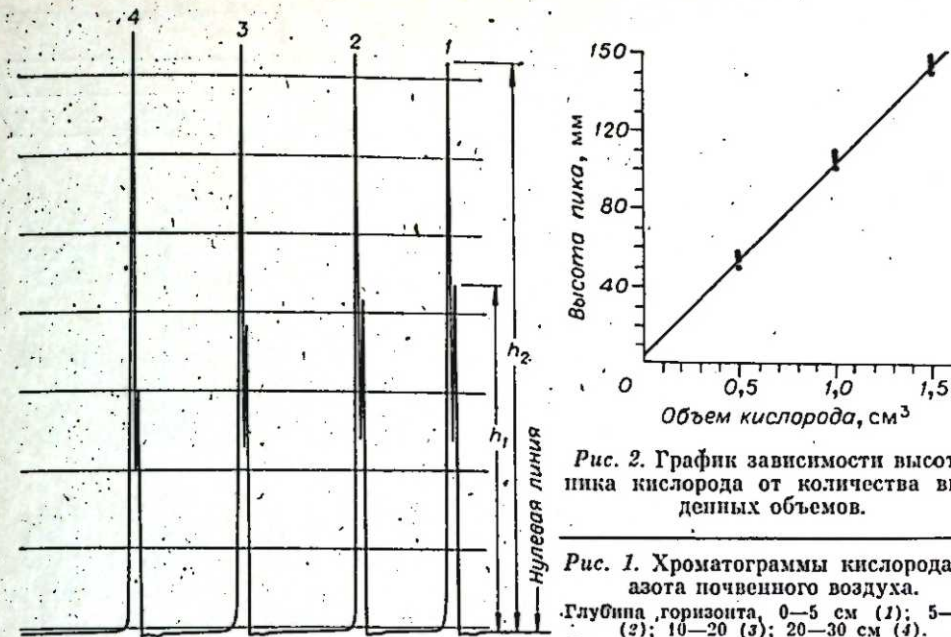


Рис. 2. График зависимости высоты пика кислорода от количества введенных объемов.

Рис. 1. Хроматограммы кислорода и азота почвенного воздуха. Глубина горизонта, 0—5 см (1); 5—10 (2); 10—20 (3); 20—30 см (4). Высота пика кислорода (h₁); азота (h₂).

Как показывает рис. 1, эти условия обеспечивают достаточно четкое разделение в колонке газов — кислорода и азота.

Для вычисления кислорода в почвенном воздухе пользовались калибровочным графиком (рис. 2). Он построен на основании зависимости высоты пика от количества введенных в разделительную колонку объемов чистого кислорода — 0,5; 1,0; 1,5 см³, взятого из баллона. Калибровка прибора проводилась для каждого срока определения.

Содержание кислорода в почвенном воздухе выражали в объемных процентах и рассчитывали по формуле $C = \frac{Y_1}{Y_2} \cdot 100\%$, где C — количество кислорода в анализируемой пробе воздуха объемом Y_2 , соответствующее объему чистого кислорода Y_1 , введенного дозатором. Если для калибровки прибора используется кислород с содержанием менее 100% в объеме, то результат анализа должен быть умножен на коэффициент $K = \frac{C_a}{100}$, где C_a — содержание чистого кислорода в объемных процентах.

Данные по динамике содержания кислорода в составе газовой фазы, полученные с использованием хроматографа «Газохром-3101», продемонстрируем на примере торфяных почв.

Объектом исследования послужило Еловочное болото переходного типа, расположенное в южно-таежной подзоне междуречья Оби и Томи. Часть торфяного массива осушена в 1960 г. сетью открытых каналов с различным междренним расстоянием. В настоящее время болото покрыто молодыми сосняками смешанного происхождения — культуры и естественное возобновление.

Для исследования были подобраны участки различной степени осушенности. Они представлены освоенными торфяными почвами переходного типа, развитыми на мощных лесотопяных торфах. За период наблюдений (июнь — август) уровень грунтовых вод варьировал в пределах: на интенсивно осушенном участке (№ 1) — 98—111 см; умеренно осушенном (№ 2) — 49—76 см; на слабо осушенном (№ 3) — 38—67 см. Влажность от полной влагоемкости в верхних слоях до 30 см колебалась на соответствующих участках в границах: 8—56; 10—80; 30—100%. Широкий диапазон влажности торфяных почв (8—100% от полной влагоемкости) обусловил и размах воздухоемкости от 0 до 86%.

Правомочность объединения данных по водно-воздушным свойствам почв, полученным на различных участках, обусловлена их сходством

Сезонная динамика содержания кислорода (объемные проценты) в почвенном воздухе осушенного переходного болота

Глубина, см	Срок наблюдений								
	22/VI	29/VI	13/VII	20/VII	27/VII	3/VIII	10/VIII	17/VIII	23/VIII
Участок № 1									
0—5	20,09	19,89	20,08	19,90	Не опр.	20,85	21,00	20,80	20,80
5—10	20,28	19,90	20,08	20,09	»	20,68	21,00	20,80	20,80
10—20	20,27	19,71	19,90	20,09	»	20,50	20,60	20,80	20,30
20—30	19,70	19,71	20,27	19,52	»	20,30	20,60	19,40	20,20
Участок № 2									
0—5	19,90	20,27	20,46	20,27	Не опр.	20,85	20,95	20,80	Не опр.
5—10	19,90	20,27	20,46	19,71	»	18,70	20,95	20,80	»
10—20	19,90	20,09	20,09	19,52	»	18,30	20,80	20,50	»
20—30	19,70	19,90	19,50	19,33	»	14,80	19,50	19,80	»
Участок № 3									
0—5	20,09	20,09	Не опр.	19,90	14,60	20,70	20,80	20,80	20,80
5—10	19,90	18,96	20,27	19,52	14,30	20,70	20,80	20,80	20,80
10—20	19,52	17,76	19,89	17,39	12,80	19,70	19,80	17,00	19,30
20—30	18,19	15,80	17,02	13,54	11,10	—	16,30	16,30	16,50

Примечание. Черточкой (—) отмечено отсутствие воздуха.

по важнейшим физико-химическим показателям. Так, объемный вес в зависимости от глубины корнеобитаемого слоя варьирует на участке № 1 в пределах 0,07—0,18; № 2 — 0,07—0,17; на участке № 3 — 0,05—0,15 г/см³. Соответственно порозность — 88—95; 89—95; 93—97%; рН — 3,6—4,5; 3,7—4,5; 3,9—4,9; зольность — 8,7, 8,9, 7,0%, степень разложения — 35, 37, 24%; сумма обменных оснований — 39, 32, 33 мг экв./100 г.

Для характеристики аэрации почвы осуществляли три вида определений: находили долю объема почвы, занятой воздухом (воздухоёмкость), производили анализ процентного содержания кислорода в газобразной фазе и измеряли непосредственно в почвенном разрезе окислительно-восстановительный потенциал.

Данные по количеству кислорода в составе почвенного воздуха лесных торфяных почв приведены в таблице. На всех участках в верхних 10 см в течение всего периода наблюдений содержание кислорода было равно или близко к атмосферному (19,9—21%). С глубиной эти показатели на интенсивно осушенном участке остаются практически прежними, на умеренно осушенном изменяются мало (14,8—20,8%) и на слабо осушенном более динамичны (11,1—19,8%).

Повышенная порозность торфяных почв (88—97%), а также иссушение поверхностных слоев обеспечили близость состава почвенного и атмосферного воздуха в верхних слоях за счет высокой скорости диффузии газов. Скорость диффузии приблизительно пропорциональна доле общего объема почвы, занятой порами, заполненными воздухом (Пенмен, цит. по Блэк [4]). По этой же причине нижние более увлажненные слои (20—30 см) характеризуются меньшим содержанием кислорода и более выраженным варьированием за период наблюдений. Биогенные процессы играют здесь второстепенную роль, так как торфяные горизонты на такой глубине мало освоены корнями, отличаются сниженной ферментативной активностью, слабо заселены микроорганизмами.

Установлена зависимость состава почвенного воздуха по содержанию кислорода от объема воздушной фазы (рис. 3). Представленный график раскрывает характер этой связи и показывает направленность изменений газового состава при различных значениях воздухоёмкости. Выделено три интервала. Первый (А) лежит в границах воздухоёмкости менее 10% и отличается резким возрастанием кислорода (от 11 до 17,5%) по мере увеличения воздушной фазы. Второй (Б) характеризует среду с воздухоёмкостью 10—30% и выраженной тенденцией к плавному обогащению

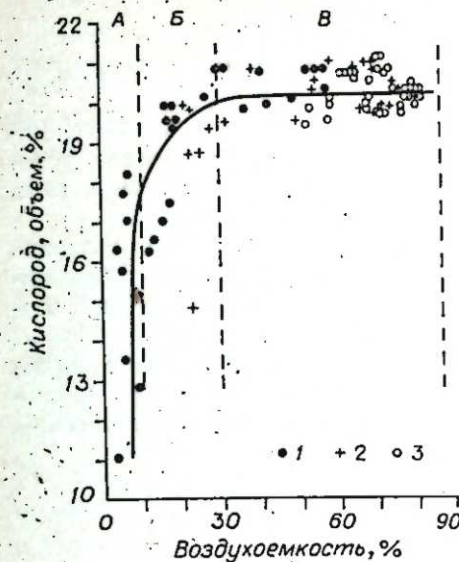


Рис. 3. Содержание кислорода газовой фазы в зависимости от воздухоёмкости. 1 — слабо осушенный участок; 2 — умеренно осушенный; 3 — интенсивно осушенный.

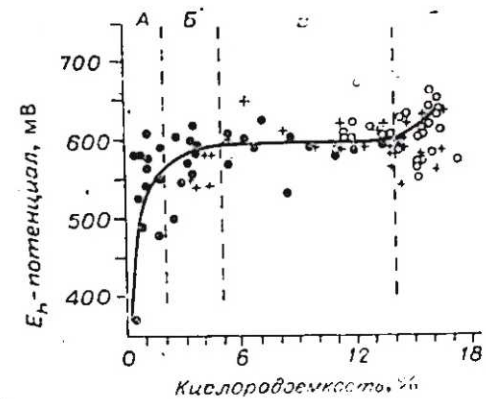


Рис. 4. Зависимость окислительно-восстановительного потенциала почв от кислородоёмкости. Обозначения такие же, как на рис. 3.

кислородом до 20%. Третий (В) соответствует воздухоёмкости 30—86% и практически стабильному содержанию кислорода 20—21%.

Следовательно, в лесных торфяных почвах переходного типа при воздухоёмкости около 30% обеспечивается высокая обогащенность воздушной фазы кислородом и сохраняется определенное постоянство газового состава почвенного воздуха. Наиболее критические условия кислородного режима создаются при объеме воздуха менее 10%.

Общепризнанным показателем аэрации почвенной среды служит окислительно-восстановительный потенциал (ОВП; Eh, мВ). Его замеры осуществляли непосредственно в свежесаложенном шурфе с помощью переносного понометра И-102. Установлено, что в лесных осушенных почвах в течение июня — августа значения ОВП лежат главным образом в границах аэробнозиса и варьируют в пределах 370—670 мВ.

Методом корреляционного анализа установлено, что динамика окислительно-восстановительного потенциала не связана с сезонными изменениями содержания кислорода (объемные %) почвенного воздуха. Связь обнаруживается, если объемные проценты кислорода пересчитать на единицу объема почвы с учетом доли в ней воздушной фазы. Назовем это производное показателем кислородонасыщенности или кислородоёмкости по аналогии с воздухоёмкостью:

$$K_{O_2} = \frac{B \cdot O_2}{100},$$

где K_{O_2} — показатель кислородоёмкости, %; B — воздухоёмкость, %; O_2 — объемные проценты кислорода в газовой фазе.

На рис. 4 просматриваются четыре зоны со своеобразным характером зависимости ОВП от кислородонасыщенности почв. Зона (А) наиболее рельефно выражает ведущую роль кислорода воздушной фазы в создании окислительно-восстановительных условий среды. При достижении только 2,0% обеспеченности кислородом ОВП резко поднимается с 370 до 560 мВ, характеризующих режим нормальной аэрированности с 370 до 560 мВ, характеризующих режим нормальной аэрированности (2). Зона (Б) отражает слабое влияние почв (в соответствии с работой [2]). Зона (В) свидетельствует о независимости рассматриваемых признаков при значениях K_{O_2} — 5—14%. Зона (Г) являет рост максимального аэробнозиса. Увеличение кислородоёмкости свыше 14% сопровождается дальнейшим подъемом ОВП до 670 мВ.

ВЫВОДЫ

1. Оработана методика определения кислорода почвенного воздуха с помощью хроматографа «Газохром-3101».
2. Установлена зависимость состава почвенного воздуха по содержанию кислорода от объема воздушной фазы. Наиболее критические условия кислородного режима в лесных торфяных почвах переходного типа создаются при воздухоемкости менее 10%.
3. Для оценки аэрации торфяных почв предлагается использовать показатель кислородоемкости (кислородонасыщенности). Он отражает количество кислорода в единице объема почвы с учетом доли в ней воздушной фазы.
4. Выявлено, что при кислородонасыщенности свыше 2% в почве обеспечиваются условия нормальной аэрации (400—600 мВ); при значениях больше 14% наступает режим максимального аэробнозиса (600—700 мВ).

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

Поступила в редакцию
15/VII 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Макаров Б. П., Патрикеева Е. В. Изучение газового режима почв методом газовой хроматографии. — Почвоведение, 1972, № 9.
2. Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М., 1973.
3. Юдина Л. И., Васильев Е. В. Применение газовой хроматографии для анализа почвенного воздуха. — Почвоведение, 1974, № 12.
4. Блэк К. А. Растение и почва. М., 1973.

T. T. Efremova, N. V. Melentyeva

THE USE OF CHROMATOGRAPH GASOCHROM-3101 FOR OXYGEN DETERMINATION IN THE SOIL AIR AND EVALUATION OF AERATION CONDITIONS

The technique is developed for oxygen determination in the soil air with the aid of Gasochrom-3101 chromatograph. To characterise aeration of the peat soils oxygen capacity conception is introduced which reflects air percentage (%) in a unity of soil volume with account of air phase in it. At oxygen capacity above 2% in drained peat soil of a transition type conditions for normal aeration (400—600 mv) are provided for; at the values above 14% the regime of maximal aerobiosis comes (600—700 mv).

УДК 591.151 : 1 : 591

Л. А. ПРАСОЛОВА

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОЖИ У ДИКИХ И РУЧНЫХ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ

Известно, что кожа животных, характеризующихся сезонной сменой волосяного покрова, подвержена сильным изменениям по сезонам года. Изучение у животных в течение года структуры кожи и составляющих ее элементов помогает понять одновременно происходящие изменения в меховом покрове. Работ, посвященных гистологии кожного покрова взрослых лисиц, немного [1—3], однако в них очень четко показана сезонная динамика общей толщины кожи и составляющих ее элементов. Проведенные нами наблюдения за ручными лисицами из селективируемой поведению популяции и дикими из совхозной, не селективируемой популяции выявили у них различия в сроках линьки, подроста и созревания зимнего меха. Оказалось, что у лисиц ручного поведения происходит

значительный сдвиг начала линьки на более ранние сроки по сравнению с нормой (на январь). У диких зверей по сравнению с ручными наблюдается более поздний подрост зимней ости и более высокие темпы созревания волос. Представлялось интересным изучить особенности сезонных изменений строения кожи лисиц разного поведения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследований были взяты две группы лисиц: одна — из популяции, селективируемой на ручное поведение, другая — из диких совхозных. Животные были подобраны по типу аналогов по возрасту (2—3 года) и живому весу. В январе, мае, июле, октябре у лисиц брали биопсию кусочки кожи за лопаткой. Их фиксировали в 10%-ном формалине, а через 1 сут кусочки кожи перекладывали в 5%-ый формалин, в котором они хранились до приготовления препаратов. Парафиновые срезы толщиной 10—15 мк красили гематоксилином и эозином. Под микроскопом с помощью окуляр-микрометра измеряли толщину всей кожи, дермы и жирового слоя, выявляли степень развития потовых и сальных желез. Микрофотографии с препаратов вертикальных срезов кожи представлены ниже.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные изменения гистологического строения кожи самок

Анализ гистологических препаратов показал, что соответственно сезонным изменениям мехового покрова лисиц их кожа очень сильно меняется. В январе, когда у самок, независимо от типа их поведения, меховой покров зрелый, кожа находится в состоянии покоя; в это время дерма наиболее тонкая, расположенные в ней волосяные фолликулы неактивны, корни волос пустые, без сердцевинки и без пигмента. Под группами корней зрелых волос отчетливо видны тяжи жира. Жировой слой зимой достигает наибольшего развития. Эпидермис в январе тонкий, однослойный, потовые и сальные железы очень маленькие (см. таблицу, рис. 1).

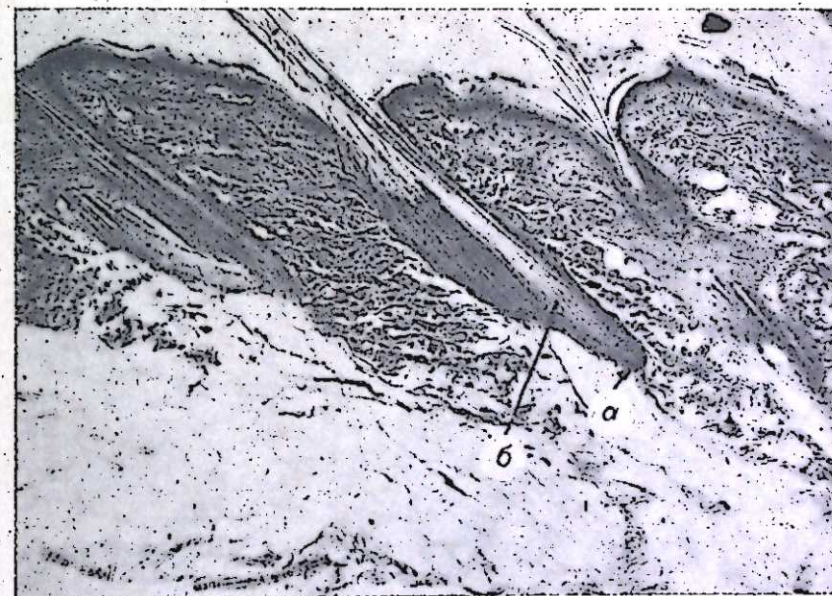


Рис. 1. Ручная самка. Январь.

Полонийный волосяной фолликул (а), корень зрелого острого волоса (б).
На рис. 1—8 — вертикальные срезы кожи порока, окраска гематоксилин-эозиновая. Увеличение: ок. 15, об. 8.

Сезонные изменения кожи ($M \pm m$) у лисиц разного поведения

Время отбора проб кожи	Слой кожи	Самки		Самцы	
		дикие	ручные	дикие	ручные
Январь	Дерма	$0,52 \pm 0,03$	$0,55 \pm 0,05$	$0,49 \pm 0,03$	$0,60 \pm 0,04$
	Жировой	$0,91 \pm 0,08$	$0,83 \pm 0,07$	$1,12 \pm 0,06$	$1,06 \pm 0,02$
	Общая толщина	$1,43 \pm 0,07$ (5)	$1,38 \pm 0,07$ (5)	$1,61 \pm 0,04$ (5)	$1,66 \pm 0,16$ (4)
Май	Дерма	$0,78 \pm 0,03$	$0,69 \pm 0,01$	$0,97 \pm 0,07$	$0,76 \pm 0,02$
	Жировой	$0,58 \pm 0,09$	$0,67 \pm 0,12$	$0,74 \pm 0,07$	$0,84 \pm 0,04$
	Общая толщина	$1,36 \pm 0,07$ (6)	$1,36 \pm 0,12$ (5)	$1,71 \pm 0,05$ (5)	$1,60 \pm 0,03$ (5)
Июль	Дерма	$0,94 \pm 0,07$	$0,84 \pm 0,02$	$1,06 \pm 0,15$	$0,92 \pm 0,08$
	Жировой	$0,44 \pm 0,05$	$0,47 \pm 0,04$	$0,81 \pm 0,07$	$0,73 \pm 0,07$
	Общая толщина	$1,38 \pm 0,08$ (4)	$1,31 \pm 0,06$ (5)	$1,87 \pm 0,17$ (4)	$1,65 \pm 0,20$ (4)
Октябрь	Дерма	$1,11 \pm 0,02$	$0,92 \pm 0,06$	$1,29 \pm 0,06$	$1,21 \pm 0,06$
	Жировой	$0,48 \pm 0,01$	$0,51 \pm 0,04$	$0,74 \pm 0,05$	$0,64 \pm 0,06$
	Общая толщина	$1,59 \pm 0,05$ (4)	$1,43 \pm 0,08$ (6)	$2,03 \pm 0,06$ (5)	$1,85 \pm 0,10$ (5)

Примечание. Все показатели даны в миллиметрах. В скобках указано число животных.

В мае у лисиц обоих типов поведения идет интенсивная линька, а в коже отмечаются процессы подготовки к отрастанию нового меха: увеличивается толщина дермы, активизируются волосные фолликулы, потовые и сальные железы. На вертикальных срезах кожи видны старые, выпавшие волосы, еще покоящиеся и уже активные фолликулы. Корни вновь образующихся, растущих волос пигментированные, имеют сердцевину и лежат в нижних отделах дермы. Жировой слой в мае уменьшается, но за счет утолщения дермы общая толщина кожи меняется незначительно (см. таблицу, рис. 2).

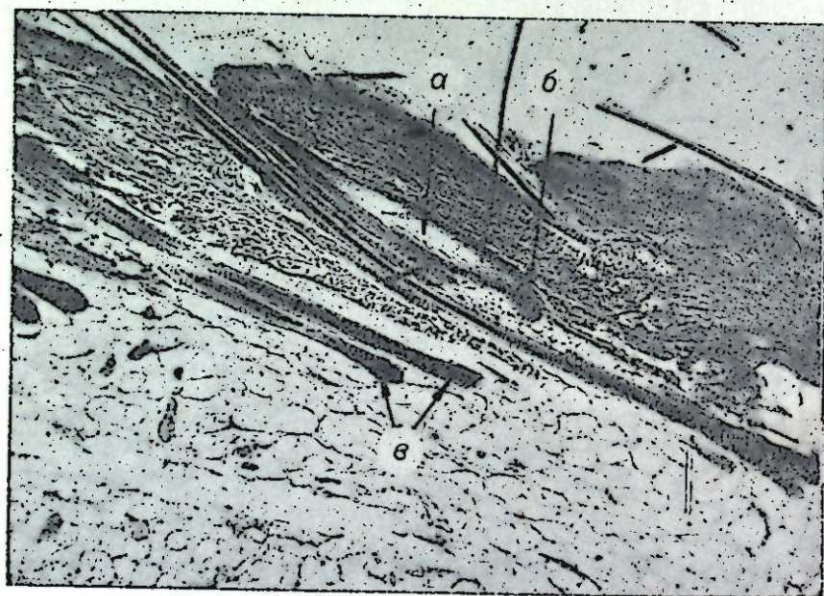


Рис. 2. Ручная самка. Май.

Корень старого зрелого волоса (а), покоящийся волосной фолликул (б), растущие волосы (в).



Рис. 3. Ручная самка. Июль.

Активные волосные фолликулы с растущими волосами (а), сальная железа (б), потовая железа (в).

В июле, как видно из таблицы и рис. 3, толщина дермы увеличивается за счет развития сосочкового слоя, т. е. возрастает число активных волосных фолликулов с корнями растущих волос. В июле по сравнению с маем толщина жирового слоя уменьшается, а общая толщина кожи существенно не меняется. Эпидермис становится многорядным, кожные железы (потовые и сальные) хорошо выражены.

В октябре одновременно с активным ростом волос всех категорий идет созревание в первую очередь переходных волос. В октябре дерма достигает своего максимального развития, толщина ее в 2 раза больше, чем в январе, тогда как жировой слой становится, напротив, почти в 2 раза тоньше, чем в январе (см. таблицу, рис. 4). Корни растущих волос глубоко погружены в дерму, содержат пигментированную серд-

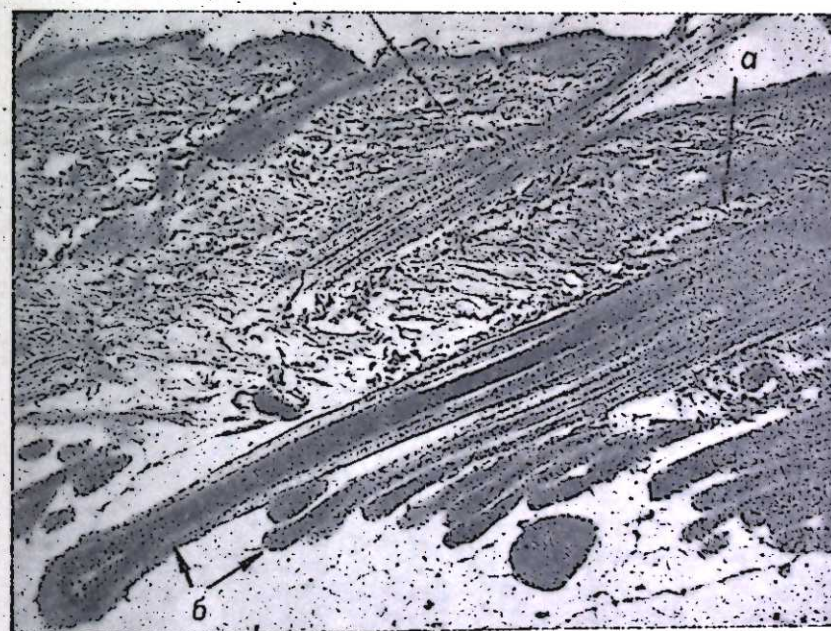


Рис. 4. Ручная самка. Октябрь.

Потовая железа (а), растущие волосы (б).

цевину, волосные фолликулы активные, потовые и сальные железы хорошо развиты.

Несмотря на то, что в январе у ручных самок началась линька, отличий в гистологическом строении кожи у них в сравнении с нелиняющими дикими самками обнаружить не удалось. По-видимому, это связано с топографическими различиями сезонной активации волосных фолликулов в коже лисиц. Январская линька у ручных самок наблюдается прежде всего на груди, шее, голове, анализ же структурных изменений кожи проводили по образцам, взятым с участка, расположенного за лопаткой, где линька начинается значительно позже.

Сезонные изменения гистологического строения кожи самцов

Изучение структуры кожи самцов серебристо-черных лисиц разного поведения показало, что она так же, как у самок, меняется по сезонам. Наибольшей толщины кожа самцов независимо от типа их поведения достигает, как и у самок, осенью в период интенсивного роста и созревания меха. В это время дерма, в которой расположены корни расту-

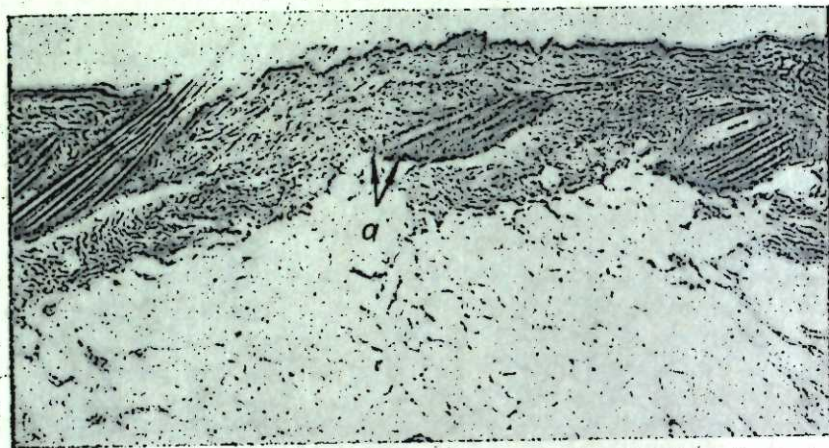


Рис. 5. Дикий самец. Январь.
Регрессирующие волосные фолликулы (а).

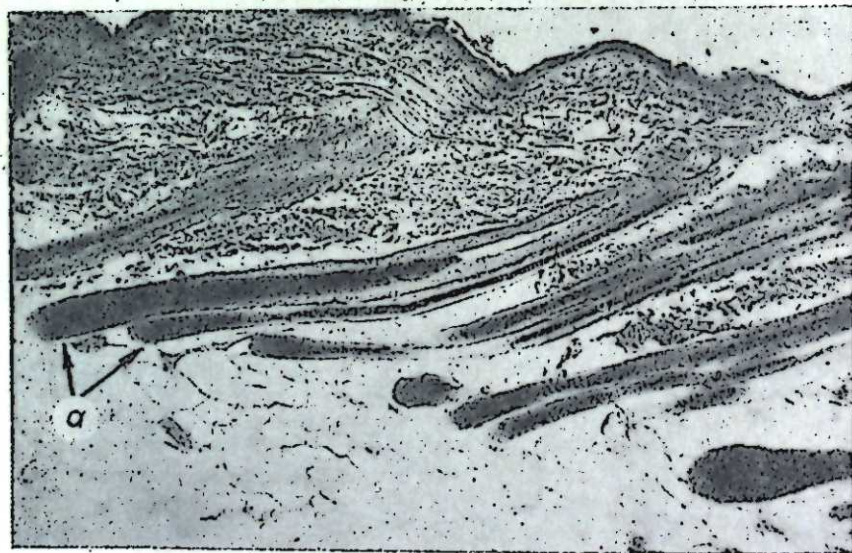


Рис. 6. Дикий самец. Май.
Активные волосные фолликулы (а).

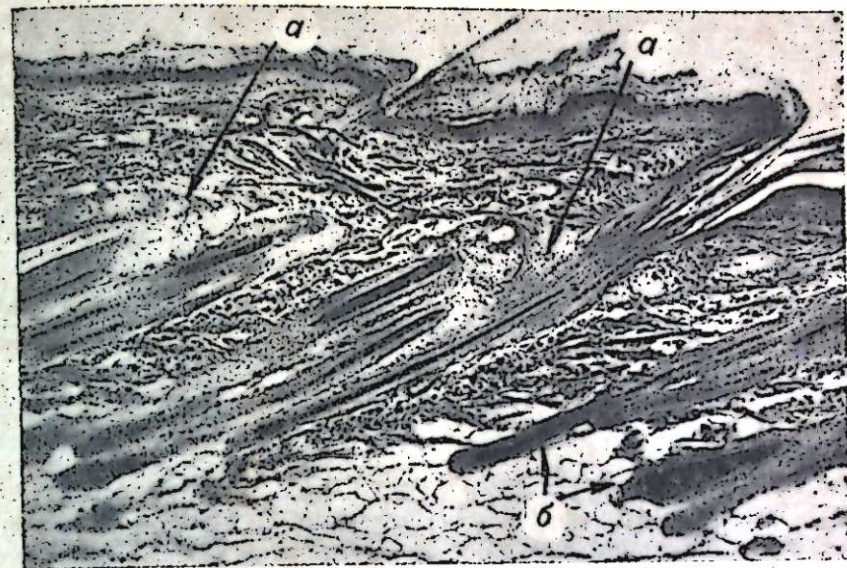


Рис. 7. Дикий самец. Июль.
Сальные железы (а), растущие волосы (б).

щих и созревающих волос, хорошо развита (см. таблицу, рис. 5—8). В январе депонирующий жировой слой кожи достигает наибольшего развития, а дерма в значительной степени дегенерирует. Волосы, расположенные в дерме, зрелые, корни их пустые, не содержат пигмента и находятся в верхних слоях дермы.

В мае у самцов, как и у самок, интенсивно идет линька, а в коже происходит регенерация всех структур: утолщаются эпидермис и дерма, уменьшается жировой слой, происходит активация волосных фолликулов и кожных желез (см. таблицу).

В июле и октябре эти процессы продолжают развиваться в связи с интенсивным долиниванием старого и началом роста и созревания нового меха (см. рис. 7 и 8).

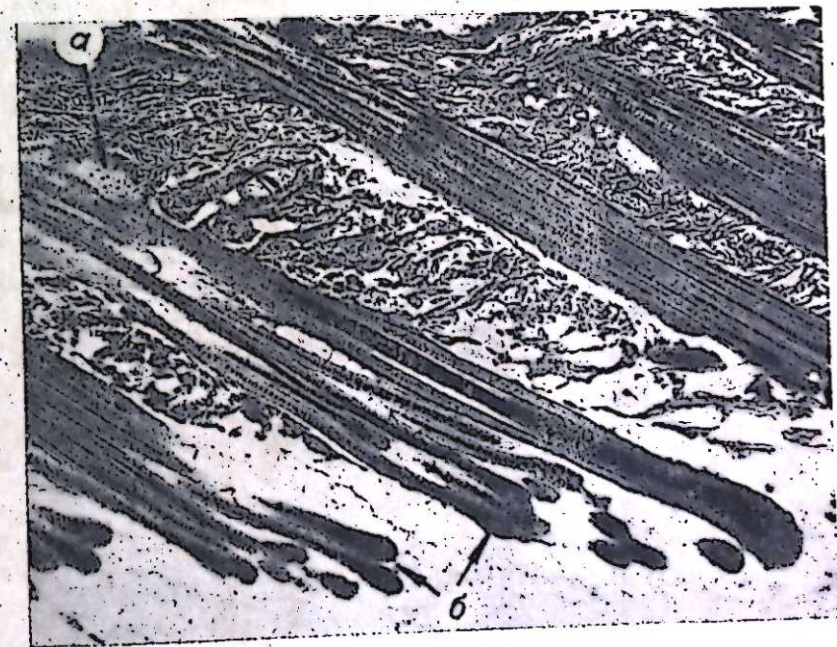


Рис. 8. Дикий самец. Октябрь.
Сальные железы (а), пучки растущих волос (б).

цевилу, волосяные фолликулы активные, потовые и сальные железы хорошо развиты.

Несмотря на то, что в январе у ручных самок началась линька, отличий в гистологическом строении кожи у них в сравнении с нелиняющими дикими самками обнаружить не удалось. По-видимому, это связано с топографическими различиями сезонной активации волосяных фолликулов в коже лисиц. Январская линька у ручных самок наблюдается прежде всего на груди, шее, голове, анализ же структурных изменений кожи проводили по образцам, взятым с участка, расположенного за лопаткой, где линька начинается значительно позже.

Сезонные изменения гистологического строения кожи самцов

Изучение структуры кожи самцов серебристо-черных лисиц разного поведения показало, что она так же, как у самок, меняется по сезонам. Наибольшей толщины кожа самцов независимо от типа их поведения достигает, как и у самок, осенью в период интенсивного роста и созревания меха. В это время дерма, в которой расположены корни расту-

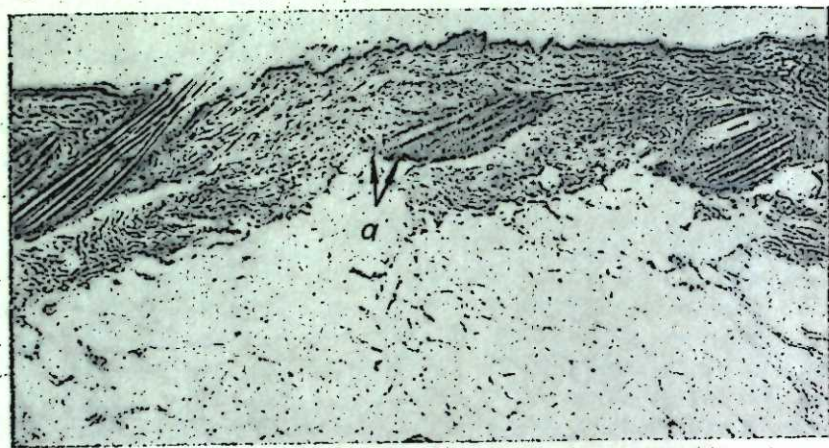


Рис. 5. Дикий самец. Январь.
Покойщиеся волосяные фолликулы (а).



Рис. 6. Дикий самец. Май.
Активные волосяные фолликулы (а).

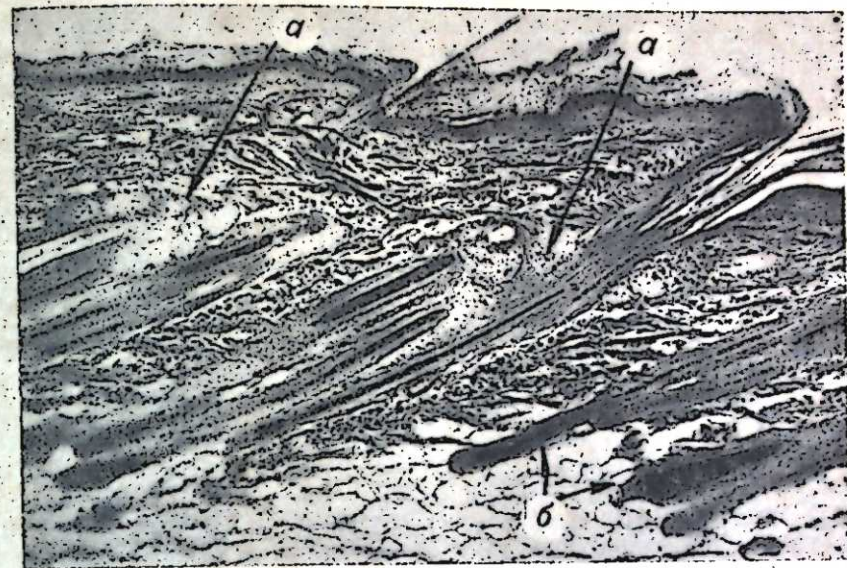


Рис. 7. Дикий самец. Июль.
Сальные железы (а), растущие волосы (б).

щих и созревающих волос, хорошо развита (см. таблицу, рис. 5—8). В январе депонирующий жировой слой кожи достигает наибольшего развития, а дерма в значительной степени дегенерирует. Волосы, расположенные в дерме, зрелые, корни их пустые, не содержат пигмента и находятся в верхних слоях дермы.

В мае у самцов, как и у самок, интенсивно идет линька, а в коже происходит регенерация всех структур: утолщаются эпидермис и дерма, уменьшается жировой слой, происходит активация волосяных фолликулов и кожных желез (см. таблицу).

В июле и октябре эти процессы продолжают развиваться в связи с интенсивным долиниванием старого и началом роста и созревания нового меха (см. рис. 7 и 8).



Рис. 8. Дикий самец. Октябрь.
Сальные железы (а), пучки растущих волос (б).

Таким образом, сезонные изменения гистоструктуры кожи у самцов характеризуются теми же закономерностями, что и у самок. По толщине кожа самцов превосходит кожу самок во все сезоны, как это отмечается и другими авторами [1—4].

Данные таблицы свидетельствуют о различиях в строении кожи у лисиц разного поведения. У ручных животных весной, летом и осенью толщина дермы меньше, чем у диких. Возможно, с замедленным развитием дермы у ручных самок в это время связаны более низкие темпы роста и созревания волос по сравнению с дикими самками. Механизмы активации волосных фолликулов и роста волос еще недостаточно изучены, но известно, что большая роль в активизации роста волос принадлежит гормону щитовидной железы тироксину [5—7]. Проведенные нами исследования сезонной активности щитовидной железы на тех же животных показали, что в процессе отбора лисиц на доместикационное поведение происходит изменение сезонной динамики активности щитовидной железы, коррелирующее с изменениями в их кожно-волосном покрове [8].

Таким образом, приведенные данные о динамике структуры кожи у лисиц разного поведения помогают лучше понять те различия в характере изменений мехового покрова, которые возникают в процессе селекции на ручное поведение.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
17/V 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Еремеева К. М. Возрастные изменения кожного и волосного покровов пушных зверей.— Тр. Моск. НИИ пушно-мехового ли-та, 1954, т. 5.
2. Еремеева К. М. Возрастные изменения кожного и волосного покровов серебристо-черных лисиц.— Каракулеводство и звероводство, 1954, № 1.
3. Клар Р. О., Залкер В. Л., Васина С. Г., Глебина Е. И. Сборник работ лаборатории цитологии по размножению лисы. М.— Л., 1937.
4. Кузнецов Б. А. Основы товароведения пушно-мехового сырья. М., 1952.
5. Ebling F. J. Hormones and hair growth.— Cosmetics and Perfumery, 1973, N 88.
6. Ryder M. L., Stephenson S. K. Wool Growth. L., 1968.
7. Ryder M. L. Thyroxine and wool follicle activity.— Anim. Prod., 1979, v. 28, N 1.
8. Бенимецкий Ю. С., Прасолова Л. А. Изменения динамики сезонной активности щитовидной железы, линьки и мехообразования у самок серебристо-черных лисиц в результате селекции по типу поведения.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 6. Сер. биол. наук, вып. 1.

L. A. Prasolova

SEASONAL CHANGES IN THE SKIN OF WILD AND TAME SILVER FOXES

It is shown, that seasonal changes of structure of the skin correlate with seasonal changes of fur coat of female and males from the population selected for domestic properties of behaviour and from the population of wild foxes which were not selected for behaviour.

УДК 636.082.4

Д. В. КЛОЧКОВ, А. А. КИМ

ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СПЕРМАТОГЕНЕЗА ПРИ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ У МОЛОДЫХ ПОРОК

Из общего комплекса факторов внешней среды фотопериод выделяется как один из основных, определяющих процесс размножения живот-

ных, особенно сезонно размножающихся [1]. Выявление специфических реакций организма, связанных с конкретными световыми условиями на каждой стадии онтогенеза, позволяет наметить пути сознательного изменения воспроизводительной функции животных, что очень важно для объектов промышленного разведения. В ряде работ показано, что, изменяя фотопериодические условия, можно модифицировать воспроизводительную функцию животных [2—4] и сроки их полового созревания [1, 5—7].

Для сезонно размножающихся животных характерны две фазы развития воспроизводительной функции: 1) подготовительная фаза, проходящая обычно в условиях естественно сокращающегося дня; 2) прогрессивная фаза, протекающая при возрастающей длительности суточного освещения [8]. У многих сезонно размножающихся животных в осенне-зимний период происходит постепенная подготовка организма к весеннему размножению.

Мутации генов окраски порок, обладая плейотропным действием, влияют на репродуктивную функцию [9, 10]. Цветные пороки по сравнению со стандартными позднее приходят в состояние половой активности и имеют меньшую плодовитость [10]. Показаны генотипические различия функции гонад у стандартных, хедлюнд, сапфировых самок при различных фотопериодических условиях [11]. Можно предполагать, что реактивность организма порок к модифицированным фотопериодическим условиям неодинакова на разных этапах онтогенеза и меняется в зависимости от генотипа животных. При содержании стандартных пороков в условиях сокращенного светового дня не было найдено критических периодов в функции их гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы, но количественные и качественные различия в реактивности половой системы пороков зависят от длительности этого воздействия [12]. Эта работа дала основания для более детального изучения особенностей функционирования гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы и ее реактивности на периодические воздействия сокращенным и длинным световым днем.

Представляет определенный интерес выяснение функции фотопериодического регуляторного механизма в ответ на дифференцированные световые воздействия (коротким и длинным световым днем) у самок пороков разных генотипов и в разные периоды постнатального онтогенеза. Для изучения этого нами были предприняты специальные эксперименты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты проведены на молодых самцах стандартной и сапфировой окраски, рожденных в конце апреля и начале мая. Животных содержали в обычных двухрядных шедях. Сокращенный 8-часовой световой день (СД) создавали с помощью светонепроницаемых штор на шее, которые опускали в 17 ч 30 мин и поднимали в 9 ч 30 мин. Вентиляция обеспечивала достаточный воздухообмен и поддерживала такую же температуру, как в шее с контрольными животными. Постоянное освещение (ПО) создавали путем дополнительного освещения зверей с 17 ч 30 мин до 9 ч 30 мин. Проведенные эксперименты для удобства анализа условно были разбиты на две серии (I и II опыты).

В обоих опытах в зависимости от содержания животных в разных световых режимах были выделены следующие группы стандартных и сапфировых самок:

I опыт — 1-я группа — СД в течение июля, августа и сентября; 2-я — СД в течение июля, августа; 3-я — СД в течение августа и сентября; 4-я группа — контроль (естественные условия освещения).

II опыт — 1-я группа — СД в течение июля; 2-я — СД в течение августа; 3-я — СД в течение сентября; 4-я — ПО в течение июля; 5-я — ПО в течение августа; 6-я — ПО в течение сентября; 7-я группа — контроль (как в I опыте).

Количество животных указано в табл. 1.

К началу опытов (июль) возраст животных был 2 мес. В период с 5 по 10 октября подопытных и контрольных животных кастрировали. Семенники взвешивали и фиксировали в жидкости Карнуа. Из средней части семенника изготовляли срезы толщиной 6 мкм, их окрашивали гематоксилином Эрлиха и эозином. Для оценки изменений в семенниках порок, содержащихся при разных фотопериодических условиях, на поперечных срезах семенных канальцев (при увеличении в 300 раз) подсчитывали относительное число канальцев со сперматогенными клетками разных генераций. У каждого самца подсчитывали по 100 семенных канальцев в одном из семенников. Семенные канальцы по уровню дифференцировки сперматогенного эпителия были разделены на 5 типов по модифицированной нами шкале А. И. Прасолова [13]: I тип — в канальцах видны только клетки Сертоли и сперматогонии; II тип — появляются сперматоциты в стадии прелентонемы и лентонемы; III тип — регистрируются сперматоциты в стадии зигонемы; IV тип — сперматоциты достигают стадии пахинемы; V тип — появление сперматоцитов II порядка и сперматид. Измеряли также диаметр 50 поперечно разрезанных семенных канальцев. На поперечных срезах 25 канальцев III типа подсчитывали число клеток разных генераций. Полученные результаты статистически обработаны с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение эксперимента масса тела самцов, содержащихся при разных световых режимах, существенно не различалась. (Известно, что у порок к октябрю рост в основном закончен.) Подопытные и контрольные животные имели массу тела в пределах 1,7—2,2 кг (стандартные) и 1,5—2,0 кг (сапфировые).

В первом опыте наблюдали генотипические различия в массе гонад. У сапфировых самцов в естественных условиях освещения отмечена тенденция к меньшей массе гонад, чем у стандартных. В условиях модифицированного фотопериода в 1-й группе порок масса гонад сапфировых самцов на 79% меньше, чем у стандартных самцов ($p < 0,001$), во 2-й и 3-й группах — на 17—18% ($p > 0,05$) (табл. 1).

Фотопериодические условия оказали влияние на массу гонад стандартных самцов. Максимальная масса гонад отмечена в 1-й группе в условиях СД в течение трех месяцев, несколько меньшей была она в 3-й группе СД в течение 2 мес (август, сентябрь). Такая же экспозиция в более ранние сроки (июль, август) не оказала существенного влияния на массу гонад во 2-й группе животных (см. табл. 1).

У сапфировых самцов максимальное увеличение массы гонад зарегистрировано при содержании порок в условиях СД в августе и сентябре (3-я группа). При трехмесячной экспозиции увеличение массы гонад было меньшим. При двухмесячной экспозиции СД в июле, августе масса гонад снижалась ($p < 0,01$). В условиях первого эксперимента обнаружена прямая корреляция между массой семенников и диаметром семенных канальцев. Эта связь более четко выражена у стандартных самцов и менее — у сапфировых. Генотипические различия по диаметру канальцев семенников отсутствовали.

Гистологический анализ семенников вскрыл следующую картину: у контрольных стандартных самцов в семенниках преобладали (76,1%) канальцы I типа, которые содержали только клетки Сертоли и сперматогонии (табл. 2); значительно меньше (19,1%) было канальцев II типа и еще меньше (4,7%) — III типа. В семенниках контрольных сапфировых самцов зарегистрировано значительно большее, чем у стандартных, количество семенных канальцев I типа (92,7%) ($p < 0,05$) и меньшее количество канальцев II типа ($p < 0,01$) и III типа ($p < 0,05$). Следует отметить, что генотипические различия в уровне дифференцировки сперматогенного эпителия сохраняются и при модификациях фотопериодических условий.

Таблица 1
Масса гонад и диаметр семенных канальцев у самцов порок, содержащихся при разных световых режимах

Группа	Стандартные порки		Сапфировые порки		
	Масса гонад ($M \pm m$), г	Диаметр канальцев ($M \pm m$), мкм	Группа	Масса гонад ($M \pm m$), г	Диаметр канальцев ($M \pm m$), мкм
I опыт					
1(18)	2,04 ± 0,14 ***	99,50 ± 4,95 ***	1(14)	1,14 ± 0,11 **	109,84 ± 5,59 ***
2(8)	0,82 ± 0,06	68,89 ± 4,03	2(11)	0,70 ± 0,03 **	63,18 ± 2,23 **
3(8)	1,68 ± 0,16 **	90,34 ± 4,60 **	3(11)	1,42 ± 0,07 ***	95,00 ± 5,62 **
4(8)	0,91 ± 0,04	76,60 ± 1,33	4(8)	0,84 ± 0,03	73,95 ± 1,36
II опыт					
1	0,77 ± 0,07	75,22 ± 1,95	1	0,70 ± 0,03 **	65,14 ± 1,50 ***
2	0,93 ± 0,06	84,69 ± 2,08 **	2	0,77 ± 0,07	77,36 ± 1,50
3	1,03 ± 0,06	84,71 ± 2,04 **	3	0,79 ± 0,04	71,64 ± 1,98
4	0,97 ± 0,06	73,85 ± 1,83	4	1,02 ± 0,06 **	74,18 ± 1,30
5	0,96 ± 0,06	79,57 ± 1,50	5	0,94 ± 0,07	75,69 ± 0,87
6	0,90 ± 0,03	76,69 ± 2,87	6	0,85 ± 0,08	76,25 ± 0,84
7	0,91 ± 0,04	76,60 ± 1,33	7	0,84 ± 0,03	73,95 ± 1,36

Примечание. Статистическая достоверность разности по сравнению с контролем — $p < 0,001$ (***), $p < 0,01$ (**). В скобках указано количество животных. Во II опыте, во всех группах использовано по 8 порок.

В I опыте при 3-месячном содержании стандартных самцов в условиях СД в их семенниках наблюдалось сильное уменьшение количества канальцев I типа, увеличение числа канальцев III типа и появление канальцев IV и V типов. У сапфировых самцов 1-й группы относительное снижение числа канальцев I типа меньше, чем у стандартных, отмечено появление только канальцев IV типа, наряду с увеличением числа канальцев II и III типов. СД в августе, сентябре (3-я группа) вызвало меньшие сдвиги в процессах дифференциации сперматогенного эпителия у стандартных и сапфировых самцов по сравнению с соответствующими группами животных, содержащихся в условиях СД в течение 3 мес. У стандартных самцов 3-й группы по сравнению с контрольными уменьшилось количество канальцев I типа и возросло относительное число канальцев III и IV типов. У сапфировых самцов, содержащихся в таких же условиях, обнаружена тенденция к небольшому снижению относительного числа канальцев I типа и увеличению числа канальцев II и III типов по сравнению с контролем. СД в июле, августе (2-я группа) оказало минимальное, но статистически значимое воздействие на физиологию гонад стандартных самцов и не вызывало существенных различий в уровне процессов дифференциации сперматогенного эпителия сапфировых самцов.

Гистологический анализ канальцев III типа выявил существенные различия в соотношении сперматогоний и сперматоцитов в зависимости от режима освещения животных (табл. 3). Наибольшие изменения в процессе сперматогенеза отмечены при содержании порок в условиях СД в течение 3 мес (1-я группа) и 2 мес (3-я группа). У обоих генотипов наблюдается уменьшение количества сперматогоний и увеличение числа сперматоцитов в стадии зигонемы по сравнению с контролем. Двухмесячное СД в более ранние сроки (2-я группа) было менее эффективно. Следует отметить, что в I опыте количество сперматоцитов во всех группах сапфировых самцов было меньше, чем у стандартных.

Во втором опыте в условиях месячной экспозиции (СД в разные сроки — 1-я, 2-я, 3-я группы) у сапфировых самцов обнаружена меньшая масса гонад по сравнению с контрольными (см. табл. 1). В 3-й группе животных эти различия статистически достоверны ($p < 0,01$). У живот-

Таблица 2

Частота встречаемости ($M \pm m$, %) семенных канальцев разного типа в зависимости от светового режима

Группа	Стандартные норки				Сапфировые норки			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
I опыт	1	4,4±1,9***	20,0±7,4	14,2±3,1**	49,6±7,3***	24,6±12,2***	23,6±7,1*	14,1±1,8***
	2	41,7±11,3**	17,5±4,2	20,1±4,9**	20,6±6,3***	92,3±4,5	4,4±2,8	3,3±1,7
	3	19,0±9,9***	15,8±2,4	17,8±2,5**	46,7±11,3***	86,9±4,3	9,6±2,4	3,5±1,6
	4	76,1±4,8	19,1±4,2	4,7±1,0	—	92,7±2,2	5,3±1,5	2,0±0,7
II опыт	1	55,7±11,7	31,5±8,9	7,0±1,8	5,7±2,5*	86,9±4,3	9,6±2,4	3,5±1,6
	2	48,8±12,4*	8,2±4,0*	24,4±8,1**	18,5±8,1*	91,5±3,7	5,3±2,6	3,1±1,2
	3	57,7±9,4	19,5±4,2	19,8±3,6***	3,0±3,0	77,3±6,4*	10,5±3,2	12,2±3,8*
	4	79,6±8,2	11,2±5,1	8,2±2,8	0,0±0,6	88,0±5,5	4,9±2,3	7,1±2,2*
	5	63,2±10,7	16,9±3,7	19,9±6,2*	—	96,7±2,0	2,1±1,3	1,1±0,7
	6	96,9±2,1	4,6±1,1**	1,5±1,0**	—	97,5±2,5	1,2±1,2*	1,2±1,2
	7	76,1±4,8	19,1±4,2	4,7±1,0	—	92,7±2,2	5,3±1,5	2,0±0,7

Примечание. В I опыте в 1 группе у стандартных норк $12,0 \pm 5,1\%$ ($p < 0,05$) семенных канальцев V типа, у сапфировых норк $37,6 \pm 12,1\%$ канальцев IV типа. Статистическая достоверность различия по сравнению с контролем $p < 0,05$ (*), $p < 0,01$ (**), $p < 0,001$ (***).

Таблица 3

Число сперматогенных клеток на разных стадиях дифференцировки в семенных канальцах III-типа при различных световых режимах (среднее количество клеток на поперечном срезе канальца $M \pm m$)

Группа	Стандартные норки		Группа	Сапфировые норки	
	Сперматогонии	Сперматоциты I порядка в стадии зиготемы		Сперматогонии	Сперматоциты I порядка в стадии зиготемы
I опыт					
1	1,66±0,06***	31,86±1,04***	1	1,67±0,05***	21,88±0,78***
2	3,12±0,12***	12,42±0,47***	2	2,68±0,14***	9,69±0,57***
3	2,15±0,07***	30,55±1,12***	3	2,20±0,09***	25,19±0,82***
4	4,49±0,13	7,72±0,30	4	6,00±0,25	6,54±0,42
II опыт					
1	2,89±0,13***	15,78±0,80***	1	2,67±0,12***	12,01±0,61***
2	4,18±0,14	11,44±0,42***	2	3,65±0,17***	9,43±0,49**
3	3,51±0,13***	14,69±0,54***	3	3,12±0,11***	11,45±0,41***
4	3,09±0,14***	9,94±0,37**	4	3,12±0,13***	8,54±0,35***
5	5,28±0,16**	11,05±0,39***	5	4,92±0,25**	9,22±0,63**
6	2,18±0,18***	6,24±0,45	6	2,56±0,25***	8,12±0,68
7	4,49±0,13	7,72±0,30	7	6,00±0,25	6,54±0,42

Примечание. Статистическая достоверность различия по сравнению с контролем $p < 0,05$ (***), $p < 0,01$ (**), $p < 0,001$ (*)

ных, содержащихся при ПО, генотипических различий в массе гонад не выявлено.

СД в течение июля (1-я группа) способствует уменьшению массы семенников у сапфировых самцов на 16% ($p < 0,01$), при ПО в это же время (4-я группа) масса их семенников увеличилась на 21% ($p < 0,01$). Подобные же изменения массы гонад наблюдаются у стандартных самцов.

СД в течение 1 мес вызвало у стандартных самцов активизацию процессов дифференцировки, причем наиболее сильные сдвиги отмечены во 2-й группе при СД в августе (см. табл. 2). В этой группе отмечено уменьшение количества канальцев I и II типов ($p < 0,05$), увеличение числа канальцев III типа ($p < 0,05$) и появление канальцев IV типа. У стандартных самцов в 1-й и 3-й группах наблюдались тенденции к уменьшению числа канальцев I типа, увеличению числа канальцев II и III типов и появление канальцев IV типа. У сапфировых же самцов СД в июле и в августе было не эффективным и только в сентябре вызвало уменьшение числа канальцев I типа и увеличение числа канальцев III типа. Таким образом, фотопериодические условия — СД в июле были мало эффективны по степени воздействия на функции половой системы для стандартных самцов и не эффективны для сапфировых, в сентябре же эффективность СД существенно возрастала для обоих генотипов.

Содержание стандартных норк в условиях ПО оказывало четкий стимулирующий эффект в июле и августе, но тормозило процесс сперматогенеза в сентябре. У сапфировых самцов отмечена активизация сперматогенеза при ПО в июле и депрессия при ПО в августе и сентябре.

Гистологический анализ канальцев III типа выявил определенные закономерности в соотношении числа сперматогоний и сперматоцитов, зависящие от режима освещения. Следует отметить, что при СД в разные сроки у обоих генотипов в семенных канальцах уменьшилось число сперматогоний и увеличилось количество сперматоцитов по сравнению с контролем. Этот эффект во 2-й группе (СД в августе) был меньше, чем в 1-й и 3-й, и почти такой же, как во 2-й группе в первом опыте (СД в июле, августе).

Действие ПО на процесс сперматогенеза определялось сроками его проведения ПО в июле и августе (4-, 5-я группы), у обоих генотипов вызвало увеличение числа сперматоцитов в стадии зигонемы. ПО в сентябре у обоих генотипов приводило к уменьшению числа сперматоцитов ($p < 0,001$) и к незначительному изменению числа сперматоцитов в стадии зигонемы. Следует отметить, что в I и во II опытах число сперматоцитов в стадии зигонемы было всегда меньше у сапфировых порок, чем у стандартных. Исключение составляют более глубокую депрессию сперматогенеза, чем у сапфировых самцов. Таким образом, применение СД или ПО длительностью 1 мес в разные сроки позволило выявить у самцов порок стадии большей реактивности процессов сперматогенеза либо к постоянному освещению, либо к сокращенному световому дню.

ОБСУЖДЕНИЕ

Плейотропное действие генов окраски затрагивает функцию сперматогенеза порок. У сапфировых порок как в условиях естественного освещения, так и при модификации световых условий наблюдалось отставание в развитии процессов сперматогенеза.

Условия сокращенного светового дня активизировали половую функцию животных. Эффективность воздействия на сперматогенез сокращенного фотопериода зависела от его продолжительности. При месячной экспозиции она была слабо выражена, увеличивалась при 2-месячной и достигала максимальных значений при 3-месячной экспозиции. В последнем случае, если у сапфировых порок процесс сперматогенеза характеризовался образованием сперматоцитов в стадии пахинеи, то у стандартных порок дифференциация сперматогенного эпителия была более развита, и на срезах семенных канальцев наблюдались сперматиды. При 2-месячном содержании стандартных самцов в условиях СД сперматогенез достигает высокого уровня развития, образуются сперматоциты в стадии пахинеи, у сапфировых — на срезах семенных канальцев регистрируются только сперматоциты в стадии зигонемы. Двухмесячное содержание порок при СД в более поздние сроки (август, сентябрь) было более эффективно по степени воздействия на половую функцию, чем в ранние (июль, август).

Таким образом, фотопериодические условия оказывают существенное влияние на функцию половой системы самцов. Согласно многочисленным исследованиям, это влияние у порок, как и у большинства видов млекопитающих, реализуется через функцию специфического оптико-нейроэндокринного механизма [14, 15]. Мы не располагаем данными, каким образом нейроэндокринная система осуществляет долгосрочную программу регуляции половых функций. Однако в проведенных нами ранее исследованиях было показано, что содержание порок в условиях сокращенного светового дня существенно активизировало функцию гипоталамо-гипофизарной нейроэндокринной системы и усиливало ее реактивность к последующему световому воздействию [16]. Таким образом, экспериментально было продемонстрировано значение коротких световых дней в регуляции половой функции порок.

Была не ясна роль летних дней с максимальной длительностью в определении уровня половой функции у молодых порок. Результаты экспериментов с применением месячной экспозиции сокращенного светового дня или постоянного освещения дают основание для предположения о наличии стадийности в реактивности гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы к световым воздействиям. Данные по уровню дифференциации сперматогенного эпителия (см. табл. 2) показывают, что в августе или сентябре месячное содержание животных при сокращенном световом дне стимулировало процесс сперматогенеза у стандартных самцов. СД в июле оказывало небольшой эффект на сперматогенез. У сапфировых же самцов СД только в сентябре вызвало четкую активизацию сперматогенеза, воз-

действие на животных короткими световыми днями в июле и августе было не эффективно. Напротив, воздействие на стандартных и сапфировых самцов постоянного освещения в июле оказалось более действенным. ПО порок в сентябре оказывало тормозящее действие на развитие у них гонад. Судя по дифференцировке сперматогенного эпителия, у стандартных порок период чувствительности к ПО более растянут, чем у сапфировых. Возможно, что эта особенность дифференцированной реактивности на фотопериод в постнатальном онтогенезе объясняет характерное сходство в реакции самцов на сокращенные световые дни длительностью 1 мес (август) и 2 мес (июль, август). При 2-месячном СД (июль, август) воздействие короткого светового дня в июле мало эффективно, и в результате реакция не отличается от таковой самцов, испытывавших только экспозицию к одному месячному СД в августе.

Для становления половых процессов у сезонно размножающихся животных необходимо прохождение, согласно Вольфсону [8], двух стадий: подготовительной, протекающей в условиях сокращенного светового дня, и прогрессивной стадии — в условиях удлиняющихся дней. Наши исследования показывают, что, по крайней мере для молодых животных, подготовительная стадия включает в себя фазу длинных дней. Таким образом, для становления процесса сперматогенеза у самцов порок в постнатальном онтогенезе необходимо прохождение ими стадии длинных дней и только затем стадии сокращенных.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
11/11 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих. — Журн. общ. биол., 1950, т. 11, № 1.
2. Bissonnette T. H., Modification of mammalian sexual cycles: Reaction of ferrets (*Putorius vulgaris*) of both sexes to electric light added after dark in November and December. — Proc. Roy. Soc., 1932, B 110.
3. Hansson A. The physiology of reproduction in mink (*Mustela vison* Schreb.) with special reference to delayed implantation. — Acta Zool., 1947, v. 28.
4. Беляев Д. К., Ключков Д. В., Железова А. И. Влияние световых условий на воспроизводительную функцию и плодовитость порок (*Mustela vison* Schreb.). — Бюл. Моск. о-ва исп. природы, отд. биол., 1963, т. 68 (2).
5. Ключков Д. В., Ключкова А. Я., Ким А. А., Беляев Д. К. Реакция половой системы порок разных генотипов на сокращенный вдвое календарный год. — Материалы I Всесоюзной научной конференции по биологии и патологии пушных зверей. Петрозаводск, 1974.
6. Breed W. G., Clarke J. R. Effect of photoperiod on ovarian function in the vole *Microtus agrestis*. — J. Hered. Fertil., 1970, v. 23, N 1.
7. Johnston P. G., Zucker J. Photoperiodic regulation of reproductive development in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). — Biol. Reprod., 1980, v. 22, N 4.
8. Wolfson A. Light and darkness and circadian rhythms in the regulation of annual reproductive cycles in birds. Coll. Inter. CNRS, Paris, 1970, N 172.
9. Беляев Д. К. Применение генетических принципов в разведении порок (*Mustela vison* Schreb.). — Бюл. Моск. о-ва исп. природы отд. биол., т. 64 (3).
10. Евсиков В. И. Генетические и фенотипические основы регуляции плодовитости млекопитающих. Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1974.
11. Ключков Д. В., Ким А. А. Влияние фотопериодических условий на половую функцию самцов порок разных генотипов. — С.-х. биол., 1979, т. 14, № 1.
12. Ключков Д. В. Влияние сокращенного светового дня на сперматогенез у молодых самцов порок. — Онтогенез, 1980, т. 11, № 1.
13. Прасолов А. И. Сезонные изменения в семенниках у речного бобра. — Тр. Воронеж. гос. заповедника, 1976, т. 21.
14. Wurtman R. J. Effect of light and visual stimuli on endocrine function. — Neuroendocrinology, 1967, v. 2.
15. Turek F. W., Campbell C. S. Photoperiodic regulation of neuroendocrine-gonadal activity. — Biol. Reprod., 1979, v. 20, N 1.
16. Юрисова М. И., Ключков Д. В. Влияние фотопериодических условий на гипоталамо-гипофизарно-нейроэндокринную и половую системы норки (*Mustela vison*). — Журн. эвол. биох. и физиол., 1978, т. 14, № 6.

GENOTYPICAL DIFFERENCES IN SPERMATOGENESIS
UNDER DIFFERENT PHOTOPERIODICAL
CONDITIONS IN YOUNG MINKS

The maintenance of young Standard and Sapphire males under the conditions of reduced 8-hour daylight (SD) of different duration in July—September stimulated the development of gonads. In condition of 3 months SD in October the spermatogenous cells attained the spermatoid stage in Standard males and only spermatocyte I at pachynema stage—in Sapphire males. In condition of 2 SD months (August—September) Standard males had 46,7% seminiferous tubules at the stage of spermatocyte I (Pachynema); Sapphire males had 3,5% tubules at the stage of spermatocyte I (zygonema). Under the conditions 1 month continuous illumination (CL) or SD during July—September, spermatogenesis were limited in Standard males by July and August, and in Sapphire males only by July.

УДК 612.014.461+612.015.31+616.631.11

Л. Ф. ШКИФОРОВСКАЯ

ГЛИКОЗАМИНОГЛИКАНОГИДРОЛАЗЫ
В ПОЧЕЧНОЙ ТКАНИ ГРЫЗУНОВ
С РАЗЛИЧНОЙ КОНЦЕНТРИРУЮЩЕЙ ФУНКЦИЕЙ ПОЧЕК

У диких грызунов, в процессе адаптации к различным природным условиям, определенное значение имеет структурная реорганизация мозгового вещества почки с изменением функции осмотического концентрирования [1, 2]. Согласно гипотезе А. Г. Гищенского [3], в регуляции проницаемости структур мозгового вещества почки для движения воды по осмотическому градиенту существенную роль играет система гиалуронидазы — кислые мукополисахариды (гликозаминогликаны). Ряд авторов поддерживают представление об участии гликозаминогликанов (ГАГ) и гиалуронидазы в процессах транспорта воды и ионов в почечной ткани [4—8], однако этот вопрос до последнего времени остается дискуссионным [9, 10].

Известно, что расщепление белковых комплексов ГАГ (протеогликанов) до низкомолекулярных компонентов осуществляется благодаря синергическому действию гликозидаз и пептидаз. Углеводная длинная цепь ГАГ расщепляется до тетра-, ди- и моносахаридов несколькими ферментами: гиалуронидазой, N-ацетил-β-D-гексозаминидазой и β-глюкуро니다зой; в расщеплении белковой части молекулы принимает участие катепсин Д и кислая карбоксипептидаза.

В настоящей работе определялась активность названных гликогидролаз почек у интактных грызунов разных экологических групп, резко различающихся по структуре концентрирующего механизма: у больших песчанок (*Rombomys opimus* L.) — представителей пустынной зоны; водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) — крайне влаголюбивых грызунов; расселяющихся в заболоченных местностях, и белых лабораторных крысах. Раздельное определение активности гиалуронидазы, β-глюкуро니다зы и N-ацетил-β-гексозаминидазы по зонам почки представляет интерес для выявления физиологической роли гликогидролаз в процессе реабсорбции воды в почечных канальцах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Большие песчанки весом 100—170 г были отловлены в районе Ашхабада в осенне-зимний период. Опыты проводили через 2—4 нед после отлова. Водяные полёвки были получены из популяции, разводимой в виварии ИЦиГ СО АН СССР. В опыте использовали взрослых особей самцов и самок весом 100—150 г. Для эксперимента брали белых крыс

Вистар обоого пола весом 200—250 г. Животных забивали декапитацией. Почки отмывали от крови охлажденным физиологическим раствором через канюлю, введенную в брюшную аорту, и разделяли на корковую зону и мозговое вещество, из которого иссекали сосочки. Для одного анализа объединяли материал 5—10 животных. Экстракты получали по методу А. Боллета с соавторами [11] в модификации А. А. Баева [12], их диализовали в течение ночи при $t = +4^{\circ}\text{C}$ в соответствующих буферах: для определения гиалуронидазы использовали 0,1 М ацетатный буфер, рН 3,8; для β-глюкуро니다зы — 0,1 М ацетатный буфер, рН 4,85; для N-ацетил-β-D-гексозаминидазы — 0,05 М Na цитратно-фосфатный буфер, рН 3,5 и 4,85.

Для определения суммарной активности гликогидролаз и активности гиалуронидазы в качестве субстрата использовали натриевую соль гиалуроновой кислоты (ГК), полученную из луночных канатиков новорожденных методом С. С. Костерко [13] с последующей фенольной депротенинизацией. Препарат содержал около 3% белка, 45% N-ацетилглюкозамина и 42% урсоловой кислоты. Активность гиалуронидазы определяли в присутствии ингибитора β-глюкуро니다зы — слизиной кислоты в концентрации $2 \cdot 10^{-3}$ М [14]. Суммарную гликогидролазную активность и активность гиалуронидазы определяли в условиях 4-часового гидролиза при $t = 37^{\circ}\text{C}$ и выражали в микрограммах N-ацетилглюкозамина на 1 мг белка в пробе. Аминосакхар определяли по Эльсону — Моргану в модификации Дж. Рейсига [15].

В качестве субстрата для определения активности β-глюкуро니다зы методом [16] использовали п-нитрофенил-β-D-глюкоуронид, синтезированный в Институте химической кинетики и горения СО АН СССР по методу [17]. Синтезированный препарат по параметрам — температура плавления, удельное вращение и процент основного вещества — был близок к расчетному. Инкубацию проб проводили при $t = 37^{\circ}\text{C}$ в течение 2 ч. Активность β-глюкуро니다зы выражали в микромолях п-нитрофенола, отщепленного от субстрата на миллиграмм белка в 1 мл. Активность N-ацетил-β-D-гексозаминидазы определяли с п-нитрофенил-N-ацетил-β-D-глюкозаминидом (Серва, ФРГ) по методу [18] в условиях 15-минутного гидролиза и выражали в микромолях п-нитрофенола на миллиграмм белка в 1 мл.

Для определения активности экзогликозидаз в экстракте почечной ткани были подобраны оптимальные условия анализа (оптимум рН, природа буфера, время инкубации, влияние на скорость реакции концентрации субстрата и экстракта). Характерно, что удаление из экстракта низкомолекулярных примесей и солей путем диализа сопровождалось относительным увеличением суммарной ферментативной активности гликогидролаз и не вызывало ее снижения при хранении экстрактов в течение последующих дней на холоде. Белки в экстракте определяли методом О. Лоури [19]. В качестве стандарта использовали бычий сывороточный альбумин (Австрия).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование ферментов по зонам почки (сосочек — кора) большой песчанки, водяной полевки и белой крысы в условиях обычного водно-солевого режима позволило выявить более высокую ферментативную активность в сосочке почки — в зоне, где локализован концентрирующий механизм. У всех грызунов суммарная гликогидролазная активность зоны сосочка была в 1,5—3 раза выше активности ее в корковом веществе. При определении гликогидролазной активности в экстракте в присутствии слизиной кислоты (ингибитора β-глюкуро니다зы) оказалось, что большая ее часть обусловлена экзогликозидазами (рис. 1). В сосочке почки белой крысы относительная активность гиалуронидазы составляла 25,7%, песчанки — 19,3%, водяной полевки — всего лишь 11,8% от общей ферментативной активности. Относительная активность

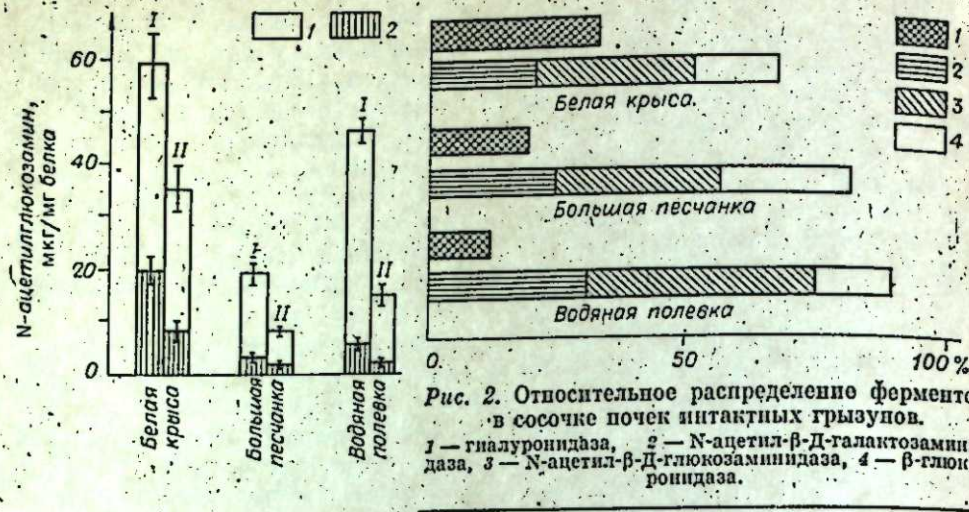


Рис. 1. Суммарная активность гликаногидролаз и активность гиалуронидазы в сосочке и корковом веществе почки интактных грызунов. I — сосочек, II — кора; 1 — общая активность гликаногидролаз, 2 — активность гиалуронидазы.

экзогликозидаз в ткани почки диких грызунов значительно выше, чем в ткани почки лабораторных животных. Из экзогликозидаз максимальной была активность N-ацетил-β-D-гексозаминидазы, которая состояла из N-ацетил-β-D-галактозаминидазы и N-ацетил-β-D-глюкозаминидазы (рис. 2), причем активность последней во всех случаях была более выраженной.

Сопоставляя удельную активность песчанки, белой крысы, водяной полевки, следует указать на более высокий уровень суммарной ферментативной активности почки у влаголюбивых грызунов в сравнении с пустынными. По нашим данным (см. таблицу), суммарная гликаногидролазная активность в сосочке почки белой крысы колебалась в пределах 53—66 мкг/мг, песчанки — 18—20 и водяной полевки 45—50 мкг/мг. Удельная активность гиалуронидазы в сосочке почки была также максимальной у белой крысы, минимальной — у песчанки, у водяной полевки ее содержание также невелико. Отмечаются различия в активности экзогликозидаз почки диких грызунов. В сосочке почки большой песчанки уровень активности гексозаминидазы был ниже примерно в 1,5 раза, чем у водяной полевки и белой крысы, тогда как удельная активность β-глюкуронидазы сосочка почки большой песчанки была приблизительно равна активности β-глюкуронидазы сосочка почки белой крысы. Напротив, у водяной полевки была ниже активность β-глюкуронидазы, чем у белой крысы и песчанки, и преобладала активность гексозаминидазы. Эти различия в удельной активности гликаногидролаз обнаружены и в корковом веществе почки исследуемых животных, но они были менее выраженными.

Характер распределения ферментативной активности гликаногидролаз по зонам почки соответствовал распределению субстрата (ГАГ) по морфологическим структурам почки только у животных с хорошо развитой концентрирующей функцией: в почечной ткани белой крысы и большой песчанки больше всего ГАГ содержится в зоне сосочка, меньше всего в коре. Большинство авторов справедливо связывают многие физиологические функции млекопитающих с природой и организацией внеклеточных компонентов соединительной ткани. Т. Лорент высказал точку зрения, что функции полисахаридов, по-видимому, определяются их общими макромолекулярными и полиэлектролитными свойствами. В модельных экспериментах он показал, что молекулы гиалуроновой кислоты (ГК) при концентрации раствора 0,01—0,1% взаимодействуют друг с другом, образуя непрерывную трехмерную структуру — «молеку-

лярное сито», обладающее высоким сопротивлением току жидкости [20]. С другой стороны, С. Кастор и Дж. Грин [21] на основе планиметрических методов исследования интерстициальной ткани с анионными макромолекулами мозгового слоя почки собаки показали, что концентрация ГК в интерстиции вполне достаточна для формирования тканевого гелевого фильтра.

Отсюда реально предполагать, что деполимеризация ГАГ, преимущественно ГК, или снижение их концентрации в результате ферментативного гидролиза при определенных условиях может быстро менять проницаемость интерстиция, окружающего канальцевые структуры, тем самым резко увеличивать осмотический поток воды. Необходимо отметить, что у большой песчанки, устойчивой к дегидратации в обычных для нее условиях существования, сосочек почки отличался от сосочка почки белой крысы меньшим уровнем ГАГ и, прежде всего, меньшей концентрацией ГК. По количеству ГК в почечной ткани интактные песчанки сопоставимы с белыми крысами, содержащими длительное время на сухом корме. Сравнительно высокое содержание ГАГ в зоне сосочка большой песчанки обусловлено в основном сульфатированными соединениями [22]. Отмеченные особенности содержания ГАГ и гликаногидролаз мозгового вещества почки у грызунов пустынной зоны, по-видимому, могут рассматриваться как результат адаптивной перестройки, связанной с экологической специализацией вида.

Большинство песчанки, являющиеся типичными их представителями, характеризуются наиболее высокой концентрирующей способностью почек, которая находит свое структурное выражение в значительной толщине мозгового слоя и особенностях строения интракортикальных и юкстамедулярных нефронов [23]. Обнаруженные особенности содержания ГАГ и гликаногидролаз в мозговом слое большой песчанки, вероятно, определяются водно-солевым режимом условий обитания. Недостаток воды и высокая засоленность почвы способствуют поступлению в организм значительных количеств солей с кормом, которые, в свою очередь, могут привести к гармональным перестройкам в организме, а следовательно, и к изменению синтеза как лизосомальных

Удельная активность гликаногидролаз в сосочке и корковом веществе почки различных интактных грызунов

Ферменты	Белая крыса (10)		Большая песчанка (7)		Водяная полевка (5)	
	сосочек	кора	сосочек	кора	сосочек	кора
Суммарные гликаногидролазы	59,7±6,4	35,9±4,8	18,7±1,1***	7,9±0,4***	47,4±2,5***	14,8±1,9***
	19,7±2,6	7,9±1,5	3,6±0,2***	1,2±0,1***	5,6±0,5***	1,8±0,2***
β-Глюкуронидаза	16,9±0,7	8,4±0,9	14,7±1,5	4,3±0,5***	10,5±0,9***	3,2±0,1***
	53,0±1,4	37,1±2,1	31,2±1,2***	10,8±2,4***	54,5±3,2***	15,6±0,8***
N-ацетил-β-D-гексозаминидаза						

п-нитрофенол, мкмоль/мг белка
 N-ацетилглюкозамин, мкг/мг белка
 Пр и м е ч а н и е. В скобках — число экспериментов, в которых материалы суммированы от 5—10 животных. Достоверность различий ферментативной активности почек большой песчанки и водяной полевки с белой (с. 2) крысой: p < 0,05(*), p < 0,01(**), p < 0,02(***) p < 0,01 (***).
 Большой песчанкой: p < 0,05(*), p < 0,02(**) p < 0,01 (***).

ферментов, так и субстрата их действия. Такое распределение ГАГ и гликаногидролаз в почечной ткани пустынных грызунов, очевидно, оправдано с точки зрения их физиологической роли. Сульфатированные ГАГ, будучи более сильными поланионами, в большей степени способны удерживать осмотически активные вещества, тем самым повышая осмолярность мозгового слоя, а следовательно, и функцию осмотического концентрирования почки.

Это предположение относительно песчанок подтвердилось в опытах на белых крысах содержащихся в условиях длительной солевой нагрузки и после внутрибрюшинного введения гидрокортизона, когда параллельно с увеличением содержания сульфатированных соединений в мозговом слое почки нарастала величина градиента натрия по направлению сосочек — кора [24]. Результаты наших экспериментов на больших песчанках хорошо согласуются с гистохимическими анализами, свидетельствующими, что в истонченных прослойках интерстициальной ткани сосочка содержится достаточно большая концентрация ГАГ [25].

Напротив, у водяной полевки, отловленной (в период повышенной гидратации) и забитой в полевых условиях, уровень ГАГ в почке был низким и примерно одинаков для всех ее областей [26]. Казалось бы, что незначительное содержание ГАГ в интерстиции сосочка у водяной полевки должно привести к усиленному обмену между собирательными трубками и окружающими их кровеносными капиллярами, т. е. обеспечить достаточно высокую активность механизма факультативной реабсорбции воды. Однако у водяной полевки низкое содержание ГАГ в интерстиции сосочка сочетается с низкой концентрирующей способностью и хорошо развитой водовыделительной функцией почек. Оказалось, что у водяных крыс структуры, участвующие в создании осмотического градиента, недостаточно развиты, а локализация ГАГ в сосочке почки весьма своеобразна. Эти соединения располагаются не в интерстиции, как у белых крыс, а на апикальной поверхности эпителия собирательных трубок [27].

В то же время, по нашим данным, у водяных полевок, разведенных в условиях вивария, в весенне-летний период суммарная гликаногидролизная активность зоны сосочка была примерно в 3 раза выше активности коры. Высокая активность сосочка почки водяной полевки обусловлена большой долей участия в ней экзогликозидаз (примерно 88,2% от общей ферментативной активности, из них 76,4% приходится на N-ацетил-β-D-гексозаминидазу). Высокое содержание гликаногидролаз по отношению к ГАГ в зоне сосочка водяной крысы объяснить трудно, по-видимому, это можно связать с иной структурной организацией протеогликановых молекул и прежде всего с наличием большого количества сиаломукопротеидов. Неслучайно, при раздельном определении ферментов оказалось, что большая доля приходится на N-ацетил-β-D-гексозаминидазу — фермента, гидролизующего остатки N-ацетилгексозамина как в молекулах ГАГ, так и в молекулах гликопептида или уромукоида.

Таким образом, отличия в уровнях активности лизосомальных ферментов у различных грызунов, по-видимому, можно объяснить содержанием и природой субстрата их действия. Ранее высказанное представление о регуляторной функции гиалуронидазы в деградации ГАГ подтверждается и более поздними работами [28, 29]. Первый этап деградации молекулы как ГК, так и хондроитинсерных кислот А или С (ХСК) осуществляется почти исключительно под действием гиалуронидазы. Вклад β-глюкуронидазы в начальное расщепление молекул незначителен. Гиалуронидаза предпочтительно действует на длинные цепи полисахарида и расщепляет гликозидную связь, отдаленную от начального и терминального остатка полимера. Минимальным размером субстрата ГК для гиалуронидазы является октасахарид, субстрата ХСК-А — додекасахарид. Образующиеся в процессе гидролиза высшие олигосахариды являются ингибиторами самой гиалуронидазы. Экзогликозидазы, после-

довательно отщепляя концевые остатки уроновой кислоты и аминоксахара, снимают ингибирующий эффект. Фактором, лимитирующим процесс деградации олигосахаридов среди экзогликозидаз, является N-ацетил-β-D-гексозаминидаза.

Таким образом, гидролиз высокополимерных соединений — ГАГ до низкомолекулярных продуктов осуществляется благодаря совместному действию названных ферментов. Обнаруженные межвидовые различия у интактных животных с контрастной экологической специализацией в уровнях активности ферментов и субстратов их действия в почечной ткани, по-видимому, связаны со спецификой организации в них концентрирующего механизма и обусловлены адаптацией животных к различным условиям существования.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
29/XI 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Шмидт-Нильсон К. Животные пустынь. Л., 1972.
2. Виноградов В. В. Зависимость структуры почки грызунов от их экологической специализации. — В кн.: Материалы симпозиума «Адаптация к условиям аридной зоны. Зима и спячка». М., 1970.
3. Гиндешинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.—Л., 1964.
4. Castor C. W., Green J. A. Regional distribution of acidic mucopolysaccharides in the kidney. — J. Clin. Invest., 1968, v. 47.
5. Farber S. J., Walat J. J., Benjamin R., Van Praag D. Effect of increased osmolality on glycosaminoglycans metabolism of rabbit renal papilla. — Am. J. Physiol., 1971, v. 220.
6. Praag D. van, Stone A. L., Richter A. J., Farber S. J. Composition of glycosaminoglycans (mucopolysaccharides) in rabbit kidney. — Biochem. Biophys. Acta, 1972, v. 273.
7. Никифоровская Л. Ф., Виноградов В. В., Розин В. Г., Батенко Л. П. Кислые мукополисахариды почек грызунов. — ДАН СССР, 1971, т. 200, № 4.
8. Горюнова Т. Е., Дробышевская Н. А., Климова В. П., Никифоровская Л. Ф. Активность гиалуронидазы в функционально различных зонах почечной ткани белых крыс и кроликов. — Изв. СО АН СССР, 1975, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.
9. Gans J. H. In vitro incorporation of ¹⁴C from 2 — ¹⁴C glucose into rabbit kidney medullary and duodenal glucosaminoglycans. — Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 1972, v. 140, N 3.
10. McAuliffe W. G. Histochemistry and ultrastructure of the interstitium of the renal papilla in rats with hereditary diabetes insipidus (Brattleboro strain). — Am. J. Anat., 1980, v. 157, N 1.
11. Bollet A. J., Bonner W. M., Nance J. L. The presence of hyaluronidase in various mammalian tissues. — J. Biol. Chem., 1963, v. 238, N 11.
12. Баев А. А. Биохимическая характеристика гиалуронидазы тканей животного организма. — ДАН СССР, 1967, т. 172, № 3.
13. Костенко С. С. Новый метод получения гиалуроновой кислоты. — Вопр. мед. хим., 1953, т. 6.
14. Виха И. В., Приваленко М. И., Хорлин А. Я. Определение активности гиалуронидазы в сыворотке крови при совместном присутствии гиалуронидазы, β-глюкуронидазы и N-ацетил-β-D-глюкозаминидазы. — Вопр. мед. хим., 1973, т. 19, № 1.
15. Reissig J. L., Strominger I. L., Leloir L. F. A modified colorimetric method for the estimation of N-acetylaminosugars. — J. Biol. Chem., 1955, v. 217.
16. Fishman W. H., Kato K., Austies C. L. et al. Human serum β-glucuronidase; its measurement and some of its properties. — Clin. Chim. Acta, 1967, v. 15.
17. Bowering W. D. S., Timell T. E. Synthesis and characterization of 2-O-(β-D-glycopyranosyl)uronic acid-D-xylopyranose. — J. Amer. Chem. Soc., 1960, v. 82.
18. Weissmann B., Rowin G., Marshall J., et al. Mammalian α-acetylglucosaminidase. Enzymic properties, tissue distribution, and intracellular localization. — Biochemistry (Wash.), 1967, v. 6.
19. Lowry O. H., Rosebrough N. I., Farr A. L., Randall R. I. Protein measurement with the Folin phenol reagent. — J. Biol. Chem., 1951, v. 193, N 1.
20. Laurent T. C. In vitro studies on the transport of macromolecules through the connective tissue. — Fed. Proc., 1966, v. 25.
21. Castor C. W., Greene J. A. Regional distribution of acid mucopolysaccharides in the kidney. — J. Clin. Invest., 1968, v. 47.
22. Никифоровская Л. Ф., Мартынец Л. Д., Кононова А. Л. Влияние водного голодания на мукополисахаридный состав почек белой крысы и большой песчанки. — Изв. СО АН СССР, 1975, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

23. Ivanova L. N., Natchin Yu. V., Serebryakov E. P. et al. Comparative study of the concentrating mechanism in the kidney of the big gerbil (*Rhombomys opimus* L.) and the water vole (*Arvicola terrestris* L.).—Comp. Biochem. Physiol., 1980, v. 66A.
24. Никифоровская Л. Ф., Кононова А. Л., Иванова Л. И. Влияние солевой нагрузки и гидрокортизона на гликозаминогликаны почек белых крыс.—Вопр. мед. хим., 1980, т. 1.
25. Иванова Л. И., Беликова М. А., Гилева Т. Т. и др. Особенности осморегуляции у водяных крыс и их реакция на дегидратацию в условиях водного дефицита.—В кн.: Вспышка размножения водяной крысы. Новосибирск, 1976.
26. Батенко Л. И. Некоторые морфологические особенности почки ондатры и водяной крысы.—Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1.
27. Иванова Л. И., Лавриченко В. А. Морфофизиологические особенности почек грызунов различной экологической специализации.—Ж. эволюц. биохим. и физиол. Прил. «Эволюция вегетативных функций», Л., 1971.
28. Hayashi S. Study on the degradation of glycosaminoglycans by canine lysosomal enzymes. I The mode of contribution of hyaluronidase, β -glucuronidase, and β -N-acetylhexosaminidase on hyaluronic acid.—J. Biochem., 1977, v. 82, N 5.
29. Hayashi S. II The mode of contribution of hyaluronidase, β -glucuronidase, sulfatase and β -N-acetylhexosaminidase in the case of chondroitin-4-sulfate.—J. Biochem., 1978, v. 83, N 1.

L. F. Nikiforovskaya

GLYCOSAMINOGLYCANHYDROLASES IN THE RENAL TISSUE OF RODENTIA WITH DIFFERENT RENAL CONCENTRATING FUNCTION

The activity of lysosomal enzymes (hyaluronidase, β -glucuronidase and N-acetyl- β -D-hexosaminidase) in the renal cortical and inner medullary parts of intact rodentia with different natural conditions of the salt-water regimen—the great gerbil (*Rhombomys opimus* L.) and the water vole (*Arvicola terrestris* L.) was investigated in comparison with those indicated of the laboratory albino rat.

It was found that the distribution of glycanohydrolases in kidney zones was the same in all rodent species studied: the highest activity was found in the papilla (the exoglycosidases were the most activity, then the activity decreases towards the cortex).

Interspecies differences in the activity of lysosomal enzymes and the substrate of their action in the papilla found in animals under study were, evidently, due to a specific function of the concentrating mechanism and were conditioned by the adaptation of the animals to different environments.

УДК 612.411

Т. В. АВРААМОВА, Е. М. РОМАНОВА

ИЗУЧЕНИЕ БЕЛКОВЫХ КОМПОНЕНТОВ МЕМБРАНЫ ЭРИТРОЦИТОВ КРОЛИКОВ ПРИ СТАРЕНИИ

Эритроциты млекопитающих являются одной из наиболее удобных моделей для изучения процессов старения на клеточном уровне. Широкое использование этого объекта обусловлено следующими факторами. Во-первых, эти клетки сравнительно легко выделить и получить в чистом виде. Во-вторых, зрелые эритроциты млекопитающих, являясь безъядерными клетками, лишены возможности биосинтеза белка. В своей жизнедеятельности эти клетки используют белки, синтезированные на предшествующих стадиях развития. В-третьих, кровь содержит эритроциты разного возраста, с помощью методов дифференциального центрифугирования их можно разделить на разные возрастные группы.

В процессе старения эритроциты претерпевают существенные изменения, выражающиеся в снижении интенсивности метаболических процессов [1], в изменении структуры и функции мембраны [2]. Важная роль в изучении процессов старения эритроцитов отводится белковым компонентам мембраны [3, 4].

Белковый спектр мембран эритроцитов человека, полученный методом электрофореза в полиакриламидном геле в присутствии детергентов, представлен семью основными компонентами [5] (см. рисунок). Согласно номенклатуре Стека [6], полосы на столбике полиакриламидного геля и соответствующие им пики на денситограмме обозначаются цифрами следующим образом: полосы 1 и 2 представлены спектрином; 2.1—анкирином; зона 3—основными интегральными белками; зона 4—белками, участвующими в транспорте моносахаридов и воды; полоса 5—актином, полоса 6—глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназой; полоса 7—неидентифицированным компонентом. В составе полос 1; 2; 2.1; 4.2; 5; 6 диффундируют периферические белки. Спектрин и актин относятся к цитоскелетным элементам клетки, они участвуют в поддержании двояковогнутой формы эритроцита. Удаление спектрина и актина вызывает фрагментацию мембраны на отдельные везикулы [8]. Спектриновый каркас посредством анкирина связан с трансмембранными белками, мигрирующими в зоне 3 белкового спектра мембран эритроцитов [9].

Зона 3 на электрофореграмме является средоточием важнейших мембранных белков. По своей химической природе эти белки—гликопротеиды с незначительным содержанием (7—8%) углеводной компоненты, вследствие чего они являются слабыми антигенами [10]. Основной белок зоны 3, составляющий 90% всех ее белков,—это система транспорта анионов [11]. С белками зоны 3 связывают проявление АТФазной [12] и ацетилхолинэстеразной активности [13].

По поводу белков зоны 4 существует много, нередко противоречивых предположений. В основном белки этой зоны гликопротеиды. Белок полосы 4.5 участвует в транспорте моносахаридов [14], белки полос 4.1 и 4.2 участвуют в цитоскелетных взаимодействиях [15].

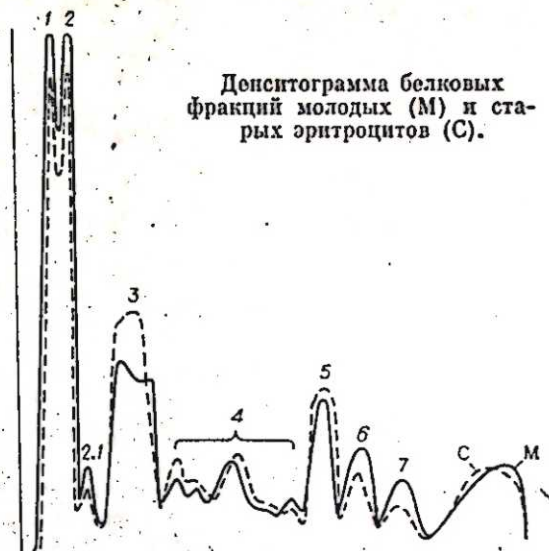
Белок зоны 7 в настоящее время точно не идентифицирован. Задача данной работы состояла в изучении основных белков мембраны эритроцитов кролика при старении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на эритроцитах кроликов породы Шпанила весом 2,5—3 кг. Кровь брали капельным методом из краевой вены уха кролика. В качестве антикоагулянта использовали гепарин.

Фракции молодых и старых клеток получали методом дифференциального центрифугирования крови по схеме [16]. Второе и последующее центрифугирование крови проводили в физиологическом растворе, что позволяло одновременно сочетать фракционирование и отмывку, а также значительно сокращало время процедуры. При фракционировании 40—50 мл крови получали по 1—1,5 мл фракции молодых и старых клеток. Фракционирование крови контролировали подсчетом ретикулоцитов. Гемолиз и приготовление мембранного препарата из клеток эритроцитов проводили по методу работы [17]. Мембранные белки солицировали *n*-бутанолом. Белок определяли методом Лоури.

Белковый спектр мембран эритроцитов кролика изучался методом электрофореза в полиакриламидном геле в присутствии додецилсульфата



Денситограмма белковых фракций молодых (М) и старых эритроцитов (С).

натрия и меркаптоэтанолола [5]. Электрофорез мембранного препарата проводили на аппарате фирмы «Реанал» — модель 69 при силе тока 8 мА на колонку в течение 5—6 ч. Гели окрашивали кумасси синим. Денситометрирование гелей проводили на двухлучевом, регистрирующем микрофотометре ИФО-451 при следующих условиях: плотность фотометрического клина 1,2; скорость записи 50—100 мм в 1 мин. Денситограммы просчитывали методом треугольников. Математическую обработку полученных данных проводили разностным методом [18].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование белкового спектра мембран при старении эритроцитов кролика показало, что в молодых и старых клетках он идентичен и представлен семью основными компонентами. Электрофореграммы мембранных белков эритроцитов кролика и человека аналогичны.

Проведенное нами определение молекулярных весов основных мембранных белков в эритроцитах методом электрофореза в присутствии детергента показало, что молекулярная масса спектрина 230—250 кД, анкирина 210 кД, белков зоны 3 85—110 кД, зоны 4 55—78 кД, актина 38—40 кД, глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы 33—36 кД, компонента 7 25 кД. Значения молекулярных масс, полученные нами для эритроцитов кролика, близки к полученным Файлбексом и Стеком для эритроцитов человека [5].

При старении эритроцитов в белковом спектре и в электрофоретической подвижности мембранных белков не наблюдалось изменений, но перестроилось соотношение отдельных мембранных компонентов (см. таблицу).

Содержание белковых фракций ($M \pm m$, %) в мембранах эритроцитов кролика при старении

Белковые фракции	Мембраны молодых эритроцитов	Мембраны старых эритроцитов	Белковые фракции	Мембраны молодых эритроцитов	Мембраны старых эритроцитов
1—2	36,99±0,43	35,31±0,25	5	10,6±0,18	11,94±0,23
2.1—2.3	5,27±0,12	4,94±0,07	6	8,9±0,11	5,66±0,9
3	19,07±0,18	24,58±0,22	7	4,86±0,14	2,58±0,08
4	14,2±0,24	14,77±0,17			

При старении эритроцитов в белковом спектре мембран наблюдалось увеличение относительного содержания белков зоны 3 и уменьшение компонентов зон 6 и 7. Незначительные изменения наблюдались в зонах 2.1 и 5. В зоне 3 содержание белков во фракции старых клеток на 22,6% ($p < 0,001$) было больше, чем во фракции молодых клеток.

При старении эритроцитов наблюдается десалирование мембранных гликопротеинов и уменьшение количества углеводов на внешней поверхности мембраны [19]. Потеря части липидов и изменение соотношения между отдельными липидными компонентами [20] сопровождаются полимеризацией мембраны [21]. Значительным изменениям в процессе старения подвергается цитоскелет эритроцита [22]. На основе изложенного можно предполагать, что процесс старения эритроцитов сопровождается обнажением интегральных белков на внешней поверхности мембраны с одновременным экранированием белков внутренней поверхности цитоскелетными элементами.

Выраженные изменения наблюдаются в минорных зонах 6 и 7, расположенных на внутренней поверхности мембраны эритроцита. Не исключено, что экранирование и полимеризация мембранных компонентов являются причинами, вызывающими уменьшение относительного содержания белков зон 6 и 7.

Полученные данные позволяют сделать вывод об изменении соотношения важнейших белков в процессе старения эритроцитов, что, вероятно, оказывает большое влияние на функциональные возможности эритроцитов.

Красноярский государственный университет

Поступила в редакцию
5/VII 1982

ЛИТЕРАТУРА

- Seaman C., Wyss S., Plomelli S. The decline in energetic metabolism with aging of the erythrocyte and its relationship to cell death.— Amer. J. Hematol., 1980, v. 8, N 1.
- Fischer S., Nunez M. T., Fifer M. A. et al. Studies of the plasma membrane during maturation of the mammalian erythrocyte.— Biochimie, 1979, v. 61, N 1.
- Balduini C. L., Sinigaglia F., Askari E., Balduini C. Ageing of rabbit red cells in vivo: membrane modifications and their possible role in red cells survival in vivo.— Acta haematol., 1981, v. 65, N 4.
- Kadlubowski M. The effect of in vivo ageing of the human erythrocyte of proteins of the plasma membrane. A comparison with metabolic depletion and Blood Bank storage.— Int. J. Biochem., 1978, v. 9, N 2.
- Fairbanks G., Steck T. L., Wallach D. F. H. Electrophoretic analysis of the major polypeptides of the human erythrocyte membrane.— Biochem., 1971, v. 10, N 13.
- Steck T. L. The Organization of proteins in the human red blood cell membrane.— J. Cell Biol., 1974, N 62.
- Lodish H. F., Small B. Membrane proteins synthesized by rabbit reticulocytes.— J. Cell Biol., 1975, v. 65.
- Shelton D., Wyatt J., Heuser J. The organization of spectrin in the human erythrocyte.— J. Cell Biol., 1979, v. 83, N 2, Part 2.
- Bennet V. Ankyrin: the membrane protein which attaches human erythrocyte spectrin to the cytoplasmic surface of the plasma membrane.— J. Supramol. Struct., 1979, Suppl. N 3.
- Nigg E. A., Bron C., Girardet M., Cherri R. G. Band 3-glycophorin a association combining protein diffusion measurements with antibody-induced cross linking.— Biochem., 1980, v. 19, N 9.
- Guidotti G. The structure of intrinsic membrane proteins.— J. Supramol. Struct., 1977, v. 7, N 3—4.
- Tanner M. J. A., Gray W. R. The isolation and functional identification of a protein from the human erythrocyte ghost.— Biochem. J., 1971, v. 125, N 4.
- Drosiotou C. P., Watts D. C. The release of acetylcholinesterase from human erythrocytes by sodium taurocholate.— Biochem. Soc. Trans., 1980, v. 8, N 5.
- Jones M. N., Nickson J. K. Identifying the monosaccharide transport protein in the human erythrocyte membrane.— FEBS Lett., 1980, v. 115, N 1.
- Lux S. E. Dissecting the red cell membrane skeleton.— Nature, 1979, v. 281, N 5731.
- Аврамова Т. В., Боровкова Г. П., Титова Н. М. Малатдегидрогеназа эритроцитов, продуцируемых в различных условиях эритропоэза.— В кн.: Анализ регуляции системы крови. Красноярск, 1975.
- Dodge J. T., Mitchell C., Hanahan D. J. The preparation and chemical characteristics of hemoglobin-free ghost of human erythrocytes.— Arch. biochem. Biophys., 1963, 100, N 119.
- Плохинский Н. В. Биометрия. М., 1970.
- Choy Y. M., Wong S. L., Lee C. V. Changes in surface carbohydrates of erythrocytes during in vivo aging.— Biochem. and Biophys. Res. Commun., 1979, v. 91, N 2.
- Cohen N. S., Ekholm M. G., Luthra L., Hanahan D. J. Biochemical characterization of densiti-separated human erythrocytes.— BBA, 1976, N 229.
- Jain S. K., Hochstain P. Polymerization of membrane component in aging red blood cells.— Biochem. Biophys. Res. Commun., 1980, v. 92, N 1.
- Grezegorz B. Aging of the erythrocyte.— Biochim. et biophys. acta., 1981, v. 644, N 1.

T. V. Avraamova, E. M. Romanova

PROTEINS MEMBRAN OF RABBIT RED CELLS DURING AGEING

Membranes protein of rabbit red cells was determined by means of electrophoresis with detergents and restorative agents:

The considerable likeness protein pattern of membrane rabbits red cell with the same of human erythrocytes was detected. Also was recovered the big changes in correlation of important membranes during erythrocyte ageing. Was undertake attempt to explain this data with the position of breach membrane microstructure during red cell ageing.

Б. И. КОЛУПАЕВ, В. А. ПУТИНЦЕВА

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ ЖАБР РЫБ ПРИ ТЕМПЕРАТУРНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

Ранее нами было показано, что повышение температуры воды до пределов, с которыми рыбы — обитатели оз. Байкал встречаются в условиях естественного обитания, вызывает у них нарастание ритмической активности сердца и мышц, осуществляющих вентиляцию жабр. В экстремальной диапозоне температур воды у рыб регистрируется нарушение соотношения в активности органов дыхания и кровообращения [1, 2]. Известно, что удовлетворение потребностей организма в кислороде при неблагоприятном воздействии факторов внешней среды осуществляется не только посредством соответствующих перестроек в активности дыхательных мышц и сердца, но и путем изменения поверхности жабр [3]. Понимание механизмов приспособления жаберной ткани к изменению интенсивности газообмена у рыб, подвергаемых экзогенным воздействиям, затрудняет недостаточность сведений о характере биохимических процессов в этих органах. Известно, что функциональное состояние жабр зависит от активности тканевых окислительных ферментов. Поэтому выяснение влияния повышения температуры воды на активность этих ферментов представляет определенный интерес. Цель настоящей работы — изучение влияния температурных нагрузок на активность цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы в жабрах рыб.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта исследования использовали половозрелых голянов *Phoxinus phoxinus*, отловленных в прибрежной части Байкала и адаптированных к температуре 6°C. У рыб, выдержанных в течение 4 ч при температуре 6°C (контроль), 12, 16, 20 и 24°C (скорость повышения температуры — 4°C за 1 ч), определяли интенсивность общего потребления кислорода. Содержание кислорода в воде респирометрических сосудов измеряли по методу Винклера. Активность цитохромоксидазы в гомогенатах жабр определяли по методу Страуса в модификации [4] и выражали в микрограммах красителя на 1 мг белка в минуту. Сукцинатдегидрогеназную активность в гомогенатах жабр определяли по методу [5] и выражали в изменении микрограмм экстинкции на 1 мг белка в минуту. Приготовление гомогената проводили на следующей схеме: жабры рыб помещали в охлажденный 0,25 М раствор сахарозы и гомогенизировали в этом растворе или в 0,02 М фосфатном буфере (рН 7,4) при температуре 4°C. Соотношение ткани и среды гомогенизации составляло 1:6. Центрифугирование образца проводили при 900 g в течение 10 мин. Инкубацию осуществляли при 25°C. Белок определяли по методу Лоури.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные опытов, представленные в таблице, показывают, что нахождение голянов в байкальской воде при температурах 12, 16, 20 и 24°C сопровождается возрастанием интенсивности общего потребления кислорода. Степень увеличения интенсивности газообмена имела прямую зависимость от температуры воды. Результаты исследований на байкальской популяции голянов согласовываются с известным фактом усложнения метаболизма и соответственно нарастания скорости газообмена у пойкилотермных животных, подвергаемых температурным воздействиям.

Изменение активности цитохромоксидазы в жабрах рыб, находящихся в условиях эксперимента, имело несколько иной характер. При температуре воды 12°C (нередкой в естественных условиях обитания) у рыб зарегистрировано достоверное повышение, а при температуре 24°C — достоверное снижение активности цитохромоксидазы в жабрах. У животных, находящихся в воде с температурой 16°C (в естественных условиях такое значение температуры наблюдается только в конце летнего сезона) и 20°C (температура, несвойственная для естественной среды обитания голянов), активность этого фермента была изменена недостоверно.

Принято считать, что интенсивность окислительного метаболизма в клетках теплокровных животных может быть охарактеризована активностью цитохромной системы и особенно цитохромоксидазы [6]. Данные наших экспериментов указывают на то, что прямая взаимосвязь между активностью цитохромоксидазы в жабрах и интенсивностью метаболизма у рыб наблюдается при температуре 6 и 12°C.

Активность сукцинатдегидрогеназы была достоверно повышена у рыб, находящихся в воде с температурой 16 и 20°C. Функциональное значение изменения активности этого фермента у рыб в настоящее время изучено недостаточно. По мнению авторов работы [7], возрастание активности сукцинатдегидрогеназы у теплокровных животных способствует активации дикарбоновой части цикла Кребса, не требующей больших затрат кислорода и НАД. Это обстоятельство имеет важное значение для организмов, находящихся в гипоксических условиях. Судя по результатам наших исследований, у голянов, несмотря на увеличение интенсивности газообмена, наблюдается несоответствие между возросшими потребностями организма в кислороде и обеспеченностью им тканей. Подтверждением этого является то, что у рыб, находящихся в воде при температуре 20°C и выше, происходит кровоизлияние в области плавников, которое косвенно свидетельствует о гипоксическом состоянии тканей. Данные наших опытов указывают на то, что поддержание окислительных процессов в тканях путем увеличения активности сукцинатдегидрогеназы наблюдается у голянов не при всех значениях температуры, вызывающих гипоксию.

Известные функциональные свойства цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы [6, 7] и результаты наших опытов позволяют считать, что исследуемые ферменты имеют значение в приспособлении жабр к по-

Физиолого-биохимические показатели у голянов, находящихся в воде с разной температурой

Физиолого-биохимические показатели	Температура воды, °C				
	6 (контроль)	12	16	20	24
Интенсивность общего потребления кислорода	0,10 ± 0,01	0,16 ± 0,01***	0,23 ± 0,015***	0,26 ± 0,014***	0,30 ± 0,016***
Активность цитохромоксидазы в жабрах	2,1 ± 0,25	3,15 ± 0,27**	3,0 ± 0,46****	1,7 ± 0,24****	1,1 ± 0,14*
Активность сукцинатдегидрогеназы в жабрах	0,028 ± 0,002 (20)	0,032 ± 0,005**** (20)	0,036 ± 0,003* (18)	0,039 ± 0,004* (17)	0,028 ± 0,002*** (20)

Примечание. Достоверность различий физиолого-биохимических показателей у контрольных и опытных рыб: * $p < 0,05$ (*), ** $p < 0,02$ (**), *** $p < 0,001$ (***), **** $p < 0,0001$ (****). В скобках указано количество исследуемых в опытах рыб.

вышению газообмена в определенном диапазоне температур, зависящем от экологических особенностей изучаемого вида рыб.

Институт экологической токсикологии
Минлесбумпрома, Байкальск

Поступила в редакцию
10/Х 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Карнович Т. А., Колупаев Б. И. Частота дыхательных движений и сердечные сокращения у байкальского черного хариуса *Thymallus arcticus baicalensis* Dub. при изменении факторов внешней среды.— Вопросы ихтиологии, 1981, т. 21, вып. 3.
2. Карнович Т. А., Колупаев Б. И. Соотношение частоты дыханий и сердечбиений у рыб при изменении факторов внешней среды.— В кн.: Экологическая физиология и биохимия рыб. Т. 1. Астрахань, 1979.
3. Кляшторни Л. Б. Водное дыхание и кислородные потребности рыб. М., 1982.
4. Кривченкова Р. С. Определение активности цитохромоксидазы в суспензии митохондрий.— В кн.: Современные методы в биохимии. М., 1977.
5. Кривченкова Р. С. Определение активности сукцинатдегидрогеназы в суспензии митохондрий.— Там же.
6. Барбашова З. И. Приспособительные изменения транспорта кислорода в клеточной цитоплазме и митохондриях.— В кн.: Кислородный режим организма и его регулирование. Киев, 1966.
7. Коендрашова М. И., Маевский Е. И., Бабали Г. В. и др. Адаптация к гипоксии посредством переключения метаболизма на превращение янтарной кислоты.— В кн.: Митохондрии. Биохимия и ультраструктура. М., 1973.

B. I. Kolupaev, W. A. Putnzeva

THE INFLUENCE OF TEMPERATURE ON FUNCTIONAL STATUS OF GILLS

Activities of cytochrome oxidase and succinyl dehydrogenase were investigated at high temperature. The cytochrome oxidase activities was increased at temperature 12°C and decreased at 24°C. The succinyl dehydrogenase was increased at temperature from 16 up to 20°C.

УДК 577.12 : (578.083+578.084)

А. Г. ЗОЛОТОВА, В. Г. БУДКЕР, Е. В. ГРУНТЕНКО

НАКОПЛЕНИЕ ХИМИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ЛИПОСОМ В КАПИЛЛЯРНОЙ СЕТИ ЛЕГКИХ

В последнее время для лечения многих заболеваний, в том числе и неопластических процессов, предлагается введение различных химиопрепаратов в составе модельных фосфолипидных замкнутых везикул — липосом [1, 2]. Одной из задач является получение так называемых «нацеленных» липосом, способных избирательно взаимодействовать с опухолевыми клетками различных органов.

Фиксация на поверхности липосом антител против определенных типов клеток *in vitro* приводит их к специфическому связыванию с этими клетками [3—8]. Однако в опытах *in vivo* это эффективно реализуется только в тех случаях, когда в органе, на который оно направлено, эндотелий сосудов поврежден [9]. Используя липосомы, освобождающие свое содержимое в зоне локального нагрева [8, 10, 11] или чувствительные к изменениям pH среды [12, 13], удается добиться определенной прицельности их к клеткам органов. Очевидно, что названные методы не являются универсальными. Поэтому разработка других методов, обеспечивающих избирательность липосом к клеткам определенных органов, представляется целесообразной.

В данной работе предлагается использовать липосомы, несущие на внешней поверхности химически активные группы, способные реагировать с белками клеточной мембраны. При введении в кровь такие липо-

сомы могут ковалентно присоединяться к стенкам сосудов. Чем больше поверхность участка сосудистого русла, тем больше окажется в нем «пришитых» липосом. Следовательно, реакция в капиллярной сети, дренирующей определенный орган, будет существенно активнее, чем в его крупных сосудах. Химически активные липосомы будут также реагировать с белками сыворотки крови и ее клеточными элементами. Однако введение липосом в большом объеме 0,15М раствора NaCl на первых этапах движения по кровесному руслу практически лишает их этой возможности. Таким образом, если скорость реакции липосом достаточно высокая, они должны сконцентрироваться в капиллярной сети, следующей за сосудом, в который вводится препарат. При внутривенном введении липосом накопление их произойдет прежде всего в капиллярах легких.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Глютаральдегид, 20%-ный раствор, фирма «Сигма» США. NaI¹²⁵, удельная активность 2000 Ки/ммоль, фирма «Изотоп», ЛМО. Фосфатидилхолин получали из куриных яиц, как описано в работе [14], с дополнительной хроматографией его на силикагеле. Фосфатидилэтаноламин фирмы «Ферак» (ФРГ) очищали хроматографией на силикагеле.

Иод-меченый липид получали следующим образом: 30 мг фосфатидилхолина озвучивали с помощью ультразвукового генератора УЗДН—IV.2 в 1 мл 0,01М фосфатного буфера pH 7,5, добавляли 10 мг хлорамфина Т и 1 мКи NaI¹²⁵. Смесь вновь в течение 5 мин озвучивали, 15 мин инкубировали при 37°C. К раствору добавляли 1 мл хлороформа и 2 мл метанола, энергично встряхивали, добавляли 1 мл хлороформа и 1 мл воды, 5 мин центрифугировали при 5000 об/мин. Хлороформную фракцию собирали, упаривали, растворяли в новой порции хлороформа и наносили на колонку с силикагелем объемом 10 мл. Элюцию I¹²⁵-фосфатидилхолина проводили смесью хлороформ — метанол в соотношении 6 : 4. Продукт был гомогенен при ТСХ на силикагеле в системе хлороформ : метанол : вода соответственно 65 : 25 : 4. В пятне фосфатидилхолина содержалось 95% радиоактивности. Удельная активность препарата — 70 мКи/ммоль. Липосомы получали из смеси фосфатидилхолина : фосфатидилэтаноламина : холестерина в соотношении 5 : 1 : 2, как описано в [5]. Суммарная концентрация липида 14 мг/мл.

Липосомы, содержащие NaI¹²⁵, получали озвучиванием липида в 1 мл 0,15М KI с добавлением 0,1 мКи NaI¹²⁵. От несвязавшегося NaI¹²⁵ их освобождали гельфильтрацией на колонке с Сефадексом G = 25, уравновешенной раствором NaCl 0,15М. Получение липосом в растворе KI снимает неспецифическую сорбцию I¹²⁵ на поверхности везикул. В отдельных экспериментах было показано, что при инкубации смеси при 37°C в течение 2 ч NaI¹²⁵ из липосом не освобождается.

Липосомы с I¹²⁵-фосфатидилхолином получали добавлением этого изотопа к раствору липидов в хлороформе перед упариванием.

Во всех опытах подготовка липосом проводилась по следующей схеме: липосомы после озвучивания в 0,15М растворе NaCl подвергали гельфильтрации на колонке с Сефадексом G = 25. Фракцию (4 мл), содержащую липосомы, разделяли на две равные части. К одной из них добавляли 0,2 мл 20%-ного глютаральдегида. Обе порции 30 мин инкубировали при 20°C и затем подвергали повторной гельфильтрации на Сефадексе G = 25. Клетки получали из асцитной опухоли Кребс-2 (концентрация 2 × 10⁸ кл/мл).

Эксперименты по взаимодействию липосом с опухолевыми клетками проводили следующим образом. Клетки, отмытые в 0,15М растворе NaCl, разделяли на две порции по 3,5 мл каждая (1 × 10⁸ кл). К первой добавляли 2 мл контрольных липосом, ко второй — 2 мл липосом, обработанных глютаральдегидом. Из каждой смеси отбирали через определенные интервалы времени пробы по 1,5 мл и в центрифужной пробирке наслаивали на 3 мл 0,22М раствора сахарозы с 0,035М NaCl. Центрифугу-

гирование (центрифуга К-23, ГДР) проводили в течение 5 мин при 5000 об/мин. Осадок суспендировали в 2 мл 0,1М раствора NaCl и вновь центрифугировали через раствор сахарозы. Процедуру отмывки повторяли 3 раза. После чего к осадку добавляли 1 мл 0,15М раствора NaCl. Радиоактивность, связанную с клетками, определяли на счетчике Mark-3 (США) в диаксановом сцинтиляторе.

Оценку распределения липосом в органах животных проводили на мышах 5—6-месячного возраста линии А/Не разведения Института цитологии и генетики СО АН СССР. Во всех случаях липосомы вводили внутривенно (в хвостовую вену) в объеме 0,5 мл на мыш. Забой животных проводили через 15, 30, 60, 120 мин после введения препарата. Кровь получали в момент декапитации животного, далее брали кусочки ткани печени, легких, селезенки и почки. Образцы взвешивали. Определение радиоактивности I^{125} в органах проводили на счетчике Minigamma (Швеция).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Модификация липосом глутаральдегидом. Обработка липосом, содержащих фосфатидилэтаноламин, глутаральдегидом приводит к его ковалентной фиксации на поверхности липосом. При этом возможно присоединение одной молекулы глутаральдегида к одной или к двум молекулам фосфатидилэтаноламина.

В первом варианте на поверхности липосом оказываются свободные альдегидные группы. Чтобы оценить наличие этих реакционноспособных групп, к липосомам после обработки глутаральдегидом добавляли динитрофенилгидразин и затем определяли количество этого соединения, ковалентно связывающегося с липосомами. Эксперимент показал, что не менее 5% фосфатидилаэтаноламина имеет остатки глутаральдегида со свободной альдегидной функцией. Принимая размер липосомы равным 400 А, можно рассчитать количество альдегидных групп, приходящееся на одну липосому. Оно составит примерно 100.

Взаимодействие модифицированных липосом с изолированными клетками. Для оценки химической реакции альдегидсодержащих липосом с клеточными поверхностями их инкубировали с асцитными опухолевыми клетками. Результаты эксперимента приведены на рис. 1. Уже в начале опыта альдегидсодержащие липосомы значительно эффективнее сорбируются на клеточной поверхности, чем липосомы, не содержащие реакционноспособные группы (20 и 5% соответственно). Дальнейшая инкубация приводит к увеличению связывания альдегидсодержащих липосом с клетками. Через 30 мин после начала эксперимента количество связанных с клетками опытных липосом в 14 раз больше, чем контрольных.

Распределение липосом по органам мышей. Анализ распределения радиоактивности по органам проводился с помощью водо- и жирорастворимой меток. В первом случае следует учитывать возможность разрушения липосом, выхода NaI^{125} в кровь и последующего быстрого его выведения почками. Это должно привести к снижению содержания липосом в тканях. Оценка связывания липосом с клетками по метке, локализованной в мембране, также достаточно точная. Эти процес-

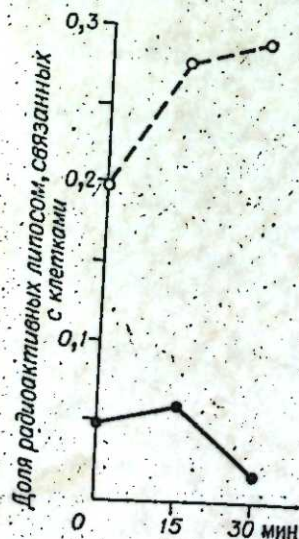


Рис. 1. Связывание липосом, содержащих 3H -стеариновую кислоту с клетками опухоли Кребс-2. На рис. 1—5 — химически инертные липосомы (—), химически активные липосомы (---).

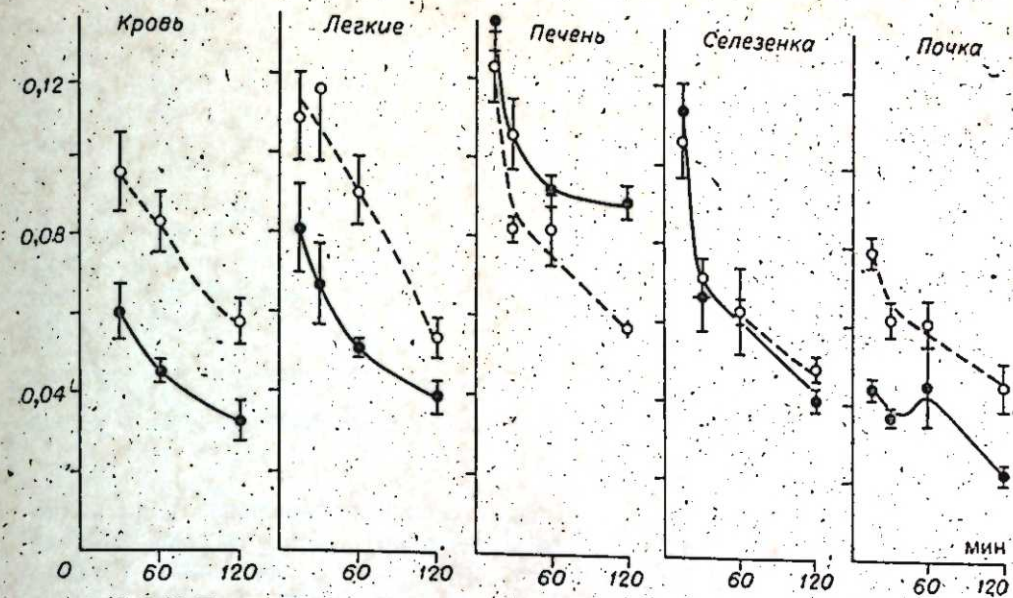


Рис. 2. Распределение липосом, содержащих NaI^{125} по органам мышей. По оси ординат — доля радиоактивности от введенной/грамм ткани.

сы приводят к тому, что результаты, полученные при наблюдении за NaI^{125} и за липидрастворимой меткой, количественно отличаются друг от друга. Однако по качественной оценке полученные данные близки. Количество альдегидных липосом в легких, по крайней мере в первые 30 мин, оказывается примерно в 2 раза больше, чем липосом, не имеющих реакционных групп (рис. 2, 3). Примерно такое же соотношение липосом (с альдегидной группой и без нее) наблюдается в крови. В то же время в печени и селезенке содержание липосом, не имеющих реакционных групп, либо не отличается, либо меньше, чем содержание альдегидных липосом (по водорастворимой метке). Наличие радиоактивности в почке (по мембранной метке с учетом ошибки) примерно одинаково либо выше в опытной группе (водорастворимая метка).

Одним из возможных источников ошибки при учете распределения липосом по органам мыши являются отличия в количестве фактически введенных в кровеносное русло липосом. На рис. 4, 5 приведены величины распределения липосом по органам животного, нормированные на их суммарное содержание в данном организме в определенный момент времени. Последняя величина липосом получена путем суммирования радиоактивности только в анализируемых органах. Это позволяет не только повысить точность результатов, но и оценить относительное изменение содержания липосом в органах мыши в определенный момент времени.

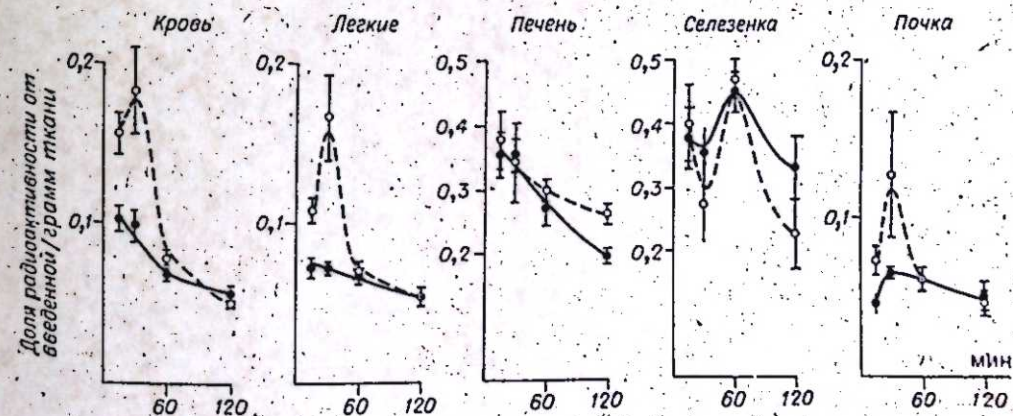


Рис. 3. Распределение липосом, содержащих I^{125} -фосфатидилхолин по органам мышей.

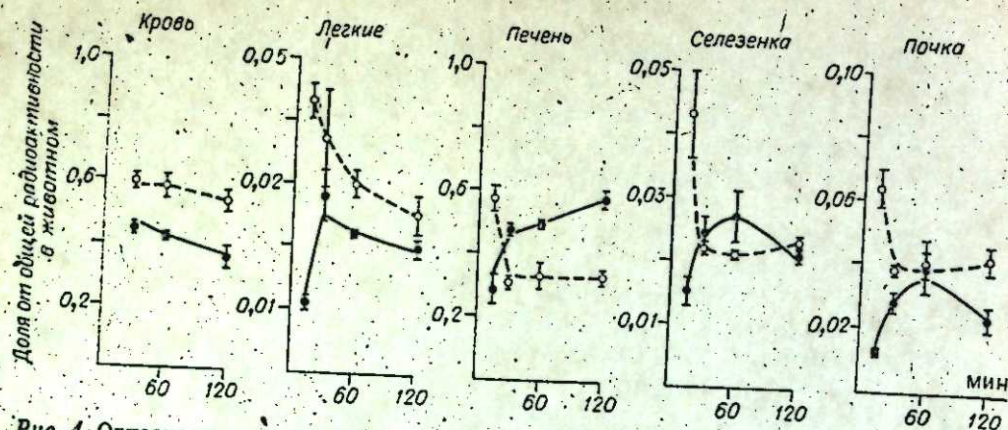


Рис. 4. Относительное распределение липосом, содержащих NaI^{125} по органам мышей.

Так, в легких через 15 и 30 мин после начала эксперимента доля радиоактивности, заключенная в альдегидсодержащих липосомах, сравнительно высокая, затем быстро снижается. Причины относительно быстрого освобождения химически активных липосом из легких не ясны.

Предлагаемый в данной работе метод повышения эффективности связывания липосом с клетками путем введения реакционных альдегидных групп на поверхности липосом дает значительные преимущества в экспериментах *in vitro*. Липосомы, содержащие альдегидные группы, в 14 раз эффективнее сорбируются на поверхности клеток, чем неактивные липосомы. В наших исследованиях предпологалось, что в экспериментах *in vivo* основной мишенью для липосом будут легкие. Действительно, приведенные результаты показывают, что накопление в легких химически активных липосом примерно в 2 раза выше, чем химически инертных. Следует отметить, что в крови также увеличивается содержание альдегидных липосом (примерно в 2 раза). Таким образом, повышенное содержание липосом в легких может объясняться, во-первых, более высокой концентрацией их в крови. Во-вторых, можно утверждать, что в данных опытах достигнута определенная направленность липосом на ткань легких. Достаточно трудно объяснить причину более медленного выхода из крови активных липосом по сравнению с контрольными (инертными). Очевидно, если липосомы непосредственно после введения не прореагировали со стенками капилляров в легких, то, перемешавшись с кровью, в дальнейшем их альдегидные группы будут взаимодействовать с белками сыворотки или мембранами клеток крови. Такая модификация липосом по неизвестным пока механизмам приводит к торможению захвата их печенью и селезенкой и, как следствие этого, к более длительному пребыванию в кровеносном русле.

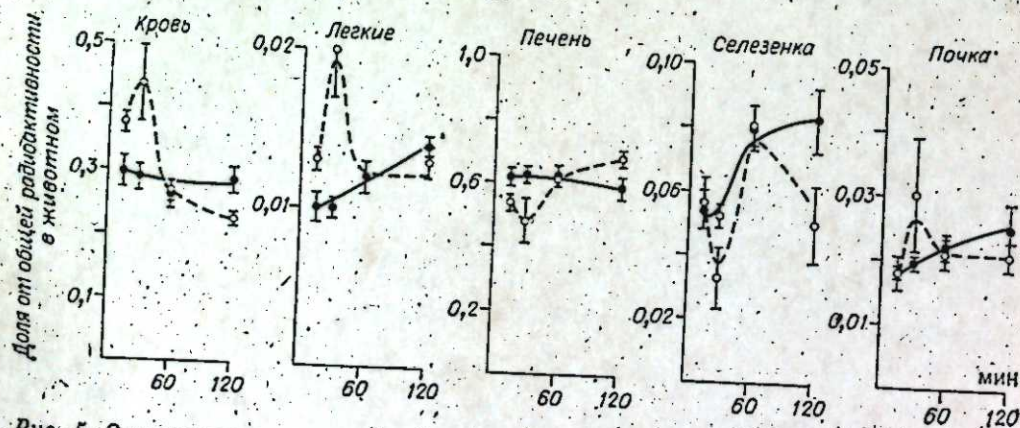


Рис. 5. Относительное распределение липосом, содержащих I^{125} — фосфатидилхолин по органам мышей.

Полученные результаты указывают на то, что большая часть введенных в кровь липосом при первом прохождении через легкие не успевает прореагировать со стенками легочных капилляров. Эффективность захвата легкими липосом можно повысить путем введения значительно большего количества альдегидных групп на поверхность липосом либо путем использования более реакционноспособного соединения.

В заключение отметим, что предлагаемый метод может быть применен для повышения химической активности липосом и увеличения их накопления не только в легких, но и в других тканях. Для этого необходимо ввести липосомы в подводящую артерию так, чтобы первая капиллярная сеть, через которую они будут проходить, была в органе-мишени.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
14/III 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Каледин В. И., Матиенко Н. А., Будкер В. Г. и др. Ингибирующее влияние цисдихлоридхлоридплатины, заключенной в липосомы на лимфогенные метастазы переносимой опухоли мышей.— ДАН СССР, 1978, т. 242, № 2.
2. Груntenko E. B., Николин В. П., Матиенко Н. А. и др. Липосомы как носители противоопухолевых химиопрепаратов при неопластических поражениях печени.— ДАН СССР, т. 265, № 1.
3. Huang A., Huang L., Kennel S. J. Monoclonal antibody coupled with fatty acid. A reagent for *in vitro* liposome targeting.— J. Biol. Chem., 1980, v. 255, N 17.
4. Schet J., Liszka K., Varro R., Gergely J. Interaction of targeted liposomes with human peripheral mononuclear blood cells and lymphocytes of chronic lymphoid leukaemic patients.— Allergie und Immunol., 1980, v. 26, N 3.
5. Barbet J., Machy P., Leserman L. D. Monoclonal antibody covalently coupled to liposomes: specific targeting to cells.— J. Supramol. Struct. and Cell. Biochem., 1981, v. 16, N 3.
6. Gregoriadis G., Meehan A., Mah Mon Moey. Interaction of antibody-bearing small unilamellar liposomes with target free antigen *in vitro* and *in vivo*. Some influencing factors.— Biochem. J., 1981, v. 200, N 2.
7. Jansons V. K., Mallett P. L. Targeted liposomes: a method for preparation and analysis.— Anal. Biochem., 1981, v. 111, N 1.
8. Weinstein J. N., Magin R. L., Leserman L. D. Two strategies for targeted delivery of drugs in liposomes.— J. Cell. Biochem., 1982, Suppl. N 6.
9. Torchilin V. P., Khaw B. A., Smirnov V. N., Harber E. Preservation of antimyosin antibody activity after covalent coupling to liposomes.— Biochim. et Biophys. Res. Comm., 1979, v. 89, N 4.
10. Yatvin M. B., Mühlensiepen H., Porschen W., Feinendegen L. E. Selective delivery by hyperthermia of liposome encapsulated cis dichlorodiamine platinum (II) and tumor growth delay.— Radiat. and Environ. Biophys., 1980, v. 18, Suppl.
11. Magin R. L., Weinstein J. N. Selective delivery of drugs in "temperature — sensitive" liposomes.— In: Liposomes and Immunobiol. New York, 1980.
12. Yatvin M. B., Kreutz W., Horwitz B., Shinitzky M. Induced drug release from lipid vesicles in serum by pH-change.— Biophys. Struct. and Mech., 1980, v. 6, N 3.
13. Yatvin M. B., Kreuten W., Horwitz B. A., Shinitzki M. pH-sensitive liposomes: possible clinical implications.— Science, 1980, v. 210, N 4475.
14. Papahadjopoulos D., Miller N. Phospholipid model membranes. I. Structural characteristics of hydrated liquid crystals.— Biochim. et Biophys. Acta, 1967, v. 135.
15. Kaledin V. I., Mатиенко Н. А., Николин В. П. e. a. Intralymphatic administration of liposome-encapsulated drugs to mice: possibility for suppression of the growth of tumor metastases in the lymph nodes.— J. Nat. Cancer Inst., 1981, v. 66, N 5.

A. G. Zolotareva, V. G. Budker, E. V. Gruntenko

ACCUMULATION OF CHEMICALLY ACTIVE LIPOSOMES IN THE CAPILLARY NET OF LUNGS

To increase the efficacy of the liposome interaction with definite organs it is suggested to use vesicles having chemically active groups on a surface. Liposomes containing aldehyde groups have been used. It has been shown *in vitro* that they are sorbed on a cell surface by a factor of 14 more efficiently than nonactive liposomes. At the intravenous administration to mice the contents of chemically active vesicles in lungs appears to be twice as large than for chemically inert liposomes.

А. Х. ЦИДУЛКО

ИНФОРМАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ МЕХАНИЗМА РЕТРОВИРУСНОГО ОНКОГЕНЕЗА

В последние годы сформулирован ряд гипотез, касающихся механизмов возникновения злокачественных новообразований [1—11]. Известные сегодня данные (при подходе с информационной точки зрения) показывают, что онкогенез основан на патологической активации существующего в клетках информативно-емкого, жизненно важного информационного механизма. Эта идея прямо или косвенно высказывалась уже ранее [8—12]. Настоящая работа посвящена ее развитию.

Трансформация клетки есть переход замкнутой сложной системы (клетки) из одного состояния (нормальный фенотип) в другое устойчивое состояние (опухолевый фенотип). Эти состояния отличаются наборами реализуемой генетической информации [13, 14]. Для опухолевых клеток характерно сочетание принципиально похожих общих свойств, независимых от происхождения клеток и опухолеродных факторов, со случайными комбинациями частных свойств, разных для разных опухолей.

Общие свойства клеток, к которым относятся автономность управления постоянной пролиферацией, инвазивность роста, его малая зависимость от контактной поверхности и некоторые другие, определяются стабильной реактивацией ранних (еще не тканеспецифичных) эмбриональных генов, ибо именно эти свойства характерны для начала эмбриогенеза [15], а сходство эмбриональных и опухолевых процессов хорошо различимы в этих процессах. При эмбриогенезе активация ранней информационной носит временный характер, закономерно сменяется активацией ткане- и органоспецифичных генов, а при онкогенезе и ранние, и поздние эмбриональные гены действуют совместно и длительно. Кроме того, в этих же клетках реализуется информация «взрослых» генов данных клеток и гетероорганных мРНК, мигрирующих из ядра, очевидно, за счет нарушения избирательности ядерно-цитоплазматического транспорта мРНК, характерного и для опухолевых [17], и для ранних эмбриональных [18] клеток. Эклектическое смешение разнородной информации, отсутствующее в нормальных эмбриональных и регенерирующих клетках, создает информационную основу опухолевого фенотипа, поясняя, как «ненормальный» фенотип может образовываться на базе «нормальной» информации.

Для понимания процесса перехода системы из одного состояния в другое требуется решение трех вопросов: 1) что вынуждает начать этот переход? 2) как он совершается? 3) что обеспечивает его устойчивость? Этиологических причин онкогенеза известно много, природа их различна, а вызываемая ими патология принципиально подобна. Экспериментально наиболее исследован ретровирусный путь онкогенеза, и для него цель начальных событий почти ясна. Как известно, большинство ретровирусов вызывают трансформацию резким (в 30—100 раз) усилением экспрессии онс-генов, кодирующих чаще всего особые протеинкиназы, для которых характерно фосфорилирование клеточных и вирусных белков по остаткам тирозина. Но что происходит дальше, пока не удается понять, попытки выявить, как фосфорилированные таким образом белки участвуют в канцерогенезе, не увенчались еще успехом [19, 20]. Для понимания этой части процесса систематизируем основные (с информационной точки зрения) черты онкогенеза.

1. Становление автономности управления постоянной пролиферацией.

2. Развитие сходства с ранними эмбриональными и регенерирующими клетками.

3. Скачкообразность депрессии, позволяющей неизвестному фактору активировать [21] большой массив информации.

4. Длительная задержка в реализации такой информации после воздействия канцерогенных факторов, хотя часто ряд признаков выявляется сразу после воздействия [22].

5. Большая эволюционная стойкость механизма, обеспечивающего в особых условиях канцерогенез, свидетельствующая о значимости его для жизни нормального организма.

6. Расположение в цитоплазме управляющей части этого механизма [23].

Эти черты известны в отдельности, но в своей совокупности ранее не рассматривались. Связь же механизмов онкогенеза в клетках с их цитоплазмой иногда подвергается сомнениям. Анализ цитоплазматических механизмов взрослых клеток не позволил определить, какому из эмбриологии известен, однако, механизм управления развития ранних бластоцистов, основные свойства которых убедительно соответствуют названному. Механизм этот состоит из ранних эмбриональных генов, латентных материнских мРНК, накапливаемых в онкогенезе, и системы прямых и обратных связей между ними. Он управляет автономным дроблением и возбуждением эмбриональной области генома бластоцистов и приспособлен в соответствии с этим к быстрой автономной реализации необходимой информации, действующей в течение малого отрезка времени. Кратковременность процесса определяется наличием обратных отрицательных связей между эмбриональной зоной генома и материнскими мРНК, приводящих к детерминированной специфической инактивации этих мРНК через определенные интервалы времени после их активации [24].

В результате сопоставлений нами была сформулирована гипотеза о наличии в клетках взрослых тканей подобного же генетического механизма, предназначенного для быстрой реактивации пролиферации дифференцированных клеток в условиях аварийной регенерации. Управляющая часть механизма, состоящая из набора мРНК, сохраняется в информосомах. Этот набор информации мы предлагаем называть пусковой информацией (ПИ), ибо он подобен информации, обеспечивающей пусковые процессы эмбриогенеза. Термин ПИ вполне конкретен, а его существо поддается анализу путем исследования мРНК из зрелых ооцитов. Онкогенная активация ПИ отвечает на вопрос о сути перехода к опухолевому фенотипу. Специфичность этой активации, отличающая ее от активации при регенерации, заключена, по-видимому, в нарушении обратных связей, предопределяющих возможность патологической по длительности реализации ПИ.

Природа и пути нарушений, как и онкогенные факторы, бывают разными. Но общие свойства процесса, вызываемого нарушениями, определяются не частными чертами данного воздействия, а только спецификой длительной реализации ПИ. Отсюда и малая зависимость характеристик опухолей от природы вызывающих их факторов. Реализация ПИ обеспечивает длительную активацию эмбриональной области генома, включая и ранние петканеспецифичные гены, общие для разных опухолей, и более поздние ткане- и органоспецифичные гены, неодиопаковые у разных опухолей, а также нарушает избирательность ядерно-цитоплазматического транспорта мРНК. Эти процессы обеспечивают и длительную пролиферацию, что в совокупности формирует опухолевый фенотип.

Конкретные пути нарушений для разных канцерогенов пока не удается определить. Они могут состоять из мутагенных повреждений регуляторных или структурных зон генов, ответственных за синтез мРНК, кодирующих ПИ; могут нарушаться обратные связи между ПИ

и эмбриональными генами. Известны данные, которые позволяют предположить участие ретровирусных или клеточных онко-генов в активации латентной ПИ в составе РНП-частиц информосом. Показано, что для активации протеосинтеза на РНК РНП-частиц необходимо дефосфорилирование их белков [25]. Среди этих белков обнаружены специфичная протеникиназа, фосфорилирующая по остаткам тирозина [26], и мембранные фосфатазы, дефосфорилирующие остатки фосфотирозина в белках [27].

Латентное состояние информосом определяется, по-видимому, таким равновесием между реакциями фосфорилирования — дефосфорилирования их белков, протекающими при участии упомянутых ферментов, при котором белки информосом остаются существенно фосфорилированными. Представляется вероятным, что значительное усиление фосфорилирования субстратов протеникиназой, кодируемой онко-генами, реципроктно ведет к дефосфорилированию РНП-частиц, несущих ПИ-информацию.

Для закрепления процесса необходимо постоянство реализации ПИ. Одной из форм закрепления может быть обратная транскрипция активированных мРНК, кодирующих ПИ. В этих процессах могут участвовать обратные транскриптазы эндогенных [27] или экзогенных онко-навирусов. Немитохондриальные ДНК, отсутствующие в нормальных клетках, обнаружены в цитоплазме многих опухолей [29].

В связи с изложенным представляется необходимым: 1. Экспериментальное исследование путей воздействия вирусных протеникиназ на трансформированные клетки за счет стабилизации числа информосом, несущих РНК, программирующих ПИ.

2. Создание моноклональных иммунологических тестов к антигенам, свойственным ранним нетканеспецифичным этапам эмбриогенеза, которые должны быть общими для большинства опухолей и могут лечь в основу методов ранней диагностики. 3. Нахождение путей создания специфических ингибиторов ПИ, способных избирательно подавлять пролиферацию только опухолевых клеток, не влияя на нормальные пролиферирующие клетки.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
24/X 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Kondo S. Misrepair model for mitagenesis and carcinogen.— In: Fundamentals in cancer prevention. Tokyo, 1976.
2. Ts'o P. O. P. Some aspects of the basic mechanism of chemical cancerogenesis.— Toxicol. and Envir. Health., 1977, v. 2.
3. Trosko J. E., Chang C. C. Relationship between mutagenesis and cancerogenesis.— Photochem. and Photobiol., 1978, v. 28.
4. Лю Б. Н., Саприн А. И. О некоторых биоканцерогенетических аспектах канцерогенеза.— Усп. совр. биол., 1980, т. 89.
5. Вергушков В. Т. Регуляция деления клеток и опухолевый рост.— Усп. совр. биол., 1980, т. 90.
6. Георгиев Г. П. О механизме онкогенеза: «промоторная гипотеза».— Мол. биол., т. 15.
7. Уманский Г. П. Генетическая программа клеточной гибели: гипотеза и некоторые приложения.— Усп. совр. биол., 1982, т. 93.
8. Comings D. E. A general theory of carcinogenesis.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973, v. 70.
9. Хидиров Б. Н. Возможная модель возникновения злокачественных новообразований.— В кн.: Вопросы кибернетики. Вып. 88. Ташкент, 1976.
10. Longenecker J. E., Williams J. F. A mechanism of tumorigen.— Medical J. of Australia, 1977, v. 2.
11. Нейман И. М. Химический канцерогенез. Механизмы развития предраковых состояний и рака.— В кн.: Онкология. Вып. 8. М., 1975.
12. Нейман И. М., Андрианова М. М., Козлова И. Н., Финногорова М. А. К вопросу об эндогенных механизмах развития злокачественного процесса.— Пат. физиол. и эксперим. медицина, 1977, № 5.
13. Groudine M., Weintraub H. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1980, v. 77, N 9.
14. Schutzbonk T., Levine A. J. Cell transformed by a wide variety of agents express higher abundance levels of some cellular RNA species.— J. Cell. Biochem., 1982, v. 19, N 3.

15. Shuji N., Ts'o P. O. P. Cellular differentiation and neoplasia: characterization of subpopulations of cells that have neoplasia-related growth.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1981, v. 78, N 8.
16. Эренпрейс Я. Г. Эмбриональные свойства опухолевых клеток, факты и гипотезы.— Эксп. онкол., 1982, т. 4, № 6.
17. Шапог В. С., Лихтенштейн А. В. Генетическая природа неопластического превращения. Цитология и генетика, 1978, т. 12, № 1.
18. Беляева Е. М. Ферментативный и цитологический аспекты созревания и ядерно-цитоплазматического транспорта РНК.— Усп. совр. биол., 1977, т. 83, № 2.
19. Sefton R. M., Hunter T., Rachke W. C. Evidence that the Abelson virus protein functions in vivo as a protein kinase which phosphorylates tyrosine.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1981, v. 78.
20. Nacomura K. D., Weler J. Phosphorylation of a 36 000 mr cellular protein in cells infected with partial transformation mutants of Rous Sarcoma virus.— Mol. and Cell. Biol., 1982, v. 2, N 2.
21. Andesen D. D., Beckman R. P., Weber M. J. Biological properties of "partial" transformation mutants of Rous Sarcoma virus and characterization of their pp60^{src} kinase.— Jour. of Virology, 1981, v. 33, N 1.
22. Салаямон Л. С., Острейцова И. Б., Сенаторова Т. А. О некоторых закономерностях дифференцированного изменения активности ферментов в процессе blastomagenеза.— Вестн. АМН СССР, 1977, т. 3.
23. Goldacre R. I. On the practical distinction of normal and cancer cells and possible origin of limits Cheiflika.— Brit. J. Cancer, 1917, v. 35.
24. Нейфах А. А., Глушанкова И. С., Кузаккина А. А. Время действия генов, контролирующей активность альдотазы в эмбриональном развитии мыши.— Онтогенез, 1976, т. 7.
25. Elkaim R., Kempf J., Egly J. M. Phosphorylated proteins in the passage from free mRNP to polysomes in mice plasmacytes cells.— Febs. Lett., 1981, v. 130, N 1.
26. Egly J. M., Elkaim R., Pierce M. MRNP proteins, initiation factors and phosphorylation.— Mol. Biol. Rep., 1979, v. 5.
27. Leis J. F., Kaplan N. O. An acid phosphatase in the plasma membranes of human astrocytoma showing marked specificity toward phosphotyrosine protein. L., 1982.
28. Neison, Leeng, Lovy. Normal human placentas contain RNA-directed DNA polymerase activity.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1978, v. 35, N 12.
29. Эренпрейс Я. Г. Немитохондриальная ДНК цитоплазмы.— Усп. совр. биол., 1976, т. 81.

A. Ch. Zidulco

INFORMATION MODEL OF MECHANISM OF ONCOGENESIS

The possibility of the construction of a model of mechanism of oncogenesis is considered to proceed from the information point of view. The model is based on the hypothesis of the existence of latent starting information similar to information of the maternal mRNA, in the cytoplasm of the cells of adult organisms.

In the process of the development of the tumour there goes a consolidation of oncogene information by means of the reverse transcription of stimulated mRNA in DNA. Although the principal hypothesis has not yet direct experimental confirmation, but many consequences following from the proposed model agree well with the existing experimental data.

УДК 577.1 : 613.632

Ю. П. ГИЧЕВ, П. Г. КЕСОВА,
В. В. ПРОТАСОВ, Р. И. САЛГАНК

ОЦЕНКА СПОСОБНОСТИ К БИОТРАНСФОРМАЦИИ КСЕНОБИОТИКОВ У РАБОЧИХ ХИМИЧЕСКОГО ПРОИЗВОДСТВА

Последние десятилетия характеризуются нарастающим темпом урбанизации, развитием нефтехимической, фармацевтической, промышленности, ростом химизации промышленности, сельского хозяйства и быта, широким распространением химических добавок к пищевым продуктам и увеличенным потреблением лекарственных веществ.

В сложившихся условиях обитания организм приспособляется к токсическому действию различных химических веществ, используя сфор-

мировавшиеся в процессе эволюции барьерные механизмы биотрансформации и дезинтоксикации, которые связаны с деятельностью мембраносвязанных монооксигеназ клеток печени и некоторых других органов и тканей организма [1—3]. В связи с этим изучению способности к биотрансформации ксенобиотиков у рабочих химических предприятий представляет практически важный интерес. Тем более, что при комплексном обследовании состояния здоровья рабочих, связанных с производством химических веществ или подвергающихся их воздействию, отмечается повышение частоты заболеваний печени и желчных путей [4—10]. Это может быть связано с длительным напряжением и перегрузкой дезинтоксикационной функции печени как центрального органа метаболизма чужеродных веществ, что способствует более частому и более раннему формированию патологического процесса у этой категории рабочих.

Нами проведено изучение активности биотрансформации ксенобиотиков у работников химико-фармацевтического завода с помощью весьма специфической и практически удобной антипириновой пробы, отражающей в значительной степени активность печеночного микросомального окисления большинства гидрофобных соединений [11]. Причем известно, что многие химические вещества, с которыми контактируют работники обследуемого химико-фармацевтического завода, метаболизируются с помощью названной ферментной системы печени [12—15]. При этом учитывалось, что скорость протекания биотрансформации вводимого *per os* антипирина и, следовательно, его выведение из организма зависят от активности цитохром Р-450-зависимых монооксигеназ [16]. Важно отметить, что хорошее всасывание и равномерное распределение антипирина в биологических жидкостях организма [17] позволяет проводить определение его концентрации в слюне человека [18], что весьма удобно при проведении профилактических обследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

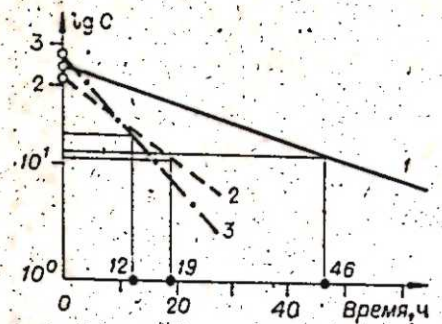
Всего обследовано 54 практически здоровых человека: 20 из них были непосредственно заняты в производстве медикаментов на химико-фармацевтическом заводе (I гр.), 12 чел. — работники заводоуправления, которые в цехах находились эпизодически (II гр.), и 22 чел., не связанные с влиянием вредных химических факторов, составили группу контроля (III гр.).

На лиц I группы в процессе их деятельности в разных дозах оказывали воздействие следующие химические соединения: кислоты (соляная, серная, уксусная), щелочи, спирты (метилловый, этиловый, изопропиловый), органические растворители (ацетон, фенол, бензол), хлорированные и алифатические углеводороды (хлорбензол, бромэтил, дихлорэтан, оксихлорен, CCl_4 , хлорацетилхлорид), а также фармацевтические препараты (левомецетин, оксациллин, аспирин, новокаин, эуфиллин и пр.). У всех обследуемых определяли величину времени полувыведения антипирина по методу [19] в модификации [20]. Антипирин в дозе 18 мг/кг массы тела принимался *per os* однократно утром, натощак. Заборы слюны осуществлялись в течение 12 ч с интервалом 3 ч.

При постановке методики для осаждения твердых частиц слюну центрифугировали (4500g) в течение 10 мин. В каждую пробу к 2,0 мл надосадочной жидкости добавляли 2,0 мл дистиллированной воды и 2,0 мл цинкового реактива (100 г $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ растворяли в дистиллированной воде, добавляли 40 мл 6N H_2SO_4 и доводили раствор до 1 л дистиллированной водой). Затем по каплям с постоянным встряхиванием приливали 2,0 мл 0,75N NaOH. Далее центрифугировали при 1700g в течение 15 мин. По 3 мл чистого супернатанта каждого образца переносили в пробирки и помещали на 5 мин в водяную баню при 25°C. Через 5 мин, не извлекая проб из бани, добавляли 0,06 мл 4N H_2SO_4 и 0,1 мл 0,2%-ного раствора $NaNO_2$. Далее продолжали инкубацию в водяной бане еще 20 мин, затем измеряли оптическую плотность проб при 350 нм на

Рис. 1. Графическое изображение средних величин полувыведения антипирина в исследуемых группах.

1 — I группа, 2 — II, 3 — III группа.



спектрофотометре СФ-16. Для расчета времени полувыведения антипирина производили нанесение значений логарифма концентраций антипирина (GC) против показателя времени, которое прошло с момента принятия этого медикамента. Полученная при этом прямая линия при пересечении с осью ординат определяет так называемую начальную концентрацию (GC^0). Время, необходимое для уменьшения величины C^0 наполовину, принимается за показатель времени полувыведения антипирина (рис. 1).

Все испытуемые прошли углубленное обследование в клинике института. При этом у некоторых обследуемых были выявлены признаки артериальной гипертензии, нарушения деятельности желудка, двенадцатиперстной кишки, желчевыводящих путей, которые, однако, распределились относительно равномерно среди выделенных групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставление полученных данных позволило установить факт существенного увеличения продолжительности времени полувыведения антипирина в I группе испытуемых, которое составило $46,2 \pm 8,9$ ч, что значительно превышало этот показатель во II ($19,03 \pm 2,67$ ч) и III группах ($12,14 \pm 0,89$ ч) (при $p_{1,2} < 0,01$, $p_{1,3} < 0,001$ и $p_{2,3} < 0,05$). Следует отметить, что время полувыведения антипирина в группе административных работников завода достоверно превышало таковое в группе контроля (см. рис. 1). Эти данные позволяют предположить, что определенное изменение способности к биотрансформации ксенобиотиков может быть связано даже с эпизодическим контактом работников с химическими вредностями производства (рис. 2). Однако отмеченные изменения усиливаются по мере увеличения времени контакта организма с неблагоприятными факторами производства, о чем свидетельствует еще более замедленное выведение антипирина у работников цехов.

Приведенные данные позволяют предполагать, что биотрансформационные процессы в печени лиц, постоянно контактирующих с химическими вредностями, протекают с выраженным напряжением. Это может с течением времени создавать благоприятную почву для срыва компенсаторно-приспособительных дезинтоксикационных механизмов печени и возникновения патологического процесса.

Следовательно, данный простой и доступный метод оценки способности к биотрансформации ксенобиотиков химических веществ можно использовать для ранней диагностики начальных признаков формирования патологических процессов и рекомендовать его для включения в программу профилактических осмотров работников химических предприятий.

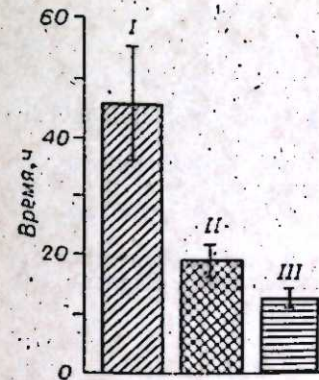


Рис. 2. Средние величины времени полувыведения антипирина у лиц обследованных групп.

Институт комплексных проблем гигиены и профзаболеваний СО АМН СССР, Новокузнецк, Новосибирск

Поступила в редакцию 23/VIII 1983

1. Арчаков А. Н. Микросомальное окисление. М., 1975.
2. Remmer H. The role of the liver in drug metabolism.— Amer. J. Med., 1970, v. 49.
3. Schuster I. Interactions of drugs with liver microsomes.— Prog. mol. and subcell biol., 1977, v. 15.
4. Краснюк Е. П., Оникненко Ф. А., Осинская Л. С., Парамончик В. М. Патология печени у работающих с ДДТ.— Врачебное дело, 1967, № 1.
5. Безверженко А. С. Функциональное состояние печени у работающих в порошковой металлургии.— Врачебное дело, 1972, № 10.
6. Гилева Р. А. Течение вирусного гепатита у рабочих металлургических предприятий.— В кн.: Социально-гигиенические и медико-биологические проблемы крупного промышленного города. Л., 1979.
7. Гичев Ю. П. Основные принципы исследования проблем индивидуального здоровья в клинико-гигиеническом аспекте.— В кн.: Комплексные гигиенические исследования — в практику здравоохранения. Новокузнецк, 1981.
8. Краснюк Е. П., Тимофеева Н. Т. Клиническая характеристика основных форм профессиональной патологии работников сельского хозяйства.— Гигиена труда, 1982, № 1.
9. Гичев Ю. П. Адаптационное значение печени в системе «человек — среда».— В кн.: Комплексные гигиенические исследования в районах интенсивного промышленного освоения. Новокузнецк, 1982.
10. Осина Э. М., Гилева Р. А. О течении и исходах вирусных гепатитов А и В у рабочих металлургических предприятий.— В кн.: Комплексные гигиенические исследования...
11. Siebert G. Biochemia der Zellestrukturen.— In: Handbuch der allgemeinen Pathologie, v. 2, pt 5.
12. Парк Д. Биохимия чужеродных соединений. М., 1973.
13. Нечипоренко С. П., Ротенберг Ю. С. Метаболизм ароматических углеводов.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. токсикол., т. 12. М., 1981.
14. Румянцев А. П., Тиунова Л. В., Остроумова Н. А. Метаболизм органических соединений жирного ряда.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. токсикол., т. 18. М., 1981.
15. Якин К. М., Крылов Ю. Ф. Биотрансформация лекарственных веществ. М., 1981.
16. Yoshimura H., Shimeno H., Tsukamoto H. Metabolism of Drugs. LXX. Further study on antipyrine metabolism.— Chem. Pharm. Bull. (Tokyo), 1971, v. 19.
17. Soberman R., Brodie B., Levy B. et al. The use of antipyrine in the measurement of total water in man.— J. of Biol. Chem., 1949, v. 179, N 1.
18. Welch R. M., De Angelis R. L., Wingfield M. et al. Elimination of antipyrine from saliva as a measure of metabolism in man.— Clin. Pharmacol. Ther., 1975, v. 18, N 3.
19. Brodie B. V., Axelrod J., Soberman R., Levy B. V. The estimation of antipyrine in biological materials.— J. Biol. Chem., 1949, v. 179, N 25.
20. Неделькина С. В., Диакон И. И., Субботина Р. С., Салганик Р. И. Непрямой метод определения активности ферментов, метаболизирующих лекарственные вещества, и его применение в клинике.— Вопр. мед. химии, 1977, № 12.

Y. P. Gichev, I. G. Kesova, V. V. Protasov, R. I. Salganik

THE ESTIMATION OF BIOTRANSFORMATION PROCESSES OF XENOBIOTICS OF THE CHEMICAL ENTERPRISES WORKERS

54 healthy individuals have been examined: 20 of them are directly occupied in drug production at the chemical pharmacological plant (I group), 12 individuals are office workers, who visit the plant shops from time to time (II group) and 22 individuals are not connected with influence of chemical production (III group).

To estimate the processes of liver biotransformation of examined individuals the antipyrine test has been used.

The inhibition of half life of antipyrine the I and II groups individuals has been established in comparison with that of III group, which is the evidence of the rather strong tention of the liver biotransformation processes those individuals who are continually in contact with the chemical pollutants.

The antipyrine test may be recommended to be included into the programme of preventive examinations of workers of chemical enterprises for early diagnostics of initial symptoms of pathological processes formation.

В. Г. КОЛПАКОВ, В. В. МАКАРОВ, Н. А. ХРЯЧКОВА,
В. Ф. ЧУГУЙ, И. Л. ЧЕПКАСОВ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТЕМПЕРАМЕНТА У ДЕТЕЙ ПЕРВЫХ ЛЕТ ЖИЗНИ ПОСРЕДСТВОМ РОДИТЕЛЬСКИХ ОПРОСНИКОВ

Определение первично-психической конституции в раннем детском возрасте имеет большое значение для исследования взаимодействия генотипа и среды применительно к поведению человека, для прогнозирования направления развития психики ребенка и для профилактики психических нарушений и, возможно, других заболеваний.

Черты темперамента, которые проявляются в первые 2 года жизни ребенка, отражают в гораздо большей степени, чем у взрослых, его конституциональные особенности, на которые социальное окружение еще не успело оказать значительное модифицирующее влияние.

Темперамент детей может быть определен либо путем длительного наблюдения, либо на основании бесед. Более или менее точное определение, дающее возможность количественной оценки каждой черты темперамента, может производиться путем личностных тестов. Наиболее трудоемким и не требующим большой квалификации является метод опросников. В частности, можно указать на варианты опросника Р. Каттелла для детей 8—12 и 12—18 лет [1], калифорнийский личностный опросник (СР1), применяющийся для обследования детей начиная с 13 лет [2], и патохарактерологический диагностический опросник (ПДО), разработанный А. Е. Личко для определения акцентуаций характера у подростков [3]. Количественное дифференцированное определение темперамента или характера у детей первых лет жизни, а тем более месяцев, не проводилось. Причиной этого является, по-видимому, отсутствие соответствующего метода.

Авторы работы [4] в результате длительного наблюдения (в США) за развитием детей пришли к выводу, что родители могут быть эффективным источником информации о темпераменте детей. Анализ бесед с матерями о поведении детей в типичных ситуациях, при сопоставлении полученных сведений с экспертной оценкой, сделанной на основе врачебного наблюдения, позволил А. Томасу с соавторами выделить 9 черт темперамента. Значения всех черт темперамента измеряются в диапазоне от 0 до 2 баллов с промежуточными дробными показателями, что дает возможность учета индивидуальных вариаций.

1. Ритмичность (Rhythmicity): предсказуемость времени функционирования различных физиологических систем (например, сна, еды, стула и т. д.). Малое число баллов по этой черте означает, что поведение ребенка в большинстве случаев непредсказуемо, большое число баллов означает предсказуемость.

2. Активность (Activity): моторный компонент поведения ребенка, включая подвижность во время купания, игр, еды, одевания и т. д. Малое число баллов по этой переменной означает низкую активность, большое — высокую активность.

3. Приближение — уход (Approach — Withdrawal): эта черта может быть истолкована как результирующая взаимодействия реакции страха и исследовательского рефлекса в ответ на новый раздражитель (пищу, игрушку, человека). Низкое число баллов означает преобладание отрицательной реакции (ухода), высокое — преобладание положительной реакции (приближения).

4. Адаптивность (Adaptability): адаптация, после первичной реакции, к новому раздражителю, например к новой пище или новой ситуации. Малое число баллов означает плохую адаптацию, большое — быструю адаптацию.

5. **Интенсивность (Intensity):** энергетический уровень реакций, независимо от их положительного или отрицательного знака. Большое число баллов указывает на высокую интенсивность, малое — на низкую.

6. **Порог (Threshold):** уровень силы раздражителя, необходимой для вызова реакции. Малое число баллов означает высокий порог, т. е. низкую готовность реагировать на раздражители умеренной силы; большее число баллов, наоборот, указывает на низкий порог, т. е. высокую реактивность.

7. **Настроение (Mood):** преобладание веселого, радостного настроения (большое число баллов) или отрицательного, плаксивого (малое число баллов).

8. **Внимание — настойчивость (Attention — Persistence):** длительность времени, в течение которого данная деятельность продолжается ребенком, несмотря на препятствия. Малое число баллов означает короткое время внимания и слабую настойчивость, большое — устойчивое внимание и большую настойчивость.

9. **Отвлекаемость (Distractability):** способность внешнего раздражителя прервать или изменить направление совершаемых ребенком в данный момент действий. Малое число баллов указывает на низкую отвлекаемость, большое — на высокую отвлекаемость.

А. Томас с соавторами нашли, что указанные характеристики устанавливаются к 3-месячному возрасту [5]. Они выделили несколько типов темперамента. Наиболее распространенным (40% детей) был тип «легкого ребенка» (высокая ритмичность, преобладание положительного настроения, преобладание приближения, высокая адаптивность и низкая интенсивность). Частота прямо противоположного типа — «трудного ребенка» — составляла 10%. Третий тип — «медленно разогревающийся» (низкая активность, преобладание отрицательного настроения, преобладание ухода над приближением, низкая адаптивность и интенсивность) — составлял 15%. Остальные были отнесены к «индифференцированному» типу. Наблюдение в течение 4—10 лет показало, что те или иные нарушения поведения, согласно С. Чесс [6], развивались у 70% «трудных», 45% «медленно разогревающихся» и 18% «легких» детей. В индифференцированной группе нарушения возникали у 27% детей. Таким образом, описанные черты темперамента имеют прогностическую ценность. Не исключено, что на основании комбинаций разной выраженности названных черт темперамента могут быть выделены и другие типы.

Несмотря на плодотворность бесед с родителями, такой метод слишком трудоемок (на беседу уходит около 4 ч) и требует значительной квалификации и опыта.

В 1979—1980 гг. И. Перссон-Бленнов и Т. Мак-Нейл в Швеции опубликовали данные применения стандартных опросников для определения указанных черт темперамента у детей в возрасте 6 мес, 1 года и 2 лет [7, 8]. Опросники содержат соответственно 53, 55 и 50 вопросов, предъявляемых родителю. На каждый вопрос возможны 3—5 вариантов ответа, в зависимости от выбора которых ответ дает 0, 1 или 2 балла. Сумма баллов, полученных в результате ответа на вопросы, относящиеся к определенной черте темперамента, делится на число вопросов, получивших ответ, что дает взвешенный балл, который может иметь любые целые или дробные значения от 0 до 2. Ответы на все вопросы одного опросника занимают около 20 мин.

Опросники переведены нами на русский язык. Настоящая работа представляет собой первую попытку применения переводного варианта опросников к обследованию детей Новосибирска.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Родителями было заполнено в общей сложности 216 опросников. Из них 66 относилось к детям 6-месячного возраста (37 мальчиков и 29 девочек), 74 — к детям годовалого возраста (38 мальчиков и 36 девочек) и 73 — 2-летнего возраста (40 мальчиков и 33 девочки). Факти-

ческий возраст обследования составлял для годовалых детей +3 мес по отношению к указанному на бланке опросника, для двухлетних ± 3 или 4 мес.

Результаты исследования представлены в виде: средних значений баллов и их средних квадратических отклонений и дисперсий по каждой переменной — черте темперамента для каждого пола и возраста; распределения значений баллов для каждой переменной и возраста; линейных корреляций между значениями баллов разных переменных для каждого возраста.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Перевод опросника и перенесение его в новую языковую, этническую и культурную среду делают возможность его адекватного применения проблематичной. Это известно, в частности, относительно опросника MMPI, адаптация которого в СССР потребовала некоторой переработки его текста [9]. Авторы исследуемых опросников в методической записке, приложенной к тексту, указывают: «Этот опросник разработан и стандартизирован на репрезентативной выборке шведских детей в специфических условиях... Ни английский перевод опросника, ни шведские нормы стандартизации в их настоящем виде не обязательно могут быть прямо применимы к детям других стран, и их применимость должна быть проверена в случаях использования опросника вне Швеции».

Однако в отличие от личностных опросников для взрослых значение вопросов, задаваемых родителю, например о том, как ведет себя ребенок, когда его одевают (варианты ответа: а) плачет, дрыгает ногами; б) хнычет, ерзает; в) напряжен, слегка ерзает; г) улыбается, ерзает, «гулит»; д) громко смеется, «гулит», дрыгает ногами), вряд ли может испытывать сколько-нибудь значительное влияние этнических, социальных или культурных различий между странами. Вопросы, содержащиеся в родительских опросниках, касаются в сущности тех элементов поведения ребенка, которые фиксировались бы путем наблюдения или в беседах с родителями.

Для оценки адекватности диагностики темперамента у детей посредством опросников на русском языке мы провели сравнение данных, полученных посредством этих опросников, с мнением родителей о выраженности соответствующих черт темперамента у их детей. Из числа бланков, заполненных родителями, которые по роду своей профессии имели опыт работы с детьми (педиатрами, детскими психиатрами и психологами), а следовательно, были способны оценить состояние детей и понять смысл черт темперамента, измеряемых опросником, было выбрано 30 случайных бланков. Несовпадение данных опросника с представлениями родителей имело место по шкале активности лишь в 5 случаях (7%), по ритмичности в 1 случае (3%), по настроению в 3 случаях (9%), по приближению — уходу и по адаптивности по 1 случаю (3%), по интенсивности, сенсорному порогу и по настойчивости по 3 случая (9%), по отвлекаемости — 1 (3%).

Средние баллы по 9 чертам темперамента у мальчиков и девочек трех возрастов приведены в табл. 1. Из этих данных видно, что опросники улавливают индивидуальные и половые различия. Распределения значений черт темперамента, выраженных в баллах, приведенные на рисунке, не отличаются достоверно от нормального.

Средние значения баллов близки к тем, которые получены авторами опросников на шведской популяции. В качестве примера приведем сравнение средних значений баллов по 9 чертам темперамента у детей 6-месячного возраста, приученных нами, и данных авторов [7] (табл. 2).

По данным авторов [7], средние значения баллов по большинству переменных наиболее высоки в 6-месячном возрасте, а самые низкие — в возрасте 2 лет. Эту закономерность подтверждают и наши данные (см. табл. 1). Следовательно, принципиальных различий в применимости опросников к шведской и русской популяциям детей нет. Что же каса-

Таблица 1

Средние значения (в баллах) 9 черт темперамента у мальчиков и девочек трех возрастов из популяции г. Новосибирска

Черта темперамента	Мальчики				Девочки			
	\bar{M}	m	σ^2	Фактические пределы значений	\bar{M}	m	σ^2	Фактические пределы значений
<i>6 месяцев</i>								
Рит	1,13	0,06	0,13	0,25—1,88	1,10	0,09	0,30	0,25—1,89
Акт	1,13	0,09	0,30	0,20—2,00	0,97	0,07	0,18	0,00—1,60
Нас	0,92	0,08	0,24	0,00—1,80	0,89	0,07	0,18	0,00—1,80
При	1,09	0,06	0,13	0,50—1,80	1,09	0,07	0,18	0,40—2,00
Ада	1,11	0,06	0,13	0,50—2,00	1,11	0,06	0,13	0,43—1,75
Инт	0,97	0,06	0,13	0,12—1,87	0,80*	0,06	0,13	0,13—1,50
Пор	1,16	0,08	0,24	0,17—2,00	1,25	0,08	0,24	0,40—1,83
Вни	1,13	0,06	0,13	0,40—2,00	1,33*	0,08	0,24	0,50—2,00
Отв	1,20	0,05	0,09	0,50—1,70	1,24	0,06	0,13	0,50—1,83
<i>1 год</i>								
Рит	1,13	0,07	0,17	0,33—1,83	1,03	0,05	0,09	0,50—1,67
Акт	1,11	0,08	0,25	0,17—2,00	0,93	0,07	0,18	0,33—2,00
Нас	0,77	0,07	0,17	0,00—1,50	0,75	0,06	0,13	0,25—1,50
При	0,83	0,05	0,11	0,00—1,67	0,89	0,05	0,09	0,30—1,50
Ада	1,05	0,05	0,11	0,40—1,75	0,96	0,05	0,09	0,22—1,40
Инт	1,14*	0,05	0,11	0,50—1,86	0,95*	0,06	0,13	0,17—1,67
Пор	1,16	0,06	0,16	0,30—2,00	1,17	0,06	0,13	0,33—2,00
Вни	1,07	0,07	0,17	0,17—2,00	1,12	0,05	0,09	0,67—1,67
Отв	0,86	0,05	0,11	0,17—1,50	0,99	0,05	0,09	0,17—1,67
<i>2 года</i>								
Рит	1,04	0,07	0,20	0,00—1,80	0,95	0,07	0,16	0,33—1,60
Акт	1,02**	0,07	0,20	0,30—2,00	0,69**	0,06	0,12	0,00—1,33
Нас	0,99	0,07	0,20	0,20—2,00	1,02	0,08	0,21	0,20—2,00
При	1,03	0,06	0,14	0,17—1,67	1,02	0,07	0,16	0,16—2,00
Ада	1,01	0,07	0,20	0,17—2,00	1,04	0,07	0,16	0,25—2,00
Инт	0,82	0,08	0,26	0,00—2,00	0,72	0,07	0,16	0,00—1,66
Пор	1,16	0,05	0,10	0,20—1,66	1,23	0,09	0,27	0,20—2,00
Вни	1,10	0,06	0,14	0,33—1,67	1,11	0,06	0,12	0,50—1,67
Отв	0,84	0,06	0,14	0,33—1,83	0,91	0,08	0,21	0,00—1,67

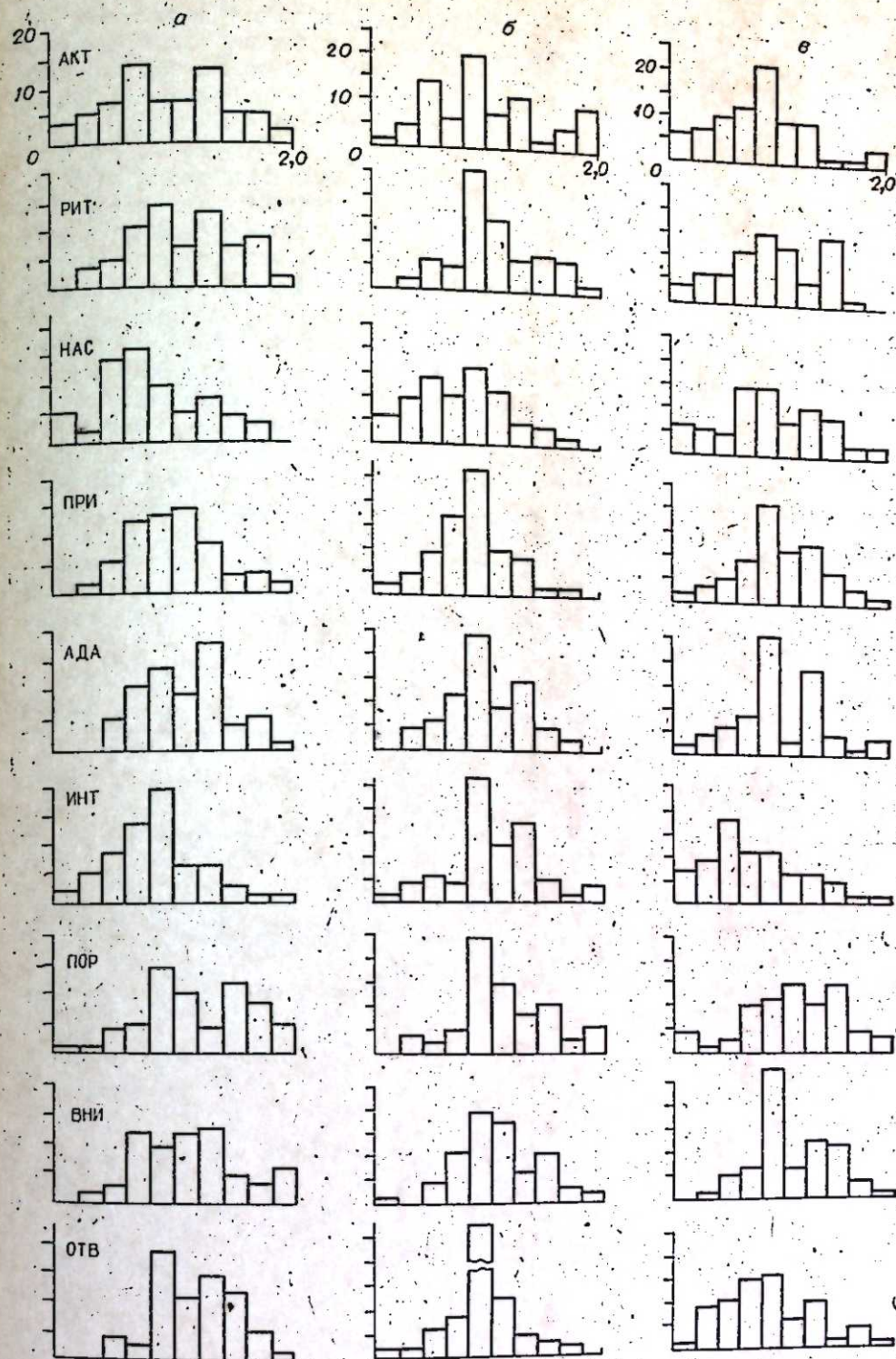
Примечание. Различия между мальчиками и девочками, достоверные на уровне значимости 0,05(*), 0,01(**). В табл. 1—3: Акт — активность, Рит — ритмичность, Нас — настроение, При — приближение — уход, Ада — адаптивность, Инт — интенсивность, Пор — порог, Вни — внимание — настойчивость, Отв — отвлекаемость.

ется возможности сравнения абсолютных средних значений по каждой данной черте темперамента у детей разного возраста, то, как указывают И. Перссон-Бленнов и Т. Мак-Нейл [7], следует помнить, что опросники для детей 6 мес, 1 года и 2 лет, хотя они и сходны по содержанию, представляют собой три разных инструмента со своими собственными

Таблица 2

Средние значения 9 черт темперамента у детей 6-месячного возраста по данным авторов статьи и опросника [7]

Черта темперамента	Русская популяция			Шведская популяция		
	\bar{M}	σ^2	фактические пределы значений	\bar{M}	σ^2	фактические пределы значений
Акт	1,06	0,25	0,00—2,00	1,36	0,38	0,25—2,00
Рит	1,13	0,18	0,25—1,89	1,22	0,38	0,20—2,00
Нас	0,90	0,17	0,00—1,80	1,12	0,49	0,00—2,00
При	1,09	0,13	0,40—2,00	1,23	0,42	0,25—2,00
Ада	1,11	0,12	0,43—2,00	1,18	0,42	0,20—2,00
Инт	0,88	0,25	0,12—1,87	1,00	0,32	0,10—2,00
Пор	1,20	0,17	0,17—2,00	1,17	0,36	0,30—2,00
Вни	1,16	0,18	0,40—2,00	1,12	0,43	0,25—2,00
Отв	1,20	0,11	0,50—1,83	1,21	0,35	0,00—2,00



Распределение значений 9 черт темперамента у детей трех возрастов: 6 мес (а), 1 года (б), 2 лет (в).

По горизонтальной оси — значения черты темперамента в баллах, по вертикальной — количество детей с данным значением черты темперамента.

нормами измерения темперамента. Для сравнения выраженности определенной черты темперамента в разных возрастах потребуется введение калиброванных по возрасту баллов.

Следует указать на некоторые различия между нашими данными и данными авторов опросников. Так, И. Перссон-Бленнов и Т. Мак-Нейл

[7] нашли достоверно более высокую адаптивность у мальчиков, чем у девочек, в 6-месячном возрасте. По нашим данным, такой разницы нет. В то же время мы нашли, что активность (недостоверно в 6 мес и в 1 год и достоверно в 2 года) и интенсивность (достоверно в 6 мес и в 1 год и недостоверно в 2 года) выше у мальчиков, чем у девочек, а устойчивость внимания в 6 мес достоверно выше у девочек (позднее эта разница исчезает). Полученные нами различия соответствуют представлениям педиатров о половых различиях в соответствующих характеристиках, что подтверждает возможность применения опросников к русским детям. Эта разница между нашими и шведскими данными по половым различиям в чертах темперамента, по-видимому, отражает психические особенности популяций.

По абсолютной величине значения баллов отдельных характеристик у детей шведской и русской популяций сравнивать нельзя. Как указывают авторы опросников [7], изменение редакции словесного выражения вариантов ответов на вопросы изменяло среднее значение баллов по отдельным чертам темперамента для группы обследованных, что, конечно, не означает, что уровень выраженности этих черт темперамента действительно менялся. При этом распределение, соотношение значений баллов между индивидами и коэффициенты корреляции между значениями баллов по чертам темперамента оставались прежними. Поскольку при переводе неизбежно изменение текста вопросов и предлагаемых вариантов ответа, то, естественно, это повлекло за собой и изменение абсолютных значений баллов.

Таблица 3

Корреляции между разными чертами темперамента у детей трех возрастов

Черта темперамента	Рит	Нас	При	Ада	Инт	Пор	Вни	Отв
6 месяцев								
Акт	0,14	0,19	0,15	0,08	0,16	-0,07	0,28 *	-0,03
Рит		0,35 **	0,10	-0,31 *	0,22	-0,09	0,02	-0,11
Нас			0,20	0,02	0,45 **	-0,08	0,22	0,04
При				0,00	0,53 **	0,18	0,12	0,10
Ада					-0,11	-0,18	0,15	0,10
Инт						0,25 **	0,30 *	0,00
Пор							0,47 **	0,08
Вни								-0,16
1 год								
Акт	-0,10	0,07	0,01	0,07	0,33 **	-0,09	0,00	-0,06
Рит		0,00	0,12	0,26	0,00	0,07	0,03	-0,13
Нас			0,09	0,11	0,13	-0,02	0,00	0,02
При				0,25 *	0,03	0,11	0,18	-0,10
Ада					-0,04	-0,04	0,02	0,02
Инт						0,19	0,19	-0,06
Пор							0,12	0,00
Вни								-0,05
2 года								
Акт	-0,05	0,03	0,04	0,19	-0,04	-0,05	-0,04	0,08
Рит		0,27 *	0,17	0,19	-0,23	-0,08	0,23 *	0,28 *
Нас			0,31 **	0,24 *	-0,16	-0,07	0,28 *	-0,11
При				0,29 *	-0,33 *	-0,06	0,15	0,03
Ада					0,00	-0,10	0,10	0,12
Инт						0,09	0,01	-0,02
Пор							0,00	-0,16
Вни								-0,13

0,01(**). Примечание. Коэффициенты корреляции, достоверные на уровне значимости 0,05(*)

Представляет интерес, насколько 9 черт темперамента зависимы друг от друга. Для ответа на этот вопрос были подсчитаны коэффициенты корреляции между значениями баллов по различным чертам темперамента для каждого возраста. Из табл. 3 можно видеть, что число статистически достоверных коэффициентов корреляций в 6-месячном возрасте составляет 8, в 2-летнем — 9, а в годовалом — только 3. Число коэффициентов корреляций, равных нулю, равно соответственно 2, 2 и 5. Малое число достоверных и повышенное число нулевых коэффициентов корреляции в годовалом возрасте обусловлено, вероятно, тем, что некоторые корреляции монотонно увеличиваются, другие — монотонно уменьшаются от 6-месячного к 2-летнему возрасту, и многие из них при этом меняют свой знак, проходя через нулевое значение в возрасте 1 года (см. табл. 3).

Очевидно, изменения коэффициентов корреляции между уровнями черт темперамента у детей с возрастом отражают изменения взаимоотношений между различными психофизиологическими функциями в онтогенезе. Годовалый возраст оказывается переломным, поскольку в это время заканчивается созревание некоторых систем (например, иммунных) и происходит качественный скачок в моторике (ребенок начинает ходить) и в развитии второй сигнальной системы (появляется речь). Выявление конкретных механизмов этих корреляций требует специальных исследований.

Интересно, в частности, что те черты темперамента, которые обуславливают принадлежность к наиболее распространенному типу — «легкого ребенка» (высокая ритмичность, положительное настроение, преобладание приближения, высокая адаптивность и низкая интенсивность), — оказываются коррелятивно связаны в 2-летнем возрасте, как это можно видеть по данным табл. 3. В то же время большинство черт, формирующих тип «медленно разогревающегося» ребенка, связаны коррелятивно в 6-месячном возрасте, но не связаны в 2-летнем. Можно думать, что дальнейшее изучение этих корреляций поможет понять некоторые механизмы психического развития ребенка.

Таким образом, первый опыт применения русского варианта родительских опросников для измерения темперамента детей первых двух лет жизни показывает, что эти опросники с найденными средними показателями нормы могут быть использованы в СССР для изучения различных аспектов перво-психического развития детей.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск
Новосибирский государственный
медицинский институт

Поступила в редакцию
21/II 1983

ЛИТЕРАТУРА

1. Cattell R. B., Eber H. W., Tatsuoaka M. M. Handbook for the Sixteen Personality Factor Questionnaire.— Champaign, 1970, N 111.
2. Megagree E. I. The California Psychological Inventory Handbook. San Francisco, Calif., 1972.
3. Личко А. Е. Патохарактерологический диагностический опросник для подростков. JL, 1976.
4. Thomas A., Birch H. G., Chess S. e. a. Behavioral Individuality in Early Childhood, 1963.
5. Thomas A., Chess S., Birch H. G. The origin of personality.— Scient. Amer., 1970, August, v. 223.
6. Thomas A., Chess S., Birch H. G. Temperament and Behavior Disorders in Children. N. Y., 1968.
7. Persson-Blennow I., McNeil T. F. A questionnaire for measurement of temperament in six-month-old infants: development and standartization.— J. Child Psychol. Psychiat., 1979, v 20.
8. Persson-Blennow I., McNeil T. F. Questionnaires for measurement of temperament in one-and two-year-old children: development and standartization.— J. Child Psychol. Psychiat., 1980, v. 21.
9. Березин Ф. Б., Мирошников М. П., Рожанец Р. В. Методика многостороннего исследования личности. М., 1976.

MEASUREMENT OF TEMPERAMENT TRAITS IN CHILDREN
OF THE FIRST TWO YEARS OF LIFE BY MEANS
OF PARENTAL QUESTIONNAIRES

The work represents the first attempt of application of a Russian translation of questionnaires for measurement of 9 traits of temperament in children of 1/2, 1 and 2 years of age composed by Persson-Blennow and McNeil in Sweden. The mean values of temperament variables measured in 213 children from the population of Novosibirsk turned out to be close to those found by Persson-Blennow and McNeil on Swedish children. At the same time, the data are different from the Swedish ones in that there is no difference in adaptability between boys and girls, activity and intensity proved to be higher in boys across the three ages, and attention — persistence — higher in girls at 6 months, whereafter this difference is not significant. Correlations between different temperament variables, and their kinetics from 1/2 to 2 years were measured.

УДК 595.726+591.553+591.526

М. Г. СЕРГЕЕВ

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ
И ПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР
ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA, ORTHOPTERA)
В УСЛОВИЯХ ГОРОДА ДИФфуЗНОГО ТИПА
(На примере Новосибирского Академгородка)

Оценка последствий деятельности человека по изменению природных экосистем — одна из важнейших задач, стоящих перед экологами. Необходимо знать индикаторы подобных изменений. Ими могут быть, например, прямокрылые насекомые, которые входят в число главных компонентов травянистых ландшафтов, проявляют себя как вредители сельскохозяйственных культур и чутко реагируют на изменение природных условий [1]. Воздействие человека на сообщества прямокрылых ранее было изучено в основном для степей Казахстана и Зауралья [2], а лесостепи Западной Сибири в этом отношении почти не исследовались.

Прекрасная модель для таких исследований — Академгородок, типичный город диффузного типа, расположенный в приречном лесном массиве лесостепной зоны и включающий обширные сельскохозяйственные угодья. В его границах наиболее высокие части водоразделов занимают лесостепные участки, где березовые колки перемежаются разнотравно-злаковыми лугами, в которых основной фон образуют ежа сборная, клевер луговой и полевица гигантская. Большие площади здесь занимают поля многолетних трав и однолетних (кукуруза, овес, подсолнечник) культур. На склоне водораздела среди участков смешанного леса большую площадь занимает зона застройки, где главные места обитания прямокрылых — газоны (преимущественно разнотравно-злаковые). На склоне обследованы также старая залежь люцернового поля и придорожные полосы шоссе с разреженной растительностью, в которой преобладают пырей ползучий, ежа сборная и лапчатка гусиная.

Обилие прямокрылых насекомых определялось по результатам учетов на время отлова с последующим пересчетом на один час. Этот метод позволяет получить сравнимые результаты по обилию за короткий промежуток времени [3]. При анализе сообществ использовалась система жизненных форм [4] и ранее разработанная нами классификация ареалов этих насекомых [5].

ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Луг — единственное из рассматриваемых местообитаний, которое можно считать естественным для прямокрылых. Видовой состав этих насекомых здесь разнообразен и их обилие велико (402 экз./ч) (см. таблицу). В сообществе доминируют полизональные транспалеарктические формы преобладает специализированная грациальная, представители которой связаны со стеблями и узкими листьями злаков (*Ch. albomarginatus*, *Ch. apricarius*, *Ch. parallelus*). Число и обилие (401 экз./ч) видов прямокрылых в сообществе на старой залежи несколько меньше, чем на лугу. При этом исчезают такие северостепные транспалеаркти, как *Bicolorana bicolor* и *Psophus stridulus*, которые тяготеют к мезофильным

Сообщества прямокрылых в местообитаниях окрестностей Академгородка

ВИД	Местообитание					
	поле од- нолетни- ков	поле мно- голетни- ков	залежь	луг	придо- рожная полоса	газон
<i>Chorthippus apricarius</i> (L.)	2	3	2	3	3	
<i>Ch. biguttulus</i> (L.)	3	3	4	4	4	4
<i>Ch. albomarginatus</i> (Dég.)		2	3	4	2	2
<i>Ch. fallax</i> (Zub.)		1	4			
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i> (Charp.)			2			
<i>Tetrix tenuicornis</i> (Sahlb.)			1	2		
<i>Chorthippus parallelus</i> (Zett.)			2	3		
<i>Ch. dorsatus</i> (Zett.)			2	3	2	
<i>Bicolorana bicolor</i> (Phil.)				2		
<i>Psophus stridulus</i> (L.)				2		
<i>Gomphoceris rufus</i> (L.)				2	2	
<i>Doclostaurus brevicollis</i> (Ev.)					4	

Примечание. Использована шкала балльной оценки обилия видов по Ф. Н. Правдину с соавт. [3]: 1 — не более 3 экз./ч, 2 — свыше 3 и не более 20 экз./ч, 3 — свыше 20 и не более 100 экз./ч, 4 — свыше 100 экз./ч.

лугам, и появляются относительно ксерофильные *Omocestus haemorrhoidalis* и *Chorthippus fallax*. В этом сообществе доминируют малоспециализированные малограциальные формы, обитающие в сравнительно разреженном растительном покрове (особенно *Ch. biguttulus*). Наименее разнообразен видовой состав и мало обилие (96 экз./ч) прямокрылых на полях, занятых однолетними культурами. В этих сообществах господствует полизональный транспалеарктический *Ch. biguttulus*.

Число и обилие (372 экз./ч) видов прямокрылых в сообществе на придорожной полосе почти такое же, как на лугу. Однако оно очень своеобразно, так как в нем доминирует степной европейско-восточно-сибирский *Doclostaurus brevicollis*, отсутствующий в других рассматриваемых сообществах. На газонах формируется одно из наиболее бедных сообществ как по числу видов, так и по обилию (216 экз./ч) прямокрылых. По этим параметрам оно близко к сообществу на полях однолетних культур.

Таким образом, в Академгородке и его окрестностях деятельность человека способствует обеднению видовой состава и падению обилия прямокрылых насекомых. Почти во всех исследованных сообществах наиболее обильны полизональные транспалеарктические виды, что в общем типично для лесостепи. Исключение составляет лишь сообщество на придорожной полосе, в котором преобладает не характерный для региона *D. brevicollis*. В естественном, луговом сообществе прямокрылых доминируют специализированные грациальные формы, а во всех остальных — малоспециализированные малограциальные. Следовательно, в рас-

смагриваемом районе соотношение жизненных форм в сообществах этих насекомых может служить индикатором степени воздействия человека на окружающую среду.

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СТРУКТУР НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПРЯМОКРЫЛЫХ

Под пространственной популяционной структурой [6] целесообразно понимать закономерное размещение особей и их совокупностей в ландшафтах и их частях, а также относительно друг друга. Это отражает свойственный виду тип использования территории. Объектом исследования были четыре вида прямокрылых с наиболее характерными и типичными популяционными структурами.

Dociostraurus brevicollis (Ev.). Степной европейско-восточносибирский вид, малоспециализированный малограциальный, в лесостепной зоне тяготеет к участкам почвы между растениями. На правобережье Оби его широкое распространение выявлено недавно [7]. В районе Академгородка популяционная структура этого вида всецело определяется деятельностью человека. Его популяции размещены узкими лентами по придорожным полосам, сильно выбитым участкам южных склонов и, отчасти, сухим просекам в бору. Обилие *D. brevicollis* бывает очень велико; в сообществах прямокрылых, приуроченных к придорожным полосам, он обычно доминирует. Очевидно, деятельность человека способствует расселению этого вида в лесостепи, но он встречается на южных склонах и солонцах [8]. Следует учитывать, что распространение *D. brevicollis* и аналогичных ему видов в новые районы может способствовать строительство дорог. На это следует обратить внимание в связи с тем, что данные прямокрылые известны как вредители [9].

Gomphocerus rufus (L.). Этот вид является лесо-лесостепным транспалеарктическим, принадлежит к специализированным грациальным формам и обитает в гуще злаково-разнотравного покрова. Встречается по лесным лугам и опушкам, а также под пологом леса и попадает на придорожных полосах (рядом с лесом) и просеках. *G. rufus*, по-видимому, может быть индикатором местообитаний, затронутых незначительно или почти не затронутых деятельностью человека.

Chorthippus albomarginatus (Deg.). Полизоновый транспалеарктический вид, принадлежащий к специализированным грациальным формам. Распространен почти во всех ландшафтах рассматриваемого района и наиболее обилен в ксеротермных местообитаниях с густой злаковой и разнотравно-злаковой растительностью. Представители вида встречаются и в зоне застройки Академгородка, в бору и на полях не обнаружены. Отсутствие этого вида можно рассматривать как свидетельство сильной нарушения экосистем деятельностью человека либо как индикатор борных экосистем, сформировавшихся на сухих террасах.

Stethophyma grossum (L.). По географическому распространению этот вид аналогичен *Gomphocerus rufus*, но по морфоадаптационному облику он является малоспециализированным малограциальным и обитает на листьях осоковых. Популяционная структура вида в окрестностях Академгородка характеризуется большой дискретностью и локальностью. Его популяции ограничены наиболее влажными частями речных долин с большим количеством камышей и осок и, следовательно, могут быть индикаторами начинающегося заболачивания, в том числе вследствие сооружения плотин.

Таким образом, пространственные структуры популяций у сравниваемых видов различаются очень сильно. Два вида — *Dociostraurus brevicollis* и *Stethophyma grossum* встречаются на небольших по площади участках (первый — узкими полосами, второй — полосами и островками). Следовательно, и расселяются они могут по узким каналам, причем *Dociostraurus brevicollis* может использоваться для распространения антропогенные комплексы. *Gomphocerus rufus* и *Chorthippus albomarginatus* —

виды характерные для лесостепной зоны, однако первый может рассматриваться в известном приближении как индикатор естественных местообитаний, а второй как индикатор лугово-степной растительности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственные структуры популяций прямокрылых и основные характеристики их сообществ в городе диффузного типа существенно изменены деятельностью человека. Несмотря на резкое обеднение видового состава, падение обилия и ксеротизацию сообществ, нет оснований говорить о какой-либо их коренной специфике, так как даже наиболее бедные сообщества на полях однолетних культур и газонах являются производными от естественных сообществ. Рассмотренные примеры показывают также индикационную ценность жизненных форм прямокрылых. По их соотношению естественные сообщества отличаются от сообществ, характерных для местообитаний, нарушенных деятельностью человека. Одним из результатов деятельности человека является формирование потенциальных каналов расселения. По придорожным полосам, например, могут проникать южные виды прямокрылых (*Dociostraurus brevicollis* и другие потенциальные вредители), которые формируют в новых местообитаниях своеобразные сообщества, нередко опасные для сельскохозяйственных угодий. Это следует учитывать при расположении полей и пастбищ. По-видимому, выявленные закономерности типичны для лесостепей Западной Сибири, особенно для окрестностей и окраин городов и поселков.

Биологический институт
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
15/XI 1982

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов В. И., Бей-Биенко Г. Я. Опыт фитоэкологической характеристики мест обитаний Orthoptera Saltatoria на Алтае. — Изв. Зап.-Сиб. отд. Русск. географ. о-ва, 1926, № 5.
2. Бей-Биенко Г. Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи. — Энтомолог. обозр., 1961, т. 40, № 4.
3. Правдин Ф. И., Гусева В. С., Крицкая И. Г., Чернышова М. Е. Некоторые принципы и приемы исследований смешанных популяций нестационарных саранчовых в разных ландшафтных условиях. — В кн.: Фауна и экология животных. М., 1972.
4. Стебаев И. В., Омельченко Л. В. Общие особенности морфо-адаптационных типов, или жизненных форм, саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий. — В кн.: Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогенезом. Новосибирск, 1981.
5. Сергеев М. Г. Классификация ареалов кузнечиковых и саранчовых Сибири и сопредельных территорий. — Там же.
6. Шылов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.
7. Сергеев М. Г. Новые места нахождения прямокрылых (Orthoptera) в Сибири и их возможное зоогеографическое значение. Сообщение 1. — В кн.: Полезные и вредные насекомые Сибири. Новосибирск, 1982.
8. Бей-Биенко Г. Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях. — Тр. по защите растений, сер. энтомол., 1930, т. 1, № 1.
9. Бережков Р. П. Саранчовые Западной Сибири. Томск, 1956.

M. G. Sergeev

PECULIARITIES OF THE COMMUNITIES AND THE POPULATION STRUCTURE OF ORTHOPTERA (INSECTA) IN CONDITIONS OF THE TOWN OF DIFFUSIVE TYPE (exemplifying Novosibirsk Academic-town)

The article deals with anthropoid changes of the communities and the population structure of orthopteran insects. The natural forest — steppe communities are the richest, and the agricultural (field) communities are the poorest. The communities of roadside bands are very original. There are many individual of *Dociostraurus brevicollis* (Ev.). This steppe species is likely to use roadside bands for expansion. Presence of *Dociostraurus brevicollis* (Ev.), *Gomphocerus rufus* (L.) (the Rufous Grasshopper), *Chorthippus albomarginatus* (Deg.) (the Lesser Marsh Grasshopper), *Stethophyma grossum* (L.) (the Large Marsh Grasshopper), and ratio of life forms in communities may be indicators of anthropoid changes.

Тренкеншу Р. П., Вопилова Л. В. Модель светозависимого содержания хлорофилла *a* в микроводорослях.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Рассматривается применение предложенного ранее уравнения для описания светозависимого содержания хлорофилла *a* в зеленой микроводоросли хлореллы и синезеленых микроводорослях спирулины и синехококкуса при непрерывном режиме культивирования. Полученные с помощью уравнения кривые хорошо согласуются с экспериментальными данными. Рис. 4, библиогр. 11.

Карев Г. П. Математическая модель роста многоярусных древостоев.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Построена модель роста в условиях конкуренции за свет в многоярусных древостоях с учетом самоизреживания. Рассмотрено влияние начального распределения деревьев по высотам. Численные эксперименты с моделью показали удовлетворительное совпадение решений уравнений модели с экспериментальными данными.

С помощью полученных уравнений проведены расчеты роста деревьев в высоту по различным таблицам хода роста. При этом среднеквадратичное отклонение расчетных данных от экспериментальных не превосходило 3—5%. Продемонстрированы некоторые возможности модельного подхода к прогнозу роста многоярусных древостоев. Библиогр. 6.

Ханминчун В. М., Красноборов П. М. Новый вид рода *Saussurea* DC. (Asteraceae) из Алтае-Саянской провинции.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Приводится диагноз нового для науки вида *Saussurea orgadayi* V. Khan. et Krasnob., найденного в горах Алтае-Саянской провинции. Рис. 2.

Азовский М. Г. Новые находки редких видов водных растений в Прибайкалье.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Приведены новые местонахождения в Северном и Северо-Восточном Прибайкалье (Бурятской АССР) шести редких для Восточной Сибири видов высших водных растений: *Isoetes setacea*, *Caulinia flexilis*, *Subularia aquatica*, *Tillaea aquatica*, *Elatine hydropiper*, *Limosella aquatica*. Библиогр. 9.

Киселева А. А. Дополнение к флоре Казачинско-Ленского района Иркутской области.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Аннотированный список включает 26 видов высших сосудистых растений, новых для флоры Казачинско-Ленского района. Библиогр. 4.

Войников В. К., Корзун А. М. Температура тканей побегов озимой пшеницы при холодном шоке.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучали термогенез в тканях побегов проростков зимостойкой озимой пшеницы при холодном шоке (-4°C , 1 ч). При этом регистрировали изменение температуры тканей. Показано, что в интервале температуры от 20° до -4°C зависимость изменения температуры побегов от времени имеет экспоненциальный характер. При холодном шоке температура побегов в течение первых 30 мин была значительно выше 0°C и выше температуры побегов, в которых проканном ингибировали фосфолипазу- A_2 . Предполагается, что обнаруженный факт поддержания при холодном шоке более высокой температуры побегов, чем в окружающей среде (-4°C), может объясняться теплопродукцией митохондрий, измененной под действием свободных жирных кислот. Рис. 3, библиогр. 7.

Бакулин В. Т. Жизнеспособность пыльцы тетраплоидных форм тополя.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Пыльцевые зерна индуцированных тетраплоидов тополя Со по объему в 1,7—2,0 раза крупнее пыльцевых зерен исходных диплоидов. Жизнеспособность пыльцы экспериментальных растений, определенная по числу проросших зерен на искусственной питательной среде, в среднем составляет 28,1—34,3%. Следовательно, индуцированные тетраплоиды вполне могут быть использованы для гибридизации. Табл. 3, рис. 2, библиогр. 18.

Дюрягина Г. П. Изменчивость и взаимосвязь морфологических признаков семян видов рода *Aconitum* L.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изменчивость органов семян видов рода *Aconitum* имеет однотипный уровень выравнивания независимо от видовой, популяционной и организменной принадлежности, определяя ее тем самым признаковспецифичной. Более лабильным из органов семени является зародыш за счет высокой степени вариабельности длины семядолей, которые имеют амплитуду изменчивости от среднего до очень высокого уровня. Менее изменчива масса семян. Длина семени, длина и ширина эндосперма изменяются на одном уровне от 2,7 до 19,8. Ширина семени имеет амплитуду изменчивости значительно выше, от низкого уровня (5,79) до повышенного (23,12), за счет изменения покровов. Морфологические признаки семян интродуцированных и дикорастущих растений изменяются на одном уровне. Сильная коррелятивная связь отмечена между массой семени и шириной эндосперма. Табл. 5, библиогр. 6.

Соколов В. А., Рудиковский А. В., Шумный В. К. Сравнительное изучение корневых характеристик у гетерозисного гибрида и родительских растений гороха.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Проведено сравнительное изучение корней и подземной части у хлорофильного мутанта растений исходной нормальной линии и гетерозисного гибрида между ними. Анализировали прирост сухой массы по вегетации, активность глиоксизо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФД) в корнях и катионообменную емкость корней (КОЕ). Результаты работы свидетельствуют о более быстром росте надземной части и корней у гетерозисного гибрида, чем у его родительских форм. Для всех растений характерен более быстрый рост корневой системы в первый месяц развития. Относительная величина КОЕ не имеет существенных различий в силу генетической общности материала. Но величине активности Г6ФД в конце вегетации гибрид значительно превосходит родительские формы за счет развития на его корнях большего количества азотфиксирующих узелков.

Сапрыкин В. А., Килев С. Н., Алексеев В. Г., Щербакова Т. М., Егорова М. С., Чекуров В. М., Мертвецов Н. П. Функциональная активность хроматина и полирибосом пшеницы, адаптированных к условиям Севера.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

В РНК-полимеразной системе *E. Coli* показано, что матричная активность хроматина полученного из 6-дневных проростков пшеницы сорта Якутянка районированного в Якутии, приблизительно в 2 раза выше, чем у хроматина из пшеницы сорта Саратовская 29, не адаптированной к условиям Севера. Удельная трансляционная активность полирибосом из этилированных проростков пшеницы этих сортов определялась *in vitro* в белоксинтезирующей системе из зародышей пшеницы. У Якутянки она была приблизительно в 3 раза выше, чем у Саратовской 29. Вероятно, у пшеницы, адаптированных к условиям Севера, процессы транскрипции и трансляции идут значительно интенсивнее, чем у неадаптированных сортов. Это позволяет им вызреть в течение короткого северного лета. Табл. 1, рис. 3, библиогр. 11.

Вершинин А. В., Салина Е. А., Толстых В. А., Потапов В. А., Шумный В. К. Изучение реинтерпретируемых последовательностей ДНК некоторых видов злаков.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Быстро и умеренно повторяющиеся последовательности ДНК пшеницы и ржи разделяли с помощью хроматографии на гидроксипатите после предварительной реассоциации до различных значений Cot (от 0,01, до 0,1). Изучали способность этих фракций реинтерпретировать (многократно копироваться) в процессе реакции, ник-трансляции, катализируемой ДНК-полимеразой при 37°C . При значениях Cot (0,01—0,02) способностью к реинтерпретации обладают оба кинетических класса ДНК, а при более высоких Cot умеренные повторы теряют эту способность. Делается вывод, что способность к реинтерпретации является характерным свойством быстрых повторов, отделяющихся при $\text{Cot} \geq 0,02$, и тогда она служит индивидуальной характеристикой быстро реассоциирующей ДНК пшеницы и ржи. Анализ нуклеотидного состава показал, что последовательности, обогащенные более AT-парами реинтерпретируют в значительно большей степени. Табл. 3, библиогр. 19.

Зайцев Г. А. Растянутые политепные хромосомы, метод микроклонирования ДНК и идея энциклопедии генов.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Для исследования политепных хромосом двукрылых развита идея геномной технологии, которая может быть одним из подходов к исследованию организации ДНК на уровне целого генома. Идея, лежащая в основе геномной технологии, заключается в том, что ДНК каждого диска политепной хромосомы необходимо перевести в банк клонированных фрагментов ДНК, сохранив при этом маркировку каждого диска по цитологической и генетической карте. Предложены три группы идей и методов геномной технологии: 1) растяжение политепной хромосомы, 2) микроклонирование ДНК, 3) энциклопедия генов (ЭГ).

Энциклопедией генов названа инвентаризованная в процессе получения библиотек клонированных фрагментов ДНК района политепной хромосомы (всей хромосомы, генома). Схема построения ЭГ заключается в том, что выбранный район политепной хромосомы (всю хромосому) разделяют на несколько участков и далее из каждого участка получают библиотеку клонированных фрагментов ДНК. В идеальном варианте число участков должно быть равно числу дисков в этом районе. Поскольку положение всех участков друг относительно друга известно и сопоставимо с цитологической картой хромосомы, всю сумму клонов ДНК выбранного района (всей хромосомы) можно рассматривать как инвентаризованную библиотеку генов. Если такую суммарную библиотеку называть ЭГ, то каждую библиотеку отдельного участка можно рассматривать как том энциклопедии.

Разработан метод деления политепной хромосомы на участки и метод микроклонирования ДНК, выделенной из участка растянутой политепной хромосомы. Предложена схема внутримитотической инвентаризации ЭГ, которая в случае, если один том содержит ДНК одного диска, равносильна локализации каждого клона ЭГ в политепной хромосоме с точностью до диска. Рис. 3, библиогр. 10.

Майстренко Г. Г. Оценка действия нитратного азота на нитратредуктазную активность, содержание азота и продуктивность сои инокулированной и неинокулированной клубеньковыми бактериями.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13, Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучалось влияние нитратов на индукцию нитратредуктазной активности в разных органах сои, отличающихся по наличию или отсутствию клубеньков, а также на продуктивность сои и содержание общего азота в двух отмеченных вариантах.

У инокулированных растений, обеспеченных сформированным симбиотическим аппаратом, установлены более высокие уровни значений всех изученных показателей. Полученные данные косвенно подтверждают возможность существования функции восстановления нитратов у клубеньков сои. Рис. 1, библиогр. 10.

Клевенская И. Л., Кривошекова Т. Г. Значение биологического состояния почвы для развития корневой гнили пшеницы.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Показано, что в южном черноземе между многими микробиологическими показателями (общим числом бактерий, актиномицетов и грибов, олигонитрофилов, а также числом антагонистов, общей биологической активностью, определяемой по выделению CO_2 , протеолитической, целлюлозолитической и аммонифицирующей активностью) и развитием корневой гнили пшеницы существует обратная зависимость, выражаемая иногда коэффициентом корреляции большой силы или проявляющаяся на уровне тенденции.

Выявлена специфичность воздействия различных микроорганизмов на фитопатологические показатели пшеницы. Табл. 3, библиогр. 17.

Убугунов Л. Л., Кашин В. К. Влияние длительного орошения на распределение иода в каштановых почвах Бурятии.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

В профиле каштановых неорошаемых почв отмечаются два максимума накопления иода — в карбонатном и гумусовом горизонтах. Длительное и интенсивное (в течение 40 и 80 лет) орошение каштановых почв приводит к снижению количества иода в гумусовом и карбонатном горизонтах и появлению его в более глубоких слоях, что совпадает с накоплением мигрирующей илстой фракции. Длительное орошение каштановых почв значительно обедняет их иодом вследствие вымывания и отчуждения с урожаем. Табл. 1, библиогр. 11.

Л. П. Козленева, А. М. Шкаруба. Влияние орошения на некоторые свойства черноземов Барабы.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изложены результаты сравнительного исследования физических свойств, содержания и запасов гумуса целинных, богарных и орошаемых черноземов Барабы. Показано, что орошение не оказывает заметного влияния на механический состав почв, но существенные изменения выявлены в агрегатном составе орошаемого чернозема. В богарных условиях отмечено резкое снижение содержания и запасов гумуса в почве, а в орошаемых — их увеличение. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 17.

Ефремова Т. Т., Мелентьева Н. В. Использование хроматографа «Газохром-3101» для определения кислорода в почвенном воздухе и оценка условий аэрации.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Отработана методика определения кислорода почвенного воздуха с помощью хроматографа «Газохром-3101». Для характеристики аэрации торфяных почв вводится понятие кислородоемкости, отражающее количество кислорода (%) в единице объема почвы с учетом доли в ней воздушной фазы. При кислородоемкости свыше 2% в осушенной торфяной почве переходного типа обеспечиваются условия нормальной аэрации (400–600 мВ); при значениях больше 14% наступает режим максимального аэробнозиса (600–700 мВ). Табл. 1, рис. 4, библиогр. 4.

Прасолова Л. А. Сезонные изменения кожи у диких и ручных серебристо-черных лис.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучали динамику сезонных изменений гистологического строения кожи у самцов и самок разного, генетически детерминированного поведения. Показано, что сезонные изменения структуры кожи и составляющих ее слоев коррелируют с сезонными изменениями мехового покрова лис. Изучение сезонных особенностей гистоструктуры кожи помогает понять изменения в сезонной динамике мехового покрова, возникающие при селекции лис на ручное поведение: внесезонную линьку, различия в темпах созревания волос по сравнению с дикими, не селективируемыми по поведению животными. Табл. 1, рис. 8, библиогр. 8.

Клочков Д. В., Ким А. А. Генотипические различия сперматогенеза при фотопериодических воздействиях у молодых порок.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Содержание молодых самцов порок стандартного и сапфирового генотипов в условиях 8-часового светового дня (СД) в течение июля — сентября стимулировало развитие гонад. У стандартных самцов, содержавшихся в условиях 3-месячного СД, сперматогенез в октябре достиг стадии образования сперматид. у сапфировых — сперматоцитов I порядка (в пахнине). Двухмесячное содержание в режиме СД (август, сентябрь) было менее эффективным: у стандартных самцов 46,7% канальцев было в стадии сперматоцит I порядка в пахнине, у сапфировых самцов 3,5% канальцев содержали сперматоциты I порядка в ангонеме. Двухмесячное СД в июле, августе было еще менее эффективным.

В условиях одномесечных воздействий постоянным освещением (ПО) или (СД) (июль — сентябрь) выявлены периоды большей реактивности гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы на условия ПО, ограниченные у стандартных порок июлем и августом, а у сапфировых порок — только июлем; после этого периода ПО тормозило сперматогенез. Условия СД в августе или сентябре были более эффективны, чем в июле. Табл. 3, библиогр. 16.

Аврамова Т. В., Романова Е. М. Изучение белковых компонентов мембран эритроцитов кролика при старении.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 3.

Белковый спектр мембран эритроцитов кролика изучался методом электрофореза в присутствии детергентов и восстанавливающих агентов. Выявлено значительное сходство белкового спектра мембран эритроцитов кролика и человека. Обнаружены значительные изменения в соотношении важнейших мембранных белков при старении эритроцитов. Предпринята попытка объяснить полученные данные с позиций нарушения микроструктуры мембраны в процессе старения. Табл. 1, рис. 1, библиогр. 22.

Пикифорова Л. Ф. Гликозаминогликогидролазы в почечной ткани грызунов с различной концентрирующей функцией почек.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучена активность лизосомальных ферментов (гиалуронидазы, β -глюкуро니다зы и N-ацетил- β -D-гексозаминидазы) в корковом и внутреннем мозговом слое почки интактных грызунов, различающихся природными условиями водно-солевого режима: большой песчанки (*Rhombomys opimus* L.) и водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) по сравнению с белой лабораторной крысой.

Установлено, что для всех изученных видов грызунов характерна общая закономерность распределения гликогидролаз по зонам почки: наиболее высокая активность в зоне сосочка (большую долю которой составляют экзогликозидазы), снижение активности по направлению к коре. Распределение ферментативной активности по зонам почки соответствует распределению субстрата по морфологическим структурам почки только у животных с хорошо развитой концентрирующей функцией (большая песчанка, белая крыса). У водяной полевки оказалась высокая суммарная активность в сосочке при низком содержании гликозаминогликанов в этой зоне.

Обнаружены межвидовые различия в уровнях активности лизосомальных ферментов и субстрата их действия в зоне сосочка, по-видимому, связаны со спецификой функции концентрирующего механизма и обусловлены адаптацией животных к различным условиям существования. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 29.

Колунаев Б. П., Путинцева В. А. Функциональное состояние жабр рыб при температурном воздействии.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучено влияние повышенной температуры на активность цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы в жабрах голянов, обитающих в Байкале.

Показано, что имеется прямая зависимость между интенсивностью общего газообмена и активностью цитохромоксидазы в жабрах, которая выражена у голянов при температурах от 6 до 16°C. Подобное соотношение газообмена и активности сукцинатдегидрогеназы наблюдается у рыб в диапазоне температур 6—20°C. Табл. 1, библиогр. 7.

Золотарева А. Г., Будкер В. Г., Грунтенко Е. В. Накопление химически активных липосом в капиллярной сети легких.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Для повышения эффективности взаимодействия липосом с определенными органами предлагается использовать везикулы, несущие на поверхности химически активные группы. В работе использованы липосомы, содержащие альдегидные группы. In vitro показано, что они в 14 раз эффективнее сорбируются на поверхности клеток, чем неактивные липосомы. При внутривенном введении мышам содержание химически активных везикул в легких оказывается в 2 раза больше, чем химически инертных липосом. Рис. 5, библиогр. 15.

Цидулко А. X. Информационная модель механизма ретровирусного онкогенеза.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Рассматривается возможность построения модели механизма онкогенеза, исходя из информационной точки зрения. Модель основана на гипотезе о существовании в цитоплазме клеток взрослых организмов латентной пусковой информации материнских мРНК. Специфическим воздействием канцерогена считается нарушение цепей обратной связи между носителями пусковой информации и геномом ядра, что предопределяет возможность длительной автономной пролиферации. В процессе развития опухоли в ее клетках происходит закрепление онкогенной информации путем обратной транскрипции активированных мРНК в ДНК.

Хотя основная гипотеза еще не имеет прямых экспериментальных подтверждений, многие следствия, вытекающие из предлагаемой модели, хорошо согласуются с опытными данными. Библиогр. 29.

Колпаков В. Г., Макаров В. В., Хрячкова Н. А., Чугуй В. Ф., Ченкасов И. Л. Определение темперамента у детей первых лет жизни посредством родительских опросников.— Изв. СО АН СССР, 1984, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2.

Описан метод измерения 9 черт темперамента (ЧТ) у детей в возрасте 1/2, 1 и 2 лет посредством родительских опросников (РО), разработанных шведскими психiatрами. Подсчитаны средние значения ЧТ у 213 детей Новосибирска. Эти значения оказались близки к таковым, найденным авторами РО на шведских детях. Отличия данных настоящего исследования от результатов, полученных шведскими авторами, состоят в том, что не найдено различий в уровне адаптивности между мальчиками и девочками, активность и интенсивность оказались выше у мальчиков во всех трех возрастах, а внимание — настойчивость выше у девочек в 6-месячном возрасте. Измерены корреляции между различными ЧТ и их динамика от 6-месячного к 2-летнему возрасту. Табл. 3, рис. 1, библиогр. 9.