

ISSN 0134—2428
ISSN 0568—6547

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1979

№ 10

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 10 (310) Вып. 2	Август 1979
--	---	----------------------	----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Н. С. Голубинская, В. И. Спиридонов. Влияние уплотнения почвы на микотрофность лесообразующих пород	3
Н. Френц, Л. Рышковский, А. А. Титлянова, Р. И. Злотин. Сравнение структуры органического вещества в различных экосистемах	8
Н. Г. Шатохина, Н. А. Тихомирова. Баланс растительного органического вещества и элементов питания в агроценозах пшеницы на обыкновенных и оподзоленных черноземах Западной Сибири	22
Т. А. Пузанова, В. В. Кузьмичев. Вычисление запасов стволовой древесины в молодниках сосны	27
В. Л. Морозов. Продуктивность крупнотравья на Дальнем Востоке	32
И. Б. Решеткова, А. В. Гукасян. Время удвоения и продукция бактериальной массы в малых реках хребта Хамар-Дабан	39
А. С. Ревушкин. О находке ископаемой древесины на хребте Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува)	46
Г. М. Скуридин. Ускоренный метод комплексного анализа плодов облепихи	47
В. М. Шарапов. Взаимоотношение гриба <i>Emmonsa crescens</i> Emmons et Jellison (1960) с фитонцидами высших растений	49
Л. И. Ермаков, Б. Я. Рябко. Статистическая структура поведения полевки	52
Р. А. Половинкина, И. И. Фомичева. Дифференциация полевков рода <i>Microtus</i> по трансферриновому докису	55
Л. А. Корякина. Участие дофамина в терморегуляции сусликов при выходе из состояния гипотермии	60
С. А. Бахвалов, Г. В. Ларионов, В. И. Жимерикин, О. А. Чернышская. Развитие индуцированного ядерного полидроза у монашенки (<i>Lepidoptera, Orgyidae, Lymantria monacha</i> L.) в экспериментальных условиях	65
О. З. Каганова. Популяционные последствия действия одной формы эмбрионального отбора (математическая модель)	70
П. И. Степочкин. Изучение каротиноидов некоторых форм трехвидовых тритикале с помощью метода дифференциальной окраски хромосом	79
А. И. Цапова, З. Заринова. Идентификация хромосом ржи в каротиноидных пшенично-ржаных гибридов с помощью дифференциальной окраски	85
А. Н. Сидоров. К схеме селекции кукурузы по биохимическим признакам	90
А. Я. Ларионова. Динамика электрофоретических спектров ферментов хлор листьев пшеницы	97
Г. М. Скуридин. Экспресс-методы полуквантитативного определения аскорбиновой кислоты в полевых условиях	100
И. А. Терсков, Р. П. Тренкенну, В. И. Белянин. Светозависимый рост водоросли <i>Platymonas viridis</i> в непрерывной культуре	103
И. И. Гителъзон, А. П. Шенширогов, С. Л. Молчанских, В. В. Чепилов. Бесконтактная регистрация хлорофилла в поверхностных водах на ходу судна	108
В. Л. Осаковский, В. Г. Алексеев. Функциональная активность хлоропластов пшеницы в условиях Селера	112
Э. А. Маричева, О. П. Родченко. Динамика нуклеиновых кислот в клетках корня кукурузы при пониженной температуре	117
Л. И. Батенко. Структурная организация почки полевки-экономки (<i>Microtus oeconomus</i> Pall.)	123
Г. В. Ларионов, В. И. Барановский. Влияние вирусной инфекции на литическую активность гемолимфы <i>Ocneria dispar</i> L. и <i>Dendrolimus sibiricus</i> Tschetw.	131
В. М. Сахаров, Е. И. Киров, К. П. Куценкогий, Г. В. Ларионов, В. И. Жимерикин, Л. А. Литвина, С. А. Бахвалов. Использование термомеханических аэрозолей для диспергирования вирусных препаратов в защите растений от вредных насекомых	135

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

М. Д. Куширенко, В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения	141
Е. Д. Логачев, И. И. Игудкин. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири.	143
Памяти С. И. Селякова	145

N. S. Golubinskaya, V. N. Spiridonov. Influence of the soil compaction on the mycotrophy of the wood trees	3
N. Frénc, L. Ryszkowski, A. A. Tihjanowa, R. I. Zlotin. Comparison of organic matter structure in diverse ecosystems	8
N. G. Schatokhina, M. A. Tikhomirova. Plant organic matter and nutrients balance in wheat agrocenoses on ordinary and podsolch chernosems in West Siberia	22
T. A. Puzanova, V. V. Kuzmitchev. Calculation of the stem wood storage in young pine stands	27
V. L. Morozov. Productivity of tall herbaceous vegetation in the Far East	32
N. B. Reshetkova, A. B. Gukasian. The generation time and bacterial mass production of Hammar-Daban range small rivers	39
A. S. Revushkin. On the find fossil wood in the mountain mongun-tajga (south-West Tuva)	46
G. M. Skuridin. The rapid analysis of sea Buckthorn fruits	47
V. M. Sharapov. The relation between <i>Emmonsia crescens</i> Emmons et Jellison (1960) and the Higher plant phytocides	49
L. N. Erdakov, B. Ya. Ryabko. Volé behaviour statistical structure	52
R. A. Polovinkina, I. I. Fomicheva. The differentiation on the Ti-locus among <i>Microtus</i>	55
L. A. Koryakina. The participation of dopamine in the thermoregulation in ground squirrels during the withdrawal from the hypothermia	60
S. A. Bakhvalov, G. V. Larionov, V. N. Zhimerikin, O. A. Chernjavskaj. Development of induced nuclear polyhedrosis of nun moth (<i>Lepidoptera, Orgyidae, Lymantria monacha</i> L.) in experimental conditions	65
O. Z. Kaganova. Populational consequences of the action of one form of embryonic selection (the mathematical model)	70
P. I. Stepochin. The karyotype investigation of some forms of three-species triticale with using of differential staining	79
A. I. Shchapova, Z. Zaripova. Identification of Rye chromosomes in the karyotypes of wheat-rye hybrids by the giemsa c-banding technique	85
A. N. Sidorov. On the scheme of selection of corn for biochemical characters	90
A. Ya. Larionova. Dynamics of electroforetic spectra of larch needles enzymes	97
G. M. Skuridin. The rapid and semiquantitative ascorbic acid field assays	100
I. A. Terskov, R. P. Trenkenshu, V. N. Belyanin. Lightdependent growth of <i>platyomonas viridis</i> in continuous culture	103
I. I. Gitelson, A. P. Shevirnogov, S. L. Molvinskich, V. V. Chepilov. Remote sensing of chlorophyll concentration in surface ocean water from board a ship	108
V. L. Oskovskii, V. G. Alekseev. The function activity of the chloroplasts of Wheat grown in conditions of Yakutia	112
E. A. Maricheva, O. P. Rodchenko. The dynamics of nucleic acids in maize root cells under the conditions of growth rate delay by decreased temperature	117
L. I. Batenko. The structural organization of the <i>Microtus oeconomus</i> Pall. kidney	123
C. V. Larionov, V. I. Baranovsky. Influence of virus infection on the lytic activity of hemolymph of <i>Oecneria dispar</i> L. and <i>Dendrolimus sibiricus</i> Tschetw.	131
V. M. Sakharov, E. I. Kirov, K. P. Koutzenogii, G. V. Larionov, V. N. Zhimerikin, L. A. Litvina, S. A. Bahvalov. Application of thermomechanical aerosols to disperse virus compounds for pest control	135

УДК 634.0 : 581.557.24(571.14)

Н. С. ГОЛУБИНСКАЯ, В. Н. СПИРИДОНОВ

ВЛИЯНИЕ УПЛОТНЕНИЯ ПОЧВЫ
НА МИКОТРОФНОСТЬ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД

Рекреационное использование лесов, интенсивно возрастающее в последние годы, значительно нарушает лесорастительные условия: уплотняются верхние слои почвы, разрушается лесная подстилка, вытравывается травяной покров и кустарники, самосев и подрост древесных пород. Ухудшение физических свойств и водно-воздушного режима уплотненной почвы снижает прирост и долговечность деревьев вследствие сокращения поглощающей поверхности корневой системы [1]. Последняя состоит в основном из физиологически активных, всасывающих корневых окончаний, которые подразделяются на два типа: первичного анатомического строения, с корневыми волосками, и микоризные — инфицированные микоризообразующими грибами.

Многие высшие растения и, в частности, лесные деревья способны вступать в симбиотические отношения с грибами и образовывать на корнях специфические структуры, называемые микоризами. Различают две основные категории микориз: эктотрофные, характеризующиеся развитым внешним чехлом и межклеточной сетью Гартига, и эндотрофные, особенностью которых является внутриклеточное расположение гриба (без грибного чехла и сети Гартига). Грибы-симбионты, получая от растений углеводы и некоторые другие соединения, интенсифицируют ряд жизненно важных физиолого-биохимических процессов в растениях, играя значительную роль в их питательном цикле [2—9]. Благоприятное влияние микоризообразующих грибов проявляется в увеличении адсорбирующей поверхности корней, в образовании некоторых физиологически активных веществ: индолилуксусной кислоты, цитокининов, гиббереллинов и регуляторов роста типа витаминов В. Еще в 1937 г. А. Хатч [10] показал, что на одном и том же субстрате растения с микоризой адсорбируют больше фосфора на 234%, калия на 75, азота — на 86%, чем растения без микориз. Применение изотопов подтверждает мнение об увеличении поглощения питательных веществ посредством микориз [11, 12]. По данным ряда авторов [13—16], эктомикоризы, кроме того, выполняют функцию биологического контроля в отношении инфекции питающих корней патогенами.

Уменьшение прироста деревьев под влиянием рекреационной нагрузки связано, видимо, не только с количественными, но и с качественными изменениями активной поверхности корней, проявляющимися в нарушении их анатомо-морфологического строения. Для проверки этого предположения нами в течение вегетационного периода 1975 г. были проведены исследования в лесопарке Новосибирского научного центра СО АН СССР. Изучались чистые по составу насаждения 40—50-летней сосны и березы и 25—30-летней осины, произрастающие на дерново-подзолистой супесчаной почве, относящиеся к разнотравной группе типов леса, I—II классов бонитета. В них были намечены контрольные

и опытные (пешеходные тропы шириной более 1,5 м) площадки. На контрольных площадках почва не уплотнена, лесная подстилка и травяной покров хорошо сохранились. На пешеходных тропах живой и мертвый напочвенный покров отсутствуют.

Образцы почвы с корнями брали до глубины 20 см в трех повторностях по методу «вольного монолита» [17, 18]. Корни осторожно отмывали водой от почвы и фиксировали 75%-ным спиртом. Длину корней измеряли под микроскопом МБС-1. Объемный вес почвы определяли с помощью тонкостенных металлических цилиндров объемом 500 см³ (высота цилиндра 10 см), влажность — весовым методом [19].

Морфологические типы микоризных окончаний, их цвет и характер поверхности определяли по Н. В. Лобанову [2, 3], А. А. Власову [20] и А. Е. Катенину [21]. Подтипы грибных чехлов классифицировались по Т. Доминику [22].

Наблюдения показали, что в июне и в июле, в период с наиболее высокой активностью физиологических процессов у деревьев, влажность почвы до глубины 10 см во всех насаждениях под тропами несколько превышала контрольные показатели или равнялась им (табл. 1). В слое 10—20 см влажность на опытных участках значительно меньше, чем на контрольных. Эти данные свидетельствуют о подтягивании воды уплотненным слоем из нижележащих и их иссушении.

У изучаемых нами древесных пород установлены сосущие корневые окончания, потерявшие корневые волоски и покрытые грибными чехлами, представляющие собой эктотрофные микоризы. От них гифы распространяются во всех направлениях в почве, а также внутри клеток первичной коры корня, образуя так называемую сеть Гартига, в связи

Таблица 1

Влияние уплотнения на влажность почвы, количество и длину активных корневых окончаний

Глубина, см	Объемный вес, г/см ³	Влажность почвы, % от объема			Количество активных корневых окончаний, %					
					от общего числа измеренных			от общей длины измеренных		
		10/VI	10/VII	30/IX	10/VI	10/VII	30/IX	10/VI	10/VII	30/IX
Сосна										
0—10	0,92 1,31	29,1 32,0	23,2 23,4	13,5 18,7	14,4 11,5	16,0 13,7	24,1 15,6	5,3 4,0	5,8 5,3	8,7 7,2
10—20	1,30 1,38	27,0 22,8	22,2 17,9	9,8 11,7	13,3 6,0	11,8 10,8	19,4 12,3	4,2 1,7	3,7 4,0	5,3 4,7
Береза										
0—10	0,93 1,32	25,0 25,2	20,3 22,5	15,9 18,2	6,7 3,9	6,1 1,9	28,0 11,8	2,5 1,4	2,6 0,5	18,0 5,1
10—20	1,23 1,32	29,3 21,8	20,5 17,5	11,2 11,3	5,8 6,0	7,5 2,6	10,2 9,1	1,1 1,1	4,8 1,8	5,2 3,2
Осина										
0—10	0,86 1,31	26,7 28,0	24,5 24,1	20,0 21,6	6,5 2,4	7,2 5,3	15,1 9,2	2,5 0,5	4,0 3,4	15,5 6,3
10—20	1,20 1,28	30,2 26,9	20,5 19,4	11,9 14,1	4,0 2,0	13,1 4,6	17,1 11,2	1,4 0,3	9,2 3,3	12,4 9,4

Примечание: в табл. 1—2 в числителе — на контрольных участках, в знаменателе — на пешеходных тропах.

Таблица 2

Зависимость количества и толщины грибных чехлов от уплотнения почвы

Дата наблюдения	Глубина, см	Кол-во подтипов чехлов, всего	Толщина, мкм						
			B	C	F _{св}	F _{теми}	G	H	K
Сосна									
10/VI	0—10	3	6—10	—	5—8	—	5—15	—	—
		3	2—6	—	6—8	—	5—7	—	—
10—20	5	2	8—10	13—18	6—11	—	5—10	—	35—40
		2	—	—	8—15	—	8—10	—	—
10/VII	0—10	5	8—10	30—35	35—45	—	5—7	—	35—45
		3	2—5	—	5—18	—	5—7	—	—
10—20	5	3	8—10	25—30	5—35	—	8—10	—	30—40
		3	2—7	—	8—30	—	5—10	—	—
30/IX	0—10	4	25—35	35—60	25—50	—	8—11	—	—
		3	4—5	—	5—50	—	5—10	—	—
10—20	5	3	25—40	30—45	35—50	—	10—15	—	30—60
		3	3—6	—	2—28	—	5—15	—	—
Береза									
10/VI	0—10	6	25—35	—	25—45	20—30	15—35	35—50	40—45
		4	—	—	15—20	2—7	25—30	35—45	—
10—20	4	5	25—35	—	20—50	25—30	—	40—50	—
		5	20—25	—	18—25	2—7	15—30	40—45	—
10/VII	0—10	5	20—35	—	40—50	20—40	30—40	45—50	35—40
		4	—	—	25—45	20—35	20—30	35—40	—
10—20	5	3	25—30	—	35—50	40—45	30—45	—	—
		3	—	—	25—50	25—45	—	30—40	—
30/IX	0—10	5	25—45	—	25—30	30—50	25—30	25—50	—
		5	—	—	25—30	20—30	20—30	35—45	25—55
10—20	5	4	30—40	—	40—45	40—45	25—55	20—50	—
		4	10—15	—	35—45	20—45	—	20—45	20—45
Осина									
10/VI	0—10	5	40—45	—	25—30	45—60	45—55	25—30	—
		2	—	—	—	25—30	3—5	—	—
10—20	5	2	30—40	—	25—30	35—55	40—60	25—35	—
		2	—	—	—	15—30	3—6	—	—
10/VII	0—10	6	35—40	30—40	25—30	35—40	40—60	30—55	—
		2	—	—	—	20—25	5—6	—	—
10—20	5	3	30—45	30—40	45—50	—	40—60	10—15	—
		3	20—25	—	—	18—25	5—10	—	—
30/IX	0—10	5	40—50	50—60	40—45	—	35—55	30—40	—
		3	—	10—15	25—35	5—8	—	—	—
10—20	5	4	30—55	50—55	30—35	50—55	30—60	—	—
		4	—	15—20	20—25	25—30	8—10	—	—

Примечание: Прочерк — грибной чехол не найден.

с чем корневые клетки часто увеличены или несколько вытянуты. Наиболее распространенные формы окончаний — булавовидные, вильчатые, неутолщенные. Поверхность их гладкая, пушистая или войлочная, цвет — от светло- до темно-коричневого или черного.

Грибные чехлы по строению подразделяются на плектенхиматические (войлочные) и псевдопаренхиматические. К первым относятся чехлы подтипов *B* и *C*, ко вторым — *F*, *G*, *H*, а также двухслойный чехол подтипа *K*. Толщина их варьирует от 2—5 до 40—60 мкм (табл. 2). Чехол подтипа *B* оплетает поверхность корня, не захватывая его меристематической ткани, и имеет более или менее гладкую, иногда блестящую поверхность. Гифы гриба проникают во все слои коры корня, особенно в ее периферические части, распространяясь главным образом по межклетникам. Диаметр гифов колеблется от 2 до 7 мкм. Сеть Гартига занимает от одного до нескольких слоев клеток коры. Для подтипов *C*, *B* и *F* характерен простой (однослойный) чехол. У подтипа *C* чехол светлый, покрыт многочисленными шнурами грибки или большой бахромой, у подтипа *B* — гладкий или почти гладкий. Диаметр гиф 1—2 мкм. Чехлы подтипа *F* также имеют гладкую или почти гладкую поверхность. Они могут быть образованы светлоокрашенными (F_{cb}) или темноокрашенными ($F_{темн}$) гифами, иногда с выростами на поверхности. Размер ячеек колеблется от 2—3 до 6—10 мкм. Чехлы подтипа *H* характеризуются слоем бахромы из мягких гиф, отходящих от поверхности светлого цвета, а подтипа *G* — жестковолосистой поверхностью темного цвета.

У березы чаще встречаются псевдопаренхиматические чехлы. Сеть Гартига охватывает один-два слоя радиально вытянутых клеток паренхимы коры, несколько наклоненных в сторону роста корня. Внутренние клетки паренхимы обычно сохраняют свою почти изодиаметрическую форму. У микоризных окончаний сосны сеть Гартига охватывает несколько слоев клеток паренхимы корня, нередко достигая эндодермы. Среди мицелиальных чехлов подтипа *F* у осины довольно часто встречаются псевдопаренхиматические двухцветные чехлы, у которых внутренний слой более темного цвета, а наружный — светлый. Сеть Гартига обычно охватывает один слой клеток паренхимы корня и лишь изредка доходит до эндодермы.

Установлено, что почти во все сроки наблюдений количество подтипов чехлов у всех пород на контрольных участках было больше, чем на пешеходных тропах (см. табл. 2). Более заметные различия обнаружены у осины, что свидетельствует о ее большей реакции, по сравнению с сосной и березой, на уплотнение почвы. Наибольшая величина чехлов отмечена в июне и в июле.

Данные табл. 2 позволяют судить об устойчивости мицелиальных чехлов к уплотнению почвы. Менее устойчивы чехлы подтипов *B*, *C* и *K*, более устойчивы — *F*, *G*, *H*. Чехлы подтипа *B* обнаружены у всех пород, но главным образом на контрольных участках. Если же они наблюдаются на пешеходных тропах, то их толщина значительно меньше (для сосны в 1,5—7 раз, для березы — 1,2—3; для осины — в 1,5—2 раза), чем на контроле. Чехлы подтипа *C* учтены у сосны только в контрольных вариантах, у осины — в июле на контрольных участках, в сентябре — в обоих вариантах, а подтипа *K* — у осины и березы, главным образом в контрольных вариантах. На их развитие и жизнедеятельность микориз основное влияние оказывает, видимо, изменение воздушного режима и повышение температуры почвы, вызываемые ее уплотнением.

Микоризные чехлы подтипа F_{cb} обнаружены во всех вариантах у сосны и березы в течение всего периода наблюдений, у осины — только в сентябре. Чехлы подтипа G установлены у всех пород, а подтипа $F_{темн}$ — у березы и осины. На всех участках у березы и только на кон-

трольных у осины обнаружены чехлы подтипа *H*. Толщина чехлов всех подтипов на пешеходных тропах была в большинстве случаев в 1,5—5 раз меньше, чем на контрольных участках. Наибольшие различия (в 5—10 раз) отмечены у осины для чехлов подтипа *G*.

Таким образом, рекреационная нагрузка в лесу вызывает значительные количественные и качественные изменения корневой системы лесобразующих пород, проявляющиеся не только в сокращении ее поглощающей поверхности, но и в нарушении симбиозов — исторически сложившихся форм взаимодействия грибов с лесными деревьями, что приводит к ухудшению их жизнедеятельности. Под влиянием уплотнения почвы уменьшается количество и толщина микоризных чехлов, наиболее заметно у осины. Количество подтипов и толщина чехлов у нее были на пешеходной тропе, особенно в слое 0—10 см, соответственно в 1,5—3 и 1,5—10 раз меньше, чем на контрольном участке. Меньшие изменения претерпевают микоризные окончания сосны и березы. У них количество подтипов грибных чехлов на тропе было обычно на 1—2 меньше, чем на участках с неуплотненной поверхностью почвы.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Таран И. В., Спиридонов В. Н. Устойчивость рекреационных лесов. Новосибирск, Наука, 1977. 180 с.
2. Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., Наука, 1953. 216 с.
3. Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., Лесная промышленность, 1971. 200 с.
4. Шемаханова Н. М. Микотрофность древесных пород. М., Изд-во АН СССР, 1962. 332 с.
5. Харли Д. Л. Биология микоризы. — В кн.: Микориза растений. Сборник переводов из иностранной литературы. М., Сельхозгиз, 1963, с. 15—228.
6. Bjorkman E. Forest tree mycorrhiza — the conditions for its formation and the significance for tree growth and afforestation. — Plant and Soil, 1970, v. 32, n. 3, p. 587—606.
7. Hacskaýlo E. Metabolite exchanges in ectomycorrhizae. — In: Mycorrhizae, Washington, 1971, p. 175—182.
8. Meyer H. F. Mycorrhiza and other plant symbiosis. Symbiosis. N. Y.—London, 1966, p. 179—209.
9. Yooygt G. K. Mycorrhizae and nutrient mobilization. — In: Mycorrhizae. Washington, 1971, p. 122—131.
10. Hatch A. B. The physical basis of mycotrophy in Pinus Black Rock. — Forest Bull., 1937, n. 6, p. 168.
11. Тарабрина А. Д. Поступление фосфора P-32 в листья микоризных и безмикоризных дубов при различном количестве фосфора в питательной среде. — Тр. Моск. вет. акад., 1961, т. 33, с. 82—84.
12. Melin E., Nilsson H. Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium of Boletus variegatus (Sw.). — Jr. Nature, 1953, n. 4342, p. 134—135.
13. Коротков Т. П. Влияние микоризы на уменьшение распространения корневой гнили. — Лесное хозяйство, 1975, № 6, с. 90—91.
14. Zak B. Role of mycorrhizae in root disease. — Ann. Rev. Phytopathol., 1964, v. 2, p. 377—392.
15. Zak B. Characterization and identification of Douglas-fir mycorrhizae. — In: Mycorrhizae. Washington, 1971, p. 38—53.
16. Marx D. H. Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infection. — In: Mycorrhizae. Washington, 1971, p. 81—96.
17. Колесников В. А. Корневая система плодовых и ягодных растений и методы ее изучения. М., 1962. 191 с.
18. Орлов А. Я. Методы определения массы корней в лесу и возможности учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. — Лесоведение, 1967, № 1, с. 64—70.
19. Добровольский В. В. Руководство к лабораторным работам по курсу «Основы почвоведения и географии почв». М., 1962. 112 с.

20. Власов А. А. Значение микориз древесных пород и приемов по их стимулированию.— В кн.: Труды конф. по микотрофии растений. М., 1955, с. 102—117.
21. Катенин А. Е. Микориза растений северо-востока европейской части СССР. Л., Наука, 1972. 134 с.
22. Доминик Т. Классификация микориз.— В кн.: Микориза растений. Сборник переводов из иностранной литературы. М., 1963, с. 245—257.

N. S. Golubinska, V. N. Spiridonov

INFLUENCE OF THE SOIL COMPACTION ON THE MYCOTROPHY OF THE WOOD TREES

The effect of the recreational use on the mycotrophy of the pine, the birch and the asp was studied. The soil compaction by foot-passengers depress the formation and the viability of the mycorrhizas.

УДК 577.4

Н. ФРЕНЧ, Л. РЫШКОВСКИЙ, А. А. ТИТЛЯНОВА,
Р. И. ЗЛОТИН

СРАВНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Распределение органического вещества — фундаментальная характеристика экосистем. Долевое участие основных функциональных категорий органического вещества, состоящего из первичных продуцентов, консументов, редуцентов и мертвой органической материи (растительные остатки и почвенный гумус), определяет величину и скорость циклов химических элементов и потока энергии, а также обуславливает многие особенности водного режима, микроклимата и т. д. Структура органического вещества экосистемы — результат взаимодействия относительных скоростей процессов его образования и расходования на различных трофических уровнях. Скорости процессов в сфере первичных продуцентов в основном зависят от внешних факторов среды — гидротермических условий, а для гетеротрофов ведущим фактором является первичная продукция.

Природные экосистемы являются системами саморегулирующимися, агроэкосистемы управляются человеком. Для того чтобы обеспечить себя пищей, человек контролирует или в значительной степени изменяет влияние природных факторов в агроэкосистеме, а также создает преимущества в росте и развитии только тем компонентам, которые продуцируют пищу. Это, как правило, сопровождается упрощением структуры системы.

Контролируя видовой состав первичных продуцентов, их урожайность, обеспечивая защиту культивируемых растений от вредителей и неблагоприятных климатических условий, человек вносит в агроэкосистему дополнительное количество энергии. Все более широкое применение гербицидов, инсектицидов, удобрений, а также мелiorации почв с каждым годом повышают энергетические вложения человека в агроценозы. Установлено, что энергия, получаемая из урожая, отнесенная к единице энергетических вложений, уменьшилась за последние 15 лет

на 24% [1]. Та же тенденция наблюдается и в агроэкосистемах, культивируемых для получения животных белков, хотя меры воздействия в разных системах сильно отличаются.

Влияние разнообразных агротехнических мероприятий на функционирование агроэкосистемы или сельскохозяйственного ландшафта в целом мало изучено. Это в особенности касается фундаментальных экологических характеристик — потока энергии и круговорота веществ, которые определяют стабильность и прочность системы. Причины таких пробелов в наших знаниях вытекают из широко распространенного в прошлом мнения, что практически все проблемы сельскохозяйственной продукции касаются только продуцирующего компонента, в то время как другие компоненты можно вообще не принимать во внимание, а если они вредны, то их необходимо уничтожить или контролировать. Другими словами, экосистемной точки зрения в сельском хозяйстве не существовало.

Эта позиция сегодня быстро изменяется, поскольку возрастает понимание проблем защиты окружающей среды и необходимости многократного использования ресурсов. Многие исследования, которые проводились до сих пор, касались очень важных, но частных проблем: удобрение — урожай, водный режим и агроклиматические условия роста культивируемых растений, контроль вредителей и сорняков и т. д. Они почти не касались общих агроэкосистемных характеристик, хотя эти характеристики прямо определяют урожай или взаимоотношения между физическими, химическими и биологическими процессами [2]. Например, нет информации об изменении структуры органического вещества, происходящем в агроэкосистемах под влиянием сельскохозяйственной деятельности, а также о влиянии (по принципу обратной связи) изменения структуры на функционирование экосистемы.

Цель данной работы — найти те изменения в структуре органического вещества экосистемы, которые вызваны введением агрокультуры. Для этого агроэкосистемы сравнивали с природными травяными и, где это было необходимо, — с лесными экосистемами, т. е. с естественными предшественниками современных агроэкосистем. Мы ограничились в анализе только экосистемами умеренного северного пояса, поэтому оценки первичной продукции, сделанные для субтропических и тропических агроэкосистем Японии [3], сюда не вошли.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Чистая первичная продукция, т. е. количество органического вещества, созданного за год всеми фитокомпонентами экосистемы в ее надземной и подземной сфере, является фундаментальной характеристикой, отражающей вход энергии и химических элементов в биоту экосистемы. Собранный человеком урожай — всегда лишь некоторая часть чистой первичной продукции.

Оценки чистой первичной продукции различных агроэкосистем начали публиковать совсем недавно. Мы смогли собрать данные о продукции лишь 22 различных агроэкосистем для умеренного северного пояса Америки, Азии и Европы (табл. 1). Большинство исследований выполнено в последние 5 лет, поэтому часть анализируемых данных до сих пор не опубликована. Методы определения чистой первичной продукции отличаются для разных экосистем. Наиболее часто употреблялись следующие методы: 1) суммирование максимальных запасов живой фитомассы надземных и подземных органов всех фитокомпонентов, 2) последовательное суммирование прибылей веса всех фракций фитомассы с включением или без включения опада частей растений в период между отборами проб и потребления фитомассы травоядными.

Таблица 1

Чистая первичная продукция агроэкосистем, г/м²·год (сухой вес)

Местоположение	Агротехника	Число оце-нок	Полная чис-лая продук-ция	Пределы оценки		Продукция			Литература
				низ-шая	выс-шая	над-земная	над-зем-ная	% над-земной	
Рожь									
Западная Польша	Удобрения	12	1240	984	1566	232	1008	81	[4, 5, 6, 7, 8, 9]
Западная Германия	»	1	1002	—	—	215	787	78	[10]
Литовская ССР	»	3	962	—	—	223	739	77	[11]
Эстонская ССР	»	5	1225	1013	1367	476	785	64	[12]
Миннесота, США	»	1	960	—	—	700	260	71	[13]
Пшеница									
Северный Казахстан	Без удо-брений	1	1230	—	—	410	830	67	Материалы А. А. Тит-ляновой [14, 15]
Западная Сибирь	То же	5	1090	680	1371	300	790	72	[15]
Западная Сибирь	»	2	1053	—	—	364	687	65	[15]
Западная Сибирь	Удобрения	2	1131	—	—	344	787	69	[15]
Центральная Польша	»	1	1537	—	—	287	1250	81	[16]
Курская область	»	1	2050	—	—	1050	1000	48	[17]
Ячмень									
Литовская ССР	»	3	823	—	—	192	631	77	[11]
Курская область	»	4	1112	952	1282	363	749	67	[18]
Эстонская ССР	»	5	1146	896	1429	514	613	53	[12]
Кукуруза									
Миннесота, США	»	1	1067	—	—	121	946	88	[19]
»	»	1	1050	—	—	320	730	70	[13]
»	Без удо-брений	1	410	—	—	120	290	70	[13]
Овес									
Литовская ССР	То же	3	784	—	—	157	627	80	[11]
Картофель									
Литовская ССР	Удобрения	3	1131	—	—	878	253	22	[11]
Эстонская ССР	»	5	832	619	1076	678	152	18	[12]
Западная Польша	»	7	1052	888	1575	687	365	34	[4, 5, 7, 8, 9]
США	»	1	670	—	—	390	280	42	[20]
Картофель и рожь*									
Западная Польша	»	6	1645	1284	1883	1347	298	18	[7, 8, 9, 21]

* Картофель как основная и рожь как дополнительная культура.

Все анализируемые оценки первичной продукции не включают в себя расход вещества с отшелушивающимися тканями и корневыми выделениями, а также первичную продукцию водорослей. Продукция мхов включалась в оценку только в исследованиях, проводимых в Туреве (Польша).

Средняя величина первичной продукции агроэкосистем умеренной зоны оценивается в 1141 г/м²·год (сухой вес), величина продукции меняется в пределах от 680 г/м²·год для пшеницы в Западной Сибири в очень сухой год [15] до 2050 г/м²·год для пшеницы в черноземной зоне СССР (Курская обл.) в очень благоприятный по погодным условиям год [17].

Как средние, так и предельные значения продукции ниже, чем значения, приближенно полученные Р. Лумисом и П. Геракисом [22], исходя из зарегистрированных урожаев и принятого отношения между урожаем и чистой продукцией. С другой стороны, экспериментально полученные значения первичной продукции агроэкосистем (см. табл. 1) выше, чем значения, полученные при попытке оценить величину первичной продукции по мировой шкале продукции. Принятые (по шкале) оценки составляют 650 [23, 24] и 880 г/м²·год [25].

Средняя величина первичной продукции агроэкосистем умеренного пояса близка к средней величине первичной продукции лесных и травяных экосистем, существующих в условиях хорошей водообеспеченности. Согласно последним сводкам в умеренном поясе средняя величина продукции надземной фитомассы меняется от 1200 г/м²·год в листопадных широколиственных лесах до 1300 г/м²·год в хвойных лесах [23].

В гумидных травяных экосистемах (исключая пустыни и полупустыни) среднее значение чистой продукции надземной фитомассы оценивается предположительно в 600 г/м²·год [23]. В то же время это значение для травяных экосистем аридных и полуаридных областей Азии снижается до 300 г/м²·год, но полная величина продукции (надземной и подземной фитомассы) достигает здесь очень высоких значений — до 1500—2500 г/м²·год [26]. Данные для мезофитных травяных экосистем США дают среднее значение продукции надземной фитомассы, близкое к 340 г/м²·год [27]. Полная величина продукции прерий меняется от 580 до 880 г/м²·год (см. табл. 3).

Продукция в травяных и лесных экосистемах — результат фотосинтетической деятельности растений в течение целого вегетационного сезона. В агроэкосистемах культивируемые растения растут в течение более короткого периода, чем целый вегетационный сезон, что обусловлено применяемыми системами севооборота, агротехникой и другими факторами, которые контролируют существование растений в поле. В противоположность травяным или лесным экосистемам в агроэкосистеме рост растений одновременен и последовательность стадий развития в высокой степени синхронизирована.

Вполне естественно, что продукция сообщества, вегетирующего короткий период (агроэкосистема), ниже, чем продукция природного сообщества, вегетирующего в течение всего теплого периода. Зависимость величины чистой первичной продукции от времени существования растений в поле была показана в специальном исследовании (табл. 2). Когда культивировался один картофель, растения существовали в поле только в течение 4,5 мес. Их первичная продукция была много ниже по сравнению с тем вариантом, когда картофель составлял основной урожай, а рожь, посеянная осенью на зеленую массу, приносила добавочный урожай. В последнем случае растительный покров на поле существовал в течение 11 мес.

Хорошо известно, что доступная вода является вторым основным фактором, определяющим величину чистой первичной продукции, что было показано недавно для агроэкосистем В. Качмарчиком [28].

Один из наиболее удивительных результатов изучения первичной продукции в агроэкосистемах состоит в том, что удобрения оказывают гораздо большее влияние на хозяйственный урожай, чем на общую первичную продукцию [9, 18]. По-видимому, увеличение урожая приводит к снижению продукции других органов растений, в результате применение удобрений мало сказывается на величине полной чистой первичной продукции. Таким образом, используя удобрения, человек изменяет в свою пользу употребляемую им часть первичной продукции, но мало меняет общее количество органического вещества, продуцируемого культивируемыми растениями.

Таблица 2

Влияние длины периода культивации растений на величину первичной продукции [4—9, 21]

Культура	Период культивации, мес	Число повторностей	Средняя величина первичной продукции, г/м ² ·год (сухой вес)
Картофель	5	7	1052
Рожь	9	12	1240
Картофель как основная и рожь как добавочная культура	11	6	1645

В природных луговых экосистемах применение удобрений повышает запас живой надземной фитомассы в 1,5—3 раза и в гораздо меньшей степени — запас живых корней [29]. Удобрение и полив засушливой травяной экосистемы (низкотравные прерии Америки) значительно увеличили запас надземной фитомассы и ее продукцию, но оказали малое влияние на запас подземной фитомассы (рис. 1). В варианте с удобрением и поливом запас надземной фитомассы был в 8 раз, а чистая первичная продукция надземной фитомассы в 6 раз выше, чем в контроле. В то же время запас подземной биомассы в данном варианте лишь на 36% больше, чем в контроле (оценка чистой первичной продукции подземной фитомассы отсутствует). Таким образом, наблюдается значительное сходство в поведении агро- и природных экосистем: удобрения увеличивают надземную чистую продукцию экосистемы в гораздо большей степени, чем полную чистую продукцию.

Хозяйственное использование природных травяных экосистем (сенокосный или пастбищный режим) также оказывает влияние на величину продукции и в первую очередь ее надземной части.

Постоянное выкашивание лугов понижает величину максимального укоса, но мало влияет на запас подземных органов. Так, на лугах южнотаежной подзоны (Ленинградская обл.) максимальный запас зеленой фитомассы составлял 548 г/м² на некосимом луге и 376 г/м² —

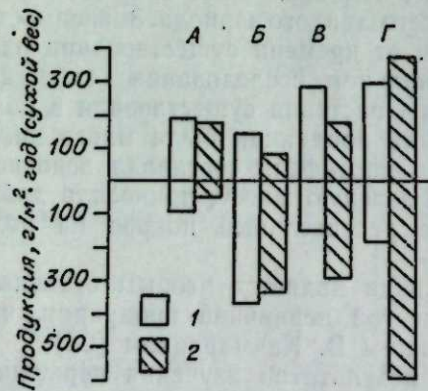
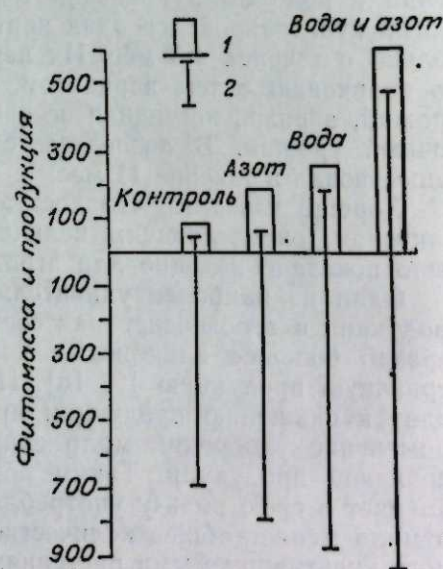


Рис. 1. Чистая продукция травяных экосистем Америки.

1 — целина, 2 — пастбище; А — полупустыня, В — низкотравная, С — смешанная, Д — высокотравная прерия.

Рис. 2. Влияние удобрений и полива на величину чистой продукции и фитомассы низкотравной прерии.

1 — продукция, г/м²·год; 2 — фитомасса, г/м².



на постоянно скашиваемом. Запас же корневой массы в слое почвы 0—20 см достигал 1436 и 1495 г/м² соответственно [30]. Некоторое снижение запаса подземной фитомассы в экосистеме некосимого луга сопровождалось более равномерным распределением корней и корневищ по глубине.

В степях Приазовья (Украинская ССР) максимальный запас зеленой фитомассы равнялся 340 г/м² на целинном участке, 310 — на сенокосном и 157 г/м² — на пастбище, запас живых подземных органов в слое почвы 0—30 см составлял 1621, 1803 и 1850 г/м² соответственно [31].

Изучение чистой первичной продукции в прериях на западе Северной Америки, где она в основном лимитируется доступной влагой, показало, что надземная продукция на пастбищах по сравнению с целинными участками, как правило, немного ниже (рис. 2). Только во влажной высокотравной прерии надземная продукция на пастбище была выше, чем на целине. Чистая же продукция корней была значительно выше на пастбище в высокотравной и смешанной прериях. Если же к продукции корней прибавить продукцию узлов кушения трав, то величина подземной продукции на пастбище окажется выше, чем на целине и в низкотравной прерии [32, 33].

Таким образом, в травяных экосистемах умеренная антропогенная нагрузка понижает, как правило, максимальный запас и продукцию надземной фитомассы, что приводит к компенсаторному увеличению запаса и продукции подземной фитомассы.

В агроэкосистемах человек, выбирая вид культивируемого растения, контролирует распределение органического вещества между надземными и подземными компонентами. Отношение величин надземной продукции к полной меняется (см. табл. 1) от 0,18 (рожь как дополнительный и картофель как основной урожай в Туреве, Польша; картофель в Эстонской ССР) до 0,88 (кукуруза, Миннесота, США).

Сравнение агроэкосистем с травяными показывает, что в агроэкосистемах отношение величины надземной продукции к подземной гораздо выше, что особенно ярко проявляется на зерновых. Это отношение обычно уменьшается, когда ухудшаются почвенно-эдафические условия. Увеличение доли подземной продукции при недостатке воды, питательных элементов или кислорода в почве (а также и при умеренной нагрузке на травостой) наблюдается и в травяных и в агроэкосистемах [34, 35], но ярче проявляется в первых [26].

Увеличение подземной биомассы — это выражение адаптационной реакции растений на стрессовые условия. В основе адаптации лежат физиологические механизмы [36]. Так, например, А. В. Наумов [37] показал, что меньшая скорость дыхания тканей корней по сравнению с тканями надземных органов растений может быть одним из специфических механизмов, стимулирующих большую аккумуляцию органического вещества в корнях.

Итак, чистая первичная продукция удобряемых агроэкосистем близка по своей величине или несколько выше первичной продукции умеренных травяных экосистем. Исключением являются засушливые травяные экосистемы Азии, первичная продукция которых выше (за счет подземной продукции), чем продукция соответствующих агроэкосистем. В листопадных и хвойных лесах умеренного пояса чистая первичная продукция выше, чем в удобряемых агроэкосистемах, и близка к продукции удобряемых агроэкосистем. Применение удобрений в агро- или травяных экосистемах приводит к увеличению продукции тех компонентов, которые использует человек или домашние животные, в гораздо большей степени, чем к увеличению полной чистой продукции. Пастыба домашних животных в природных травяных экосистемах (без

пастбищной перегрузки) может даже увеличивать полную чистую продукцию в условиях хорошего увлажнения, но, как правило, уменьшает ее в полуаридных и аридных условиях.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Несмотря на наличие большого количества публикаций о биомассе и продукции индивидуальных видов или групп организмов, имеется очень мало количественных данных, характеризующих полностью одну экосистему по следующим параметрам: 1) биомасса и полная продукция (надземная и подземная) всей совокупности продуцентов, включая культивируемые растения, сорняки, мхи и т. д.; 2) биомасса консументов, включая микро-, мезо- и макрофауну почвы, почвенных беспозвоночных, все группы позвоночных животных, а также деструкторов — бактерий, актиномицетов и грибов; 3) масса мертвого органического вещества почвы (растительные остатки и гумус).

В статье анализируются те немногие комплексные результаты, которые получены на стационарах Международной биологической программы (табл. 3). Многолетние данные о всех отдельных блоках органического вещества имеются только для агроэкосистем Польши (Турев) и пастбищных и целинных участков прерий в США (Колорадо). Достаточно полные данные (исключая микроорганизмы и простейшие) были получены для луговых степей и агроэкосистем СССР (Русская равнина, Курск).

Таблица 3

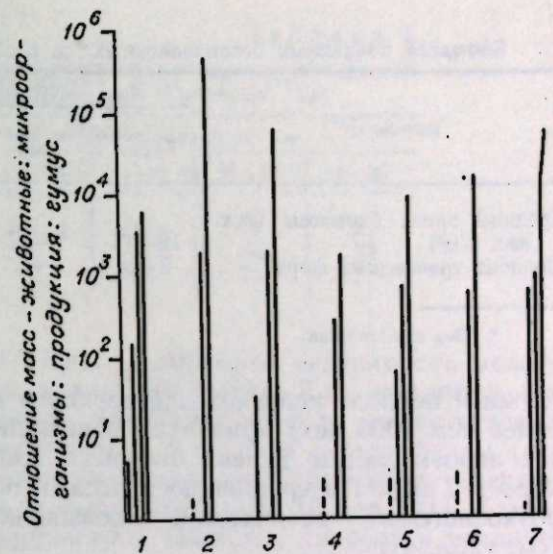
Примеры распределения органического вещества (сухой вес) в различных экосистемах

	Агроэкосистема		Степь		Прерия (США)		
	рожь—картофель (Турев, Польша)	пшеница (Курская область)	луговая (Курская область)	пустынная (США)	низкотравная	смешанная	высокотравная
Продукция, г/м ² ·год							
Продукция:							
полная	1052—1645	2050	1240	282	745	583	882
надземная	292—1008	1000	520	186	138	279	290
подземная	232—1347	1050	720	96	607	304	592
Консументы (запас), г/м ²							
Беспозвоночные	0,1	0,03	1,0	0,126	0,028	0,19	0,39
напочвенные	5,6	1,7*	32,2*	1,14*	1,563	3,348*	0,573*
почвенные							
Позвоночные	0,2	0,04**	0,2**	0,046	0,052	0,01	0,082
суммарная зоомасса	5,9	1,8	33,4	1,312	1,343	3,548	1,045
микроорганизмы	158,0	Не опр.	Не опр.	Не опр.	67	Не опр.	635
Гумус (запас), г/м ²							
Слой, см							
0—30	1890,0	20 080	22 000	—	Не опр.	Не опр.	Не опр.
30—100	2550,0	27 390	37 340	—	—	—	—
0—100	4440,0	47 470	59 340	1800	8555	14933	47 0

* Без простейших.
** По предварительным расчетам биомасса позвоночных в доагрикультурный период оценивается в 1 г/м².

Рис. 3. Отношение величин масс животных — микроорганизмы — продукция — гумус в агро- и травяных экосистемах.

1 — рожь — картофель, Польша, 2 — пшеница, СССР; 3 — луговая степь, СССР; 4 — полупустыня, США; 5—7 — низкотравная, смешанная и высокотравная прерии, США.



Максимальный запас органического вещества сосредоточен в гумусе. Известно, что накопление гумуса в наибольшей степени происходит в травяных экосистемах. Процесс аккумуляции лучше всего выражен в черноземах.

Когда природные почвы превращаются человеком в культивируемые, то как правило, наблюдается уменьшение запасов гумуса, связанное с увеличением скорости минерализации органического вещества, с уменьшением входа растительных остатков в почву и с ветровой и водной эрозией почв. В свою очередь, потери гумуса приводят к ухудшению условий питания растений, к уменьшению водоудерживающей способности почвы, к снижению почвенного плодородия. Содержание гумуса особенно низко в агроэкосистемах, которые заместили леса и культивируются уже очень долгое время. Так, например, в почвах агроэкосистем Турева, чьими предшественниками по меньшей мере 1000 лет назад были смешанные (дубово-сосновые) или дубовые леса, содержание органического углерода в пахотном слое составляет всего 0,5%. Около 45% всего органического углерода почвы представлено стабильными химическими веществами — гуминами [38]. Это обстоятельство является косвенным указанием на высокую степень минерализации растительных остатков в почвах агроэкосистем.

Общая биомасса животных, даже включая простейшие, очень низка по сравнению с массами продуцентов, микроорганизмов и гумуса (рис. 3). Данные по крайней мере по трем компонентам во всех представленных экосистемах показывают, что отношение биомасса животных — биомасса микроорганизмов — первичная продукция — масса гумуса составляет около 1:10:100:1000*. Таким образом, консументы (животные и микроорганизмы) органического вещества, которые контролируют минерализацию, обладают очень малой биомассой по сравнению с контролирующими компонентами (вход органического вещества в почву и гумус). Консументы, в особенности микроорганизмы, могут выполнять свои функции деструкторов благодаря очень короткому времени оборота их биомассы и высокой метаболической активности.

В агроэкосистемах биомасса животных значительно ниже, чем в лесных или травяных экосистемах (табл. 4). Ландшафты около Турева покрыты листовыми или смешанными лесами. Биомасса почвенной фауны (без простейших) в таких лесах колеблется от 18 до 40 г/м² (данные М. С. Гилярова и Ю. И. Чернова [39], пересчитанные нами на сухой вес). Сегодня в почвах Турева найдено около 2,6 г/м² биомассы почвенной фауны, исключая простейшие [41]. Таким образом, дли-

* Авторы понимают некоторую некорректность сопоставления запасов, измеряемых в г/м², и продукции, измеряемой в г/м²·год, однако считают полезным привести эти соотношения, поскольку именно величина чистой первичной продукции в значительной мере определяет запасы микроорганизмов, животных и гумуса почвы.

Таблица 4
Биомасса почвенных беспозвоночных* в различных экосистемах [17, 39, 40]

Параметр	Леса			Травяные экосистемы	Агроэкосистемы
	лиственные	смешанные	хвойные		
Средний запас биомассы (сух. вес, г/м ²)	18—45	9—12	5,4—9	1,3—9 12—16	1,7—2,6 5—15
Процент травоядных форм	2—3	—	—		

* Без простейших.

тельный период сельскохозяйственного возделывания почв (вероятно, более чем 1000 лет) привел к уменьшению биомассы животных. В случае агроэкосистем Турева биомасса животных уменьшилась по крайней мере в 7 раз. По сравнению с лесами в травяных экосистемах и в агроэкосистемах значительно повышена доля травоядных форм (см. табл. 4).

Приведенные результаты показывают, что природные экосистемы аккумулируют органическое вещество в течение длительного времени; накопление органического вещества в травяных экосистемах происходит в почве, а в лесных — в биомассе деревьев. Почвенные резервы органического вещества наиболее высоки в гумидных естественных экосистемах (луговая степь Курска и высокотравная прерия США). Человек использует эти резервы в сельскохозяйственной деятельности и тем самым уменьшает их. Частично потери запасов накопленного в природной экосистеме органического вещества почв связаны с отчуждением человеком из агроэкосистемы сельскохозяйственной продукции — урожая. Другой важной причиной уменьшения запасов органического вещества может быть изменение трофической структуры сообщества агроэкосистемы.

БАЛАНС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

Величина входа растительных остатков в почву, гумификация которых компенсирует потери гумуса при его минерализации, значительно варьирует под влиянием возделываемой культуры.

Урожай составляет от 20 до 80% общей первичной продукции в зависимости от вида культуры и агротехнических мероприятий, а также от полноты использования растительного материала, употребляемого в различной человеческой деятельности. Таким образом, изменяя вид культивируемого растения (изымается, например, урожай зерна или корнеплодов), человек увеличивает различия в количестве собранного и вынесенного с поля органического вещества, а следовательно, изменяет ежегодный вход органического вещества в почву. Разница в величине этих параметров между отдельными культурами одного и того же сельскохозяйственного поля может быть гораздо большей, чем различия в величинах полной первичной продукции разных агроэкосистем умеренного пояса.

Зависимость между количествами органического вещества, поступающего в почву и минерализующегося в ней, мало изучена. Несомненно, что за длительный период времени между этими величинами устанавливаются прямо пропорциональные отношения. Чем ближе экосистема к стационарному состоянию, тем меньше разница между входом энергии, содержащейся в растительных остатках, ежегодно поступающих в почву, и ежегодной потерей энергии за счет разложения органи-

Таблица 5
Скорости разложения (г/100 г) целлюлозы в черноземных почвах за вегетационный период май — сентябрь [42]

Экосистема	Почвенный слой, см			
	0—10	10—20	20—30	0—30
Луговая степь	53	27	12	29
Культивируемое поле	32	45	42	39
Пар	61	78	74	71

ческого вещества гетеротрофами. Однако линейная зависимость между входом и выходом соблюдается далеко не всегда. Так, например, на поле ржи входу энергии, равному 1882 ккал/м²·год, соответствовал выход энергии, равный 2498 ккал/м²·год, а на поле с картофелем (основная культура) и рожью (дополнительная культура) входу энергии в 6088 ккал/м²·год соответствовал выход 3957 ккал/м²·год [41]. Таким образом, увеличение входа органического вещества привело к увеличению гетеротрофного дыхания, однако отношение между величинами этих параметров различно в двух изученных ситуациях.

Сложная и пока малоизвестная связь между входом органического вещества в почву и его минерализацией (не говоря уже о гумификации, количественных оценок для которой мы практически не имеем) является причиной того обстоятельства, что сегодня скомпенсированный баланс органического вещества в почве достигается методом проб и ошибок.

По-видимому, скорость разложения органического вещества выше в агроэкосистемах по сравнению с травяными экосистемами (табл. 5). Скорость разложения в почве пара много выше, чем в почве культивируемого поля. В почве луговой степи скорость разложения стратифицирована и ее значение максимально в самом верхнем слое. В противоположность этому в почвах агроэкосистем стратификация отсутствует.

Уменьшение входа растительных остатков в почву агроэкосистем и вполне вероятное увеличение скорости их разложения (по сравнению с природными экосистемами) приводят к потерям гумуса, накопленного в почвах экосистем до их сельскохозяйственного использования.

Так, например, в пахотных черноземных почвах, культивируемых без добавления органических удобрений, потери гумуса за 30—70 лет составляют от 10 до 25% (табл. 6). Севооборот в харьковском эксперименте включал в себя пар, пшеницу, свеклу, ячмень. Когда в почву

Таблица 6
Влияние сельскохозяйственного использования на запасы гумуса в черноземных почвах [43]

Экосистема	Период культивации	Запас гумуса, г/м ² в слое почвы, 0—30 см	Потери гумуса, г/м ²
Курская область			
Луговая степь	Целина	20 320	—
Пашня без удобрений	67	15 390	4930
Непрерывный пар	16	18 850	1470
Харьковская область			
Степь	Целина	21 870	—
Пашня без удобрений	30	19 280	2590
Пашня с минеральным удобрением (N — 135 кг/га, P — 195 кг/га, K — 60 кг/га) за 4 года ротации	30	20 880	990
Пашня, удобряемая навозом (3300 г/м ²) за 4 года ротации	30	21 470	400

вносили навоз в количестве 3300 г/м² за 4 года (одна полная ротация), запас гумуса в пахотном слое снизился за 30 лет в очень малой степени (около 2%). Потери гумуса максимальны в почве непрерывного пара, где вход органического вещества минимален и осуществляется лишь за счет сорняков, водорослей и мхов.

Изменения запасов гумуса связаны с тем, что минерализация гумуса превышает его образование, а также с водной и ветровой эрозией. Вклад каждого из этих процессов в наблюдаемые изменения не известен. Скорость потерь гумуса — величина варьирующая в достаточно сильной степени; как правило, она обычно выше в первые годы возделывания почв и постепенно падает со временем, хотя система обработки почв оказывает при этом свое влияние [44].

Упрощая структуру агроэкосистемы, человек поддерживает ее на такой функциональной стадии, когда первичная продукция (т. е. количество органического вещества, образуемого в системе за год) много больше, чем разложение органического вещества (т. е. количество органического вещества, потерянного системой при его минерализации за год). Другими словами, агроэкосистемы поддерживаются человеком на функциональной стадии превышения количества энергии, содержащейся в первичной продукции, над количеством энергии, используемой всеми гетеротрофами (дыхание). Эта особенность агроэкосистем определяет экосистемный базис для управления агроэкосистемами со стороны человека. Количество органического вещества, соответствующее разнице между первичной продукцией и гетеротрофным дыханием, может быть безболезненно удалено из агроэкосистемы без повреждающего эффекта.

При изучении общего гетеротрофного дыхания в Туреве найдено, что отношение количества энергии, содержащейся в первичной продукции, к количеству энергии дыхания всех гетеротрофов равно 2,1:1 в поле ржи и 1,7:1 в поле с повторным урожаем ржи после основного урожая картофеля. Такое высокое отношение продукция — дыхание характерно для ранних стадий сукцессий природных экосистем [45]. В природном зрелом лесу отношение количества энергии, содержащейся в первичной продукции, к количеству энергии, используемой на дыхание всей системы гетеротрофов, близко к 1,2:1 [46]. Таким образом, продукция единицы биомассы в таком лесу связана с более высокой потерей энергии, чем в культивируемых полях Турева.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В наземных экосистемах мы наблюдаем три стратегии распределения органического вещества, определяемые скоростями процессов его образования и удаления. В лесах основная часть органического вещества аккумулирована в запасах живой биомассы. Именно в зрелых лесах запас надземной живой биомассы достигает наивысшего значения среди всех наземных экосистем. Наивысшее обилие животных также в лесах [39]. Благодаря сложнейшей структуре растительного покрова леса оказывают наиболее сильное влияние на климатические факторы.

Травяные экосистемы в гораздо большей степени контролируются климатическими факторами, в особенности водой. С окончанием вегетационного сезона почти вся их надземная продукция превращается в мертвое растительное вещество. Накопление надземных растительных остатков оказывает отрицательное влияние на первичную продукцию [47]. Не случайно в травяных экосистемах по сравнению с лесными количество травоядных возрастает, что, по-видимому, является одним из важных механизмов, управляющих процессом роста растений.

Таблица 7

Отношение биомассы млекопитающих к биомассе беспозвоночных (мг сухого веса/м²)

Экосистемы	Млекопитающие	Беспозвоночные	Отношение
Тундра *	1,2	9,2	0,13
Пустыня	2,3	13,5	0,17
Полупустыня *	62,0	14,4	4,3
Сухая степь *	83,1	13,3	5,43
Холодная степь *	37,1	15,0	2,47
Луговая степь *	37,9	21,9	1,73
Степь **	155,1	870	0,18
Влажный луг *	49,5	36,6	1,35
Агроэкосистема ***	192,5	133,3	1,44
Лес **	330	660	0,5

* Альпийские экосистемы [40].
 ** [47].
 *** [48].

В травяных экосистемах биомасса консументов на высоких широтах больше, чем на низких, и больше в аридных, чем в умеренно влажных местообитаниях. Скорости разложения органического вещества микроорганизмами снижаются в сухих и холодных условиях, вследствие чего функция деструкции в значительной мере переходит под контроль беспозвоночных и позвоночных животных. Крупные животные оказывают более интенсивное влияние на растительность, чем беспозвоночные, и в связи с этим доминируют над ними в травяных экосистемах (табл. 7). Среди позвоночных особую роль играют копытные, влияющие на видовой состав растительного покрова [49, 50].

Травяные экосистемы отличаются значительными запасами и высокой продукцией подземных органов [26, 51]. Постоянное сохранение определенного фонда живой фитомассы в почве необходимо сообществу с ежегодно отмирающей надземной фитомассой. Быстрые процессы трансформации большого количества растительных остатков при медленных процессах минерализации гумуса приводят к образованию огромных запасов органического вещества в почвах (особенно черноземных) травяных экосистем.

Как в лесных, так и в травяных экосистемах отношение количества энергии, запасенной в первичной продукции, к количеству энергии, потерянной в результате дыхания гетеротрофов, изменяется в течение сукцессии экосистем и достигает единицы (т. е. равенства входа и выхода) в климаксовых экосистемах [45].

Агроэкосистемы являются такими экосистемами, которые благодаря деятельности человека сохраняются в стадии развития, сходной с ранней сукцессионной, т. е. такой, при которой количество энергии, запасенной в первичной продукции, значительно выше энергии, потерянной в результате дыхания всего комплекса гетеротрофов [52]. Человек упрощает структуру органического вещества в агроэкосистемах для того, чтобы получить максимальный выход нужной ему продукции (пища, волокно, древесина и т. п.). В агроэкосистемах по сравнению с природными обилие животных уменьшается, а доля травоядных среди них возрастает. В сообществе микроорганизмов преобладают бактерии. Вход растительного органического вещества в почву ниже,

чем в природных экосистемах, а интенсивность его разложения возрастает.

Для длительного сохранения плодородия агроэкосистем необходим скомпенсированный баланс органического вещества. При современных способах ведения хозяйства баланс органического вещества обычно не учитывают. Если же мы хотим сохранить и повысить плодородие наших агроэкосистем, то мы должны знать структуру этого баланса и учитывать ее в практической сельскохозяйственной деятельности.

Колорадский государственный университет,
Форт Коллинз, Колорадо, США
Институт экологии ПАН, Познань, Польша
Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск
Институт географии АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
8/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Pimentel D., Hurd L. E., Bellotti A. C. e. a. Food production and the energy crisis.— *Science*, 1973, 182, p. 443—449.
2. Loucks O., Ryszkowski L. Report on an international programme for analysis of agroecosystems. INTECOL Working Group on Agroecosystems. 1976. 14 p.
3. Iwaki H. Comparative productivity of terrestrial ecosystems in Japan with emphasis on the comparison between natural and agricultural systems.— In: Proc. of the First Intern. Congress of Ecology. Pudoc, Wageningen, 1974, p. 40—45.
4. Herbich M. Primary production of a potato field.— *Ekol. Pol.*, 1969, 17, p. 73—86.
5. Herbich M. Primary production of a rye field.— *Ekol. Pol.*, 1969, 17, p. 343—350.
6. Wojcik Z. Productivity of sandy ryefield.— *Ekol. Pol.*, 1973, 21, p. 340—357.
7. Kukielska C. Studies on the primary production of the potato field.— *Ekol. Pol.*, 1973b, 21, p. 109—115.
8. Kukielska C. Primary productivity of crop fields.— *Bull. Acad. Polon. Sci.*, 1973b, 21, p. 109—115.
9. Kukielska C. The effect of fertilization on the primary production of rye and potato fields.— *Pol. Ecological Studies*, 1975, 1, p. 17—26.
10. Lieth H. Modeling the primary productivity of the world. In: Primary productivity of the biosphere. N. Y., Springer-Verlag, 1975, p. 237—263.
11. Янушене В. Ю. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в некоторых лесных и полевых биогеоценозах на дерново-подзолистых почвах Литовской ССР. Автореф. канд. дис. Каунас, 1975. 48 с.
12. Кылли Р., Киви Э. Динамика фитомассы и зольного состава сельскохозяйственных культур.— *Сб. научн. трудов Эстон. с.-х. акад.*, т. 92. Тарту, 1974, с. 65—119.
13. Gray J. R., Lawrence D. B., Pearson L. C. Primary production in some Minnesota terrestrial communities for. 1957.— *Oikos*, 1959, 10, p. 38—49.
14. Шагохина Н. Г. Сравнительный анализ продукционного процесса в фитоценозе луговой степи и посевах пшеницы на обыкновенных черноземах Барабы.— *Почвоведение*, 1979, № 2, с. 96—107.
15. Шахотина Н. Г., Тихомирова Н. А. Баланс растительного органического вещества и элементов питания в агроценозах пшеницы на обыкновенных и оподзоленных черноземах Западной Сибири.— *Изв. СО АН СССР*, 1979, настоящий номер журнала.
16. Pasternak D. Primary production of field with winter wheat.— *Ekol. Pol.*, 1974, 22, p. 369—378.
17. Злотин Р. И. Сравнение почвенных биоценозов некоторых естественных сельскохозяйственных угодий средней лесостепи.— В кн.: Синантризация и domestикация животного населения. М., ИГАН, 1969, с. 94—97.
18. Кашкарова В. П. Структура и продуктивность фитомассы посевов ячменя.— В кн.: Биота основных геосистем центральной лесостепи. М., ИГАН, 1976, с. 137—161.
19. Ovington J. D., Heitkamp D., Lawrence D. B. Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in Central Minnesota.— *Ecology*, 1963, 44, p. 52—63.
20. Gray J. R. Root production and the estimation of net productivity.— *Can. J. Bot.*, 1963, 41, p. 65—72.
21. Kukielska C. Produkcja pierwotna pól uprawnych. *Zeszyty.— Nauk. Inst. Ekologii*, 1972, 5, p. 165—168.
22. Loomis R. S., Gerakis P. A. Productivity of agricultural ecosystems.— In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1975, p. 145—172.
23. Whittaker R. H., Likens G. E. The biosphere and man.— In: Primary productivity of the biosphere. N. Y., Springer-Verlag, 1975, p. 305—328.
24. Golley F. B. Energy flux in ecosystems.— In: Ecosystem Structure and Function. Oregon State Univ. Press., 1972, p. 69—90.
25. Olson J. S. Carbon cycles and temperate woodlands. In: Analysis of temperate forest ecosystems. N. Y., Springer-Verlag, 1970, p. 226—241.
26. Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск, Наука, 1977, 219 с.
27. Lauenroth W. K. Grassland primary production.— In: Perspectives in grassland ecology. N. Y., Springer-Verlag, 1979.
28. Kaczmarszyk W. Analysis of pluviometrical conditions in Middle Wielkopolska and relationships between primary production and meteorological characteristics.— *Pol. Ecol. Studies*, 1976, 2, p. 35—42.
29. Гуричева Н. П., Демина О. М., Козлова Г. И. и др. Продуктивность луговых сообществ.— В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1. Л., Наука, 1975, с. 96—128.
30. Игнатенко И. В., Кириллова В. П. Изменение общих запасов растительной массы при различных режимах использования мелкозлаково-разнотравных сообществ.— В кн.: Геоботаника, т. XVIII. Л., Наука, 1970, с. 206—213.
31. Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В. Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М., Наука, 1975. 108 с.
32. Sims P. L., Singh J. S. Comparative structure and function of ten western North American grasslands. II. Intraseasonal dynamics in primary producer compartments.— *J. Ecol.*, 1978a, 66, p. 547—572.
33. Sims P. L., Singh J. S. Comparative structure and function of ten North American grasslands. III. Net primary production, turnover, and efficiencies of energy capture and water use.— *J. Ecol.*, 1978, 66, p. 573—597.
34. Eddowes M. Podstawy hodowli roślin PWiRL. Warszawa, 1972. 178 p.
35. Kukielska C. Studies on the underground parts of land plants and the effect of the habitat on root formation.— *Wiadomosci Ekol.*, 1974, 20, p. 240—263.
36. Davidon R. L. Effects of soil nutrients and moisture on root-shoot ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L.— *Annales of Botany*, 1969, 33, p. 571—578.
37. Наумов А. В. О роли дыхательного газообмена в продуктивности естественных и культурных фитоценозов.— *Экология*, 1978, № 1, с. 19—26.
38. Golebiowska J., Margowski Z., Ryszkowski L. An attempt to estimate the energy and matter economy in agrocenoses.— In: Ecological effects of intensive agriculture. Warszawa, Pol. Sci. Publ., 1974, p. 19—40.
39. Гиляров М. С., Чернов Ю. И. Почвенные беспозвоночные в составе сообщества умеренного пояса.— В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1, Л., Наука, 1975, с. 218—241.
40. Злотин Р. И. Жизнь в высокогорьях. М., Мысль, 1975. 238 с.
41. Golebiowska J., Ryszkowski L. Energy and carbon fluxes in soil compartments of agroecosystems.— In: Soil organisms as components of ecosystem. Stockholm, Ecol. Bull., 1977, 25, p. 274—283.
42. Злотин Р. И., Чукашова А. В. Скорость разложения клетчатки как показатель интенсивности микробиологических процессов в лесостепных экосистемах.— В кн.: Материалы экспериментального исследования на стационарах. Иркутск, 1977, с. 213—216.
43. Лаврентьев В. В. Мобилизация азота гумуса в черноземных почвах Европейской части СССР.— В кн.: Органическое вещество целинных и освоенных почв. М., Наука, 1972, с. 142—182.
44. Афанасьева Е. А. Черноземы Средне-Русской возвышенности. М., Наука, 1966. 224 с.
45. Odum E. P. Fundamentals of ecology. Philadelphia, Saunders, 1971. 574 p.
46. Peden D. G., Van Dyne G. M., Rice R. W., Hansen R. M. The trophic ecology of *Bison bison* L. on shortgrass plains.— *J. Appl. Ecol.*, 1974, 11, p. 489—498.
47. Злотин Р. И., Ходашева К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М., 1974. 200 с.
48. Ryszkowski L. Wplyw intensyfikacji rolnictwa na faune. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych*, Warszawa, 1978.
49. Clements F. E., Shelford V. E. Bioecology. J. Wiley, N. Y., 1939.
50. Woodwell G. M., Whittaker R. H. Primary production in terrestrial communities.— *Amer. Zool.*— 1968, 8, p. 19—30.
51. French N. R., Steinhorst R. K., Swift D. M. Grassland biomass trophic pyramids.— In: Perspectives in Grassland Ecology. Springer-Verlag, N. Y., 1979.
52. Ryszkowski L. Energy and matter economy of ecosystems.— In: Hague, Junk, 1975, p. 109—126.

COMPARISON OF ORGANIC MATTER STRUCTURE
IN DIVERSE ECOSYSTEMS

The distribution of organic matter is a fundamental characteristic of ecosystems. Organic matter of primary producers, animals, soils, and, where possible, microorganisms was compared for selected temperate zone ecosystems (forests, grasslands, and agroecosystems) of Poland, the United States, and the Union of Soviet Socialist Republics. Annual net primary production varies by a factor of three among these ecosystems. The ratio of biomass of animals to microbial biomass, to primary production, to humus is 1 : n 10 : n 100 : n 1000. When compared with adjacent grasslands or forests, agroecosystems show lower biomass of animals, but a higher percentage of herbivorous forms. The balance of organic matter is important to production in agroecosystems.

УДК 631.48.481

Н. Г. ШАТОХИНА, Н. А. ТИХОМИРОВА

БАЛАНС РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
И ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ В АГРОЦЕНОЗАХ ПШЕНИЦЫ
НА ОБЫКНОВЕННЫХ И ОПОДЗОЛЕННЫХ ЧЕРНОЗЕМАХ
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Цель данной работы — изучение продукционного процесса и особенностей круговорота химических элементов в посевах яровой пшеницы в районах с отличающимися почвенно-климатическими условиями и оценка изменений, возникающих в балансе органического вещества и элементов питания при внесении минеральных удобрений.

Исследования проводили в лесостепной зоне в Барабинской низменности (стационар «Карачи») и в Приобье, в Присалаирской равнине (совхоз «Искитимский»).

Климатические характеристики районов исследований: R — около 24 ккал/см² за вегетационный период, $\Sigma t > 10^\circ$ — 1900—1950°С; количество осадков в Барабе — 350—400, в Приобье — 400—450 мм в год. Условия рельефа и водно-физические свойства почв Приобья благоприятствуют более полному усвоению осадков. Запасы продуктивной влаги здесь выше (на начало сева — 140—150 мм в метровом слое против 110—115 мм в Барабе). Для обоих районов характерны засухи (в Барабе — 2—3 за 10 лет, в Приобье — 1—2 за 10 лет). Почвы опытных участков черноземные: в Барабе — черноземы обыкновенные, в Приобье — оподзоленные. Общие свойства их близки. Это среднесуглинистые малогумусные черноземы малой (Бараба) или средней (Приобье) мощности, содержание гумуса в пахотном слое — 5,0—5,6%, валового N — 0,23—0,30%. Для черноземов обыкновенных характерно низкое содержание подвижного P (≈ 75 мг/кг) и высокое — обменного K (270 мг/кг); для оподзоленных черноземов, наоборот, — высокое содержание подвижного P (220—350 мг/кг) и меньше K (≈ 200 мг/кг).

Объектом исследования служил посев пшеницы сорта Мильтурум 553 на различных полях севооборота. В Барабе в 1968—1971 гг. пшеница высевалась после зерновых, в 1972 г. — после пара, удобрения не вносились. В Приобье в 1974 г. пшеница высевалась после клевера, в 1975 г. — после пшеницы. Изучалось два варианта: без удобрений и с удобрениями (N 60, P 60, K 75 кг/га).

Для изучения продукционного процесса и круговорота химических элементов использовали методики А. А. Титляновой [1, 2], основанные на балансовом методе. Баланс растительного вещества включал величины: а) продукции надземных и подземных органов пшеницы и сорняков, б) отмирания растений и их органов, в) отчуждения из агроценоза с урожаем, г) поступления оставшегося растительного вещества в фонд мертвых остатков, д) разложения последних. В круговороте химических элементов учитывали три составляющие: потребление растениями из почвы, отчуждение с урожаем, освобождение при разложении растительных остатков.

Продукционный процесс в агроценозах имеет ряд специфических особенностей по сравнению с таковым в естественных биогеоценозах (БГЦ), расположенных в тех же местообитаниях [3, 4]. Среди основных отличий — величина первичной продукции (в агроценозах она ниже), соотношение продукции надземных и подземных органов растений (в естественных БГЦ в пользу подземных, в агроценозах — надземных) и количество растительного вещества, поступающего на восполнение почвенного плодородия (в агроценозах более низкое). Последнее отличие усиливается тем, что в агроценозах значительное количество растительного вещества отчуждается с урожаем и изымается из оборота.

В исследуемых агроценозах наблюдалась сходная динамика нарастания и отмирания как надземной, так и подземной растительной массы. Образование растительного вещества протекало в течение 80—85 дней от всходов до молочно-восковой спелости. Отмирание отдельных надземных (часть листьев, неколосонные побеги) и подземных органов пшеницы наблюдалось с конца фазы кушения. Часть отмершего материала в течение сезона разлагалась. В результате наложения процессов прироста, с одной стороны, и разложения — с другой, первичная продукция превосходила запас фитомассы в период полной спелости зерна в агроценозах Барабы на 20—30%, в агроценозах Приобья на 5—10%.

Первичная продукция во всех исследуемых агроценозах очень близка ~ 11 т/га·год, из них продукция корней составляла 3,0—3,6 т/га·год (табл. 1). Максимальная скорость продуцирования (15—22 г/м²·сут) отмечалась в один период — в фазу трубкования и лишь в прохладном 1972 г. (Бараба) — в два периода: в фазу трубкования и в фазу налива зерна (16 и 22 г/м²·сут, соответственно). В эти же периоды отмечался

Таблица 1
Баланс растительного органического вещества в агроценозе (т/га за сезон)

Статьи баланса	Обыкновенный чернозем без удобрений			Оподзоленный чернозем, среднее* за 1974—1975	
	1969	1972	среднее за 1968—1972	без удобрений	с удобрениями
Запас в агроценозе до посева	7,12	5,95	6,34	7,27	7,17
Продукция	6,80	13,71	10,90	10,53	11,31
надземные органы	3,80	10,61	7,90	6,89	7,87
подземные органы	3,00	3,10	3,00	3,64	3,44
Разложилось**	3,10	3,80	2,70	2,41	3,03
Удалено из агроценоза	2,12	7,44	5,32	5,34	6,38
зерна	0,47	2,44	1,77	2,28	2,44
полова+ солома+ листья	1,65	5,00	3,55	3,06	3,94
Осталось в агроценозе	8,70	8,42	9,22	10,05	11,05
поживные и корневые остатки	3,30	3,92	3,68	3,94	4,30
мертвые остатки прошлых лет	5,40	4,50	5,54	6,11	6,85

* Продукция подземных органов определена по данным только 1975 г.

** Отмерших в течение сезона органов растений и мертвых остатков прошлых лет.

Характеристика круговорота химических элементов в агрофитоценозе (средние данные)

Показатель	Обыкновенный чернозем			Оподзоленный чернозем					
	без удобрений			без удобрений			с удобрениями		
	N	P	K	N	P	K	N	P	K
Запасы в фазу полной спелости, кг/га	230,6	24,7	90,7	204,8	31,7	72,8	259,4	34,8	86,2
В том числе:									
Фитомасса	127,6	16,9	50,7	109,4	21,5	55,1	148,4	22,9	65,7
зерно	54,2	7,0	7,4	55,5	9,6	8,7	70,7	10,6	10,2
полова+солома+									
сорняки	54,0	7,2	29,8	27,3	8,6	36,9	44,8	7,7	45,6
корни	19,4	2,7	13,5	26,6	3,3	9,5	32,9	4,6	9,9
Мертвые остатки в почве	103,0	7,8	40,0	95,4	10,2	17,7	111,0	11,9	20,5
Процесс, кг/га·сезон:									
Потреблено	117,0	22,2	96,0	117,8	23,1	80,3	152,5	26,1	101,8
Отчуждено	77,0	10,6	16,0	72,6	14,8	34,1	94,3	15,3	41,6
Возвращено в почву из потребленного	40,0	11,6	80,0	45,2	8,3	46,2	58,2	10,8	60,2
Поступило в почву при разложении мертвых остатков прежних лет	15,1	1,2	6,0	18,1	1,9	3,4	5,2	0,6	1,0

максимальный прирост массы надземных органов. Наибольшая доля продукции в подземной сфере (60—70%) сформировалась в фазу цветения, незначительный прирост корней прослеживался до конца цветения и после молочно-восковой спелости зерна.

Несмотря на близкую продукцию, соотношение выделенных фракций растительного вещества в агроценозах различно, что обуславливалось различиями экологических условий. Последние в Приобье более благоприятны, амплитуда сезонных и многолетних колебаний меньше, чем в Барабе. В связи с этим урожай и доля зерна в общей продукции агроценоза в Приобье выше, многолетние изменения продукции менее существенны. Продукция в Барабе в годы исследований изменялась в два раза (от 6,8 до 13,7 т/га·сезон), урожай зерна — в 5 раз (от 0,47 до 2,60 т/га), доля зерна в общей продукции — в 3 раза (от 7 до 21%). В Приобье продукция в неудообренном агроценозе колебалась в 1,5 раза, в удобренном — в 1,1 раза; урожай зерна в первом агроценозе изменялся почти в 2 раза, во втором — в 1,2 раза. Следовательно, применение удобрений не столько повышало урожай зерна и продукцию, сколько делало их стабильнее.

С урожаем удалялось из агроценозов без удобрений около 50% продукции, при этом с зерном в Барабе удалялось 1,77, в Приобье — 2,28 и 2,44 т/га растительного вещества. За счет оставшейся в поле продукции пополнялись запасы мертвых растительных остатков в почве. В агроценозе без удобрений в Барабе оставалось 5,5, в Приобье — 5,2 и в агроценозе с удобрениями — 4,9 т/га за сезон растительного вещества, из них с пожнивными и корневыми остатками после уборки урожая — около 3,7; 3,9 и 4,3 т/га соответственно. Остальное количество растительного вещества поступало с отмершими в течение сезона растениями (пшеница+сорняки) и их органами. Эта величина была наибольшей в агроценозах Барабы (1,9 против 0,6 т/га в агроценозе с удобрениями). Столь значительное количество отмершего материала мы объясняем резко меняющимися условиями среды, что вызывает быстрый прирост и отмирание отдельных органов и целых растений. Имеет значение особенность данного сорта пшеницы — его высокая кустистость.

Поступившие в почву растительные остатки разлагаются, часть из них минерализуется до CO_2 , другая часть участвует в образовании гумуса. В среднем ежегодно в агроценозах Барабы разлагалось растительного вещества 5,5 т/га, в агроценозах Приобья без удобрений — 5,2 и с удобрениями — около 7,0 т/га, из них в течение вегетационного сезона — 2,7; 2,4 и 3,0 т/га соответственно. Остальное количество разлагалось в осенне-зимне-весеннее время. Весной перед севом запасы растительных остатков были ниже, чем осенью после уборки урожая. В агроценозах Барабы весенние и осенние запасы растительных остатков меньше, чем в агроценозах Приобья, что обусловлено различной интенсивностью их разложения, а также особенностями севооборотов. Показатели табл. 2 характеризуют круговорот химических элементов в исследуемых агроценозах. Общие запасы элементов питания в фазу полной спелости составляли: N — 230,6—259,6 кг/га, P — 24,7—34,8 и K — 72,8—86,2 кг/га. Из них большая доля содержалась в фитомассе: N — 53—57%, P — 65—70%, K — 56—76%. Остальное количество элементов находилось в мертвых растительных остатках.

Характерные особенности сравниваемых агроценозов обусловлены различиями экологических условий. В агроценозе с удобрениями запасы элементов питания во всех фракциях растительного вещества (исключая содержание K в мертвых растительных остатках) были наиболее высокими. В агроценозах Барабы из-за низкого содержания подвижного фосфора в черноземах запасы P значительно ниже, чем в агроценозах Приобья. Отмечены различия в содержании калия и азота. В агро-

ценозах Приобья азот более полно реутилизировался из надземных органов и максимально концентрировался в зерне, поэтому содержание его в побочной продукции (солома, листья, сорняки) здесь было ниже, чем в Барабе.

Калий имел большую мобильность в агроценозах Барабы. После фазы налива зерна K интенсивно вымывался осадками, выделялся через корни, переходил в почву с отмершими органами растений, в результате его запасы в фитомассе во время полной спелости зерна здесь меньше, чем в Приобье. Однако в корнях и мертвых растительных остатках в Барабе запасы K выше, что, вероятно, связано с обогащенностью обыкновенных черноземов подвижным калием.

Количество потребляемых в течение сезона элементов питания в агроценозах без удобрений было близко (N — 117, P — 22—23 и K — 80—91 кг/га), но значительно меньше, чем в агроценозе с удобрениями, где оно равнялось 153, 26 и 102 кг/га соответственно. На формирование зерна во всех агроценозах расходовалось примерно равная доля элементов питания (N — 45%, K — 10 и P — 35—40% от количества, потребляемых за сезон).

Удалось из агроценозов с урожаем около 70% потребленного N, 50% P и 20% K, остальная доля элементов питания оставалась в агроценозах. В абсолютном выражении величины отчуждения N и P из агроценозов без удобрений почти равны (73—77 и 11—15 кг/га соответственно), величины отчуждения K различны: в Приобье калия выносилось в 2 раза больше, чем в Барабе. Из агроценоза с удобрениями отчуждалось N на 30 и K на 20% больше по сравнению с неудообренным, вынос P был почти одинаков.

В течение сезона вегетации при разложении мертвых растительных остатков освобождалось незначительное количество элементов питания: в агроценозах без удобрений N 13—18%, K и P — 4—8% от потребляемого за сезон, в агроценозе с удобрениями — лишь 1—3%.

Следовательно, ежегодно из агроценозов отчуждалось до 60% образуемого растительного вещества и с ним около 70% потребляемого N, 50% P и 20% K, это создавало дефицит элементов питания и сни-

Т. А. ПУЗАНОВА, В. В. КУЗЬМИЧЕВ

ВЫЧИСЛЕНИЕ ЗАПАСОВ СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ В МОЛОДНЯКАХ СОСНЫ

Для определения объема древесного ствола важнейшим показателем наряду с диаметром и высотой является его форма. Она заметно меняется с возрастом, что объясняется разной скоростью роста дерева в высоту и по диаметру [1].

Вычисление запасов стволовой древесины в молодняках Минусинских боров по формуле объемов стволов

$$v = ad^b h^c, \quad (1)$$

где показатели a , b и c вычислены для более старых древостоев, ведет к значительным погрешностям.

Н. Т. Смирнов [2] и В. И. Рубцов [3] указывают, что сосна в культурах отличается высоким коэффициентом формы, т. е. большей полнодревесностью, меньшим сбегом стволов и при одинаковой высоте и сумме площадей сечений дает большие запасы древесины, чем сосновые насаждения естественного происхождения. В то же время В. С. Моисеев [1] отмечает, что у культур и естественных молодняков при одинаковых условиях местообитания, средней высоте, густоте и более или менее равномерном размещении деревьев по площади относительный сбеги стволов практически одинаковы.

В связи с противоречивостью мнений была поставлена задача проверить формулы вычисления объемов стволов в молодняках для уточнения запасов с определением достоверности различий объемов деревьев при одинаковых высоте и диаметре на высоте груди в естественных молодняках и культурах.

Наиболее разработан математический аппарат для выявления достоверности различий уравнений прямых линий. Поэтому больший интерес представляют следующие уравнения, в которых взаимосвязь видового диаметра и диаметра на высоте груди выражается уравнением прямой линии.

Для вычисления объема ствола Е. П. Смолоногов [4] и J. Wolf [5] используют формулу

$$v = \frac{\pi}{4} (a - bd_{1,3})^2 h = \frac{\pi}{4} hd_x^2, \quad (2)$$

где «скользящий» диаметр $d_x = d_{1,3} / f = a + bd_{1,3}$. А. С. Головачев [6] рекомендует формулу

$$v = (0,608 + 0,883d_{1,3} + 0,320d_{1,3}^2) h = \frac{\pi}{4} d_x^2 h. \quad (3)$$

В. С. Моисеев [1] применяет формулу

$$v = \frac{\pi}{4} d_{1,3} (a_1 + bd_{1,3}) h = \frac{\pi}{4} d_{1,3} d_x h, \quad (4)$$

где видовой диаметр $d_x = d_{1,3} f = a_1 + b_1 d_{1,3}$.

Все эти формулы однотипны.

Формула (3) — частный случай формулы (2) при $a = 0,8807$ и $b = 0,6385$. Формула (4) также является частным случаем формулы (2), если положить $2ab = a_1$, $b^2 = b_1$, а величиной a^2 пренебречь.

жало плодородие почвы. Для поддержания плодородия необходимо внесение минеральных и органических удобрений. Приведенные нами усредненные характеристики продукционного процесса и круговорота химических элементов в посевах пшеницы на обыкновенных и оподзоленных черноземах соответствуют данным других исследователей [5, 6], полученным в идентичных агроценозах на западносибирских черноземах в других районах.

Таким образом в агроценозах, расположенных в разных почвенно-климатических районах в пределах одной и той же зоны, продукционный процесс и круговорот химических элементов в целом характеризуются близкими величинами. Количество образуемого и отчуждаемого с урожаем растительного вещества, а также количество потребляемых и отчуждаемых элементов питания довольно близко. Однако в Приобье с более благоприятными экологическими условиями урожай и доля зерна в общей продукции выше, разногодичные колебания продукционного процесса меньше, чем в Барабе. Круговорот химических элементов некомпенсированный, так как часть элементов питания ежегодно отчуждается с урожаем. Применение удобрений не столько повышает урожай зерна и общую продукцию, сколько уменьшает их разногодичные колебания, делает круговорот элементов питания более скомпенсированным.

Институт почвоведения и
агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах (методическое руководство). Новосибирск, Наука, 1971. 31 с.
2. Титлянова А. А. Построение баланса химических элементов в травяных биогеоценозах. — Почвоведение, 1974, № 6, с. 96—106.
3. Кашкарова В. П. Структура и продуктивность фитомассы посевов ячменя. — В кн.: Биота основных геосистем Центральной лесостепи. Ред. А. М. Грин. М., 1976. с. 137—161.
4. Шатохина Н. Г., Вагина Т. А. Чистая первичная продукция степных, луговых и болотных фитоценозов. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. II. Новосибирск, Наука, 1976, с. 265—299.
5. Базилевич Н. И. Геохимия почв содового засоления. М., Наука, 1965. 350 с.
6. Олифер В. П. Биологический круговорот на западно-сибирских черноземах. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Ред. Н. И. Базилевич и Л. Е. Родни. Л., Наука, 1971, с. 278—281.

N. G. Schatokhina, N. A. Tikhomirova

PLANT ORGANIC MATTER AND NUTRIENTS BALANCE IN WHEAT AGROCEANOSES ON ORDINARY AND PODSOLIC CHERNOSEMS IN WEST SIBERIA

The yield and grain percentage in total production of wheat agroceanose has been decreased under sharp fluctuations of ecological conditions. Fertilizer application has raised the grain yield and primary production rather than stabilized them and compensated nutrient cycle.

Для определения объемов стволов было выбрано уравнение (2), где «скользящий» диаметр определяется по формуле

$$d_x = \sqrt{\frac{1}{10} \sum_{i=1}^{10} \left(\frac{d_i - d_{i-1}}{2} \right)^2} \quad (5)$$

Исходным материалом послужили данные обмеров 209 модельных деревьев в возрасте от 9 до 24 лет с 15 пробных площадей, заложенных в Минусинских борах. Пробные площади в естественных молодняках заложены в Лугавском лесничестве на месте гари сороковых годов, другие участки естественных молодняков отсутствуют, так как рубок в эти годы не было. Пробные площади в культурах заложены во всех лесничествах с преобладанием в западной части боров (Минусинское и Знаменское лесничества), где больше площадей лесокультурного фонда. Для каждого модельного дерева был вычислен объем ствола и условный («скользящий») диаметр d_x , затем для каждой пробной площади методом наименьших квадратов были вычислены значения параметров a и b . Установлено, что различие этих параметров между отдельными пробными площадями недостоверно и данные были объединены в две группы — естественные молодняки и культуры. Для каждой группы определены параметры a и b . Для естественных молодняков $a=0,378$, $b=0,722$, для культур $a=0,876$, $b=0,652$.

Далее было выявлено, что различие параметров уравнения $d_x = a + b d_{1,3}$ для естественных молодняков и культур носит случайный характер, т. е. различие объемов деревьев при одинаковых высоте и диаметре на высоте груди в естественных молодняках и культурах статистически незначимо. После этого все данные были объединены и найдены параметры для их совокупности ($a=0,683$ и $b=0,665$). По средним для всей совокупности модельных деревьев значениям параметров a и b рассчитаны объемы моделей и сравнены с фактическими. Ошибка в применении этих параметров ко всему материалу составляет 20,4%. Поскольку ошибка получилась большая, была проверена возможность использования уравнения (1), которое применялось для вычисления объемов деревьев в более старших насаждениях.

Методом наименьших квадратов найдены параметры a , b и c для молодняков. Получили значения $a=0,000129$, $b=1,8583$, $c=0,6116$. Ошибка уравнения (1) с этими параметрами применительно ко всему материалу (209 модельных деревьев) составляет 13,9%. После этого сравнивали объемы стволов, получаемые по формулам (1) и (2), с найденными для Минусинских боров параметрами и с объемами представленными таблицами, имеющимися для других районов.

Ввиду различий методик и объема материала целесообразно привести краткие сведения по этим таблицам.

На основании обмеров 374 модельных деревьев, взятых в основном в свежих условиях произрастания в лесостепи Пензенской области, Н. Т. Смирнов [2] рассчитал табличные значения объемов по формуле

$$v = \frac{\pi}{4} d^2 f h; \quad (d \sqrt{f} = \sqrt{\frac{v \cdot 4}{\pi h}}) \quad (6)$$

И. Репшиш и И. Григалюнас [7] составили таблицу объемов стволов на основании обмеров 364 модельных деревьев в возрасте от 6 до 40 лет на 75 пробных площадях в молодняках Прибалтики.

А. И. Бузыкин и Н. Ф. Марышкин [8] получили таблицу объемов стволов путем усреднения значений обмеров модельных деревьев в 10—30-летних молодняках на 30 временных и 10 постоянных пробных площадях в разнотравно-брусничном и бруснично-разнотравном и разно-

травном сосняках Дзержинского, Канского, Тинского лесхозов Красноярского края.

П. П. Изюмский [9] вычислил табличные значения объемов стволов на основании обмеров 785 модельных деревьев (с диаметром на высоте груди от 2 до 25 см) в различных лесорастительных условиях Украинской ССР в разных по возрасту и составу насаждениях по формуле

$$v = ghf; \quad \left(f = 0,449 + \frac{1,065}{h} \right) \quad (7)$$

Н. Н. Соколов [10] свел в таблицу h средние значения объемов стволов, полученные при обмерах 100 модельных деревьев на 8 пробных площадях в возрасте от 20 до 40 лет в сосняках Архангельской области.

На основании обмеров 3000 модельных деревьев на 3 участках мшистых сосняков Бузулукского бора А. А. Хиров и В. М. Невзоров [11] составили таблицу объемов стволов по простой формуле срединного сечения

$$v = gh, \quad (8)$$

где v — объем ствола, m^3 ; g — площадь сечения на половине высоты ствола, m^2 ; h — высота ствола, m .

В. С. Моисеев [1] по данным обмеров 406 модельных деревьев в молодняках сосны Северо-Западного лесорастительного района европейской части РСФСР нашел в уравнении

$$v = \frac{\pi}{4} d_{1,3} (a + b d_{1,3}) h \quad (9)$$

средние значения параметров $a=1,085$, $b=0,437$ и составил таблицу объемов стволов для молодых древостоев.

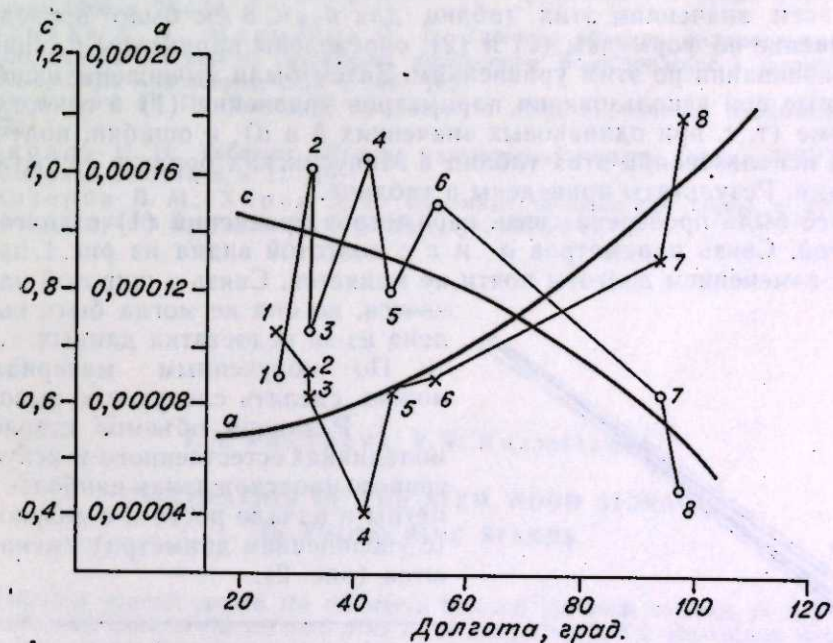


Рис. 1. Зависимость параметров уравнения объема стволов от долготы местности.

1 — Прибалтика, 2 — Северо-Западный район европейской части РСФСР, 3 — Украинна, 4 — Архангельская область, 5 — Пензенская область, 6 — Бузулукский бор, 7 — Минусинские боры, 8 — Приангарье.

Параметры и ошибки выравнивания по уравнениям (1) и (2), ошибки выравнивания в сопоставимой форме и ошибки использования таблиц других районов в Минусинских борах

Район	a	b	c	Ошибки выравнивания, %	Ошибки выравнивания в сопоставимой форме, %	Ошибки использования таблиц других районов в Минусинских борах, %
Северо-Западный район европейской РСФСР	0,000089 0,6340	1,6648 0,6798	0,9975	5,00 3,24	2,56	-9,82 -1,68
Архангельская область	0,000041 0,0399	1,9579 0,7099	1,0243	2,18 2,69	1,50	22,00 22,27
Украина	0,000082 0,3144	2,0002 0,7314	0,7260	3,66 15,08	1,67	8,44 7,69
Пензенская область	0,000084 0,4406	1,8936 0,6934	0,7891	7,68 8,27	4,44	7,48 -6,79
Прибалтика	0,000103 0,4551	1,9652 0,7141	0,6130	13,42 17,08	9,7	-5,80 -4,94
Приангарье	0,000179 0,8215	1,8045 0,6386	0,4521	16,02 26,75	8,49	8,99 -3,39
Бузулукский бор	0,000088 0,5150	1,7589 0,7280	0,9130	8,85 8,08	7,98	-12,18 -7,34
Минусинский бор	0,000129 0,6830	1,8583 0,6650	0,6116			

По всем значениям этих таблиц для $d_{1,3} \leq 8$ см было проведено выравнивание по формулам (1) и (2), определены параметры и ошибки при выравнивании по этим уравнениям. Затем были вычислены ошибки, получаемые при использовании параметров уравнения (1) в сопоставимой форме (т. е. при одинаковых значениях h и d), и ошибки, получаемые при использовании этих таблиц в Минусинских борах в сопоставимой форме. Результаты приведены в таблице.

Далее была проверена связь параметров уравнения (1) с долготой и широтой. Связь параметров a и c с долготой видна из рис. 1, параметр b с изменением долготы почти не меняется. Связь с широтой намечается, но она не могла быть выявлена из-за недостатка данных.

По полученным материалам можно сделать следующие выводы:
1. Различия объемов стволов в молодняках естественного и искусственного происхождения наиболее заметны в начале роста и с возрастом (с увеличением диаметра) уменьшаются (рис. 2).

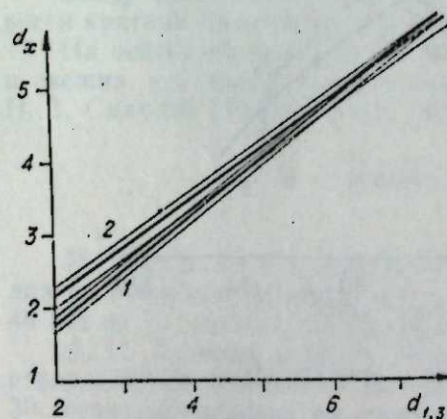


Рис. 2. Различия значений «скользящего» диаметра для естественных молодняков (1) и культур (2) при одинаковых величинах диаметра на высоте груди.

2. Из рассмотренных уравнений наиболее пригодно для выражения зависимости объема деревьев от высоты и диаметра на высоте груди уравнение вида

$$v = ad^b h^c \quad (10)$$

3. Применение таблиц, составленных для других районов, в Минусинских борах будет давать систематическую ошибку в пределах 5—22%, поэтому необходимо применять местные таблицы объемов.

4. Параметры уравнения (1) показывают заметную связь с долготой местности, в которой растут сосновые молодняки.

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

Поступила в редакцию
10/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Монсеев В. С. Таксация молодняков. Л., 1971, с. 34, 40.
2. Смирнов Н. Т. Закономерности роста сосново-березовых молодняков на Южном Урале.— ИВУЗ, Лесной журнал, 1963, № 3, с. 50—53.
3. Рубцов В. И. Культуры сосны в лесостепи. М., Лесная промышленность, 1964. 316 с.
4. Смолоногов Е. П. Особенности хода роста сосняков в бассейне Северной Сосьвы.— В кн.: Вопросы повышения продуктивности лесов. Новосибирск, 1968, с. 200—213.
5. Wolf J. Einfaches Verfahren zur Konstruktion von Lokalmassentafeln für die Fichte.— Acta Univ. agr., 1971, N 1, p. 29—41.
6. Головачев А. С. Новый способ составления объемных таблиц древесных стволов.— ИВУЗ, Лесной журнал, 1967, № 5, с. 64—65.
7. Репинс И., Григалиюнас И. Форма, полндревесность и объем мелких стволов сосны культурного происхождения.— Науч. тр. Литов. с.-х. акад., т. 13, вып. 2. Каунас, 1966, с. 25—30.
8. Бузыккин А. И., Марышкин Н. Ф. Таблицы объемов маломерных стволов сосны, березы и осины из смешанных молодняков. Возобновление и формирование лесов Сибири. Красноярск, 1969, с. 160—165.
9. Изюмский П. П. Таксация тонкомерного леса. М., Лесная промышленность, 1972.
10. Соколов Н. Н. Таблицы объема маломерных стволов сосны.— ИВУЗ, Лесной журнал, 1965, № 6, с. 17—19.
11. Невзоров В. М., Хиров А. А. Объемные таблицы для сосны в культурах I класса возраста Бузулукского бора. Бузулук, 1963. 8 с.

T. A. Puzanova, V. V. Kuzmitchev

CALCULATION OF THE STEM WOOD STORAGE IN YOUNG PINE STANDS

Statistical analysis proved the difference between the stem volumes in the natural pine stands and those in the cultured ones to be insignificant. For the volume determination the formula has been found, that gives the smallest error, and the comparison of the equation parameters has been made for young pine stands in eight points of our country from the Baltic region to the Angara basin.

В. Л. МОРОЗОВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ КРУПНОТРАВЬЯ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

Дальневосточное крупнотравье привлекает внимание исследователей экзотическим видом зарослей, феноменальным ростом гигантских побегов и очень высокой биологической продуктивностью. Географическое распространение крупнотравья на Дальнем Востоке связано с районами северо-восточного побережья Тихого океана (Камчатка, Сахалин, Хоккайдо, Хонсю, Командорские и Курильские о-ва), где сказывается влияние муссонного климата, а в зимний период выпадает большое количество снега. Происхождение крупнотравных группировок в различных ботанико-географических районах окончательно не выявлено [1—3]. Пока нет однозначного ответа на вопрос о генезисе и гигантизме крупнотравных растений в достаточно суровых условиях приокеанической части Дальнего Востока [4—9].

Несмотря на широкое использование естественных зарослей дальневосточного крупнотравья для приготовления силоса, еще не определены производительные возможности этих растений в зависимости от экологических и погодных условий. При эколого-физиологических исследованиях луговой растительности на Камчатке получены сведения о продуктивности крупнотравных лабазниковых группировок (с доминированием *Filipendula camtschatica*)* в трех экотопах (пойма, надпойменная терраса, склон горного увала [10]). Эти материалы дополнены данными для некоторых сообществ сахалинского крупнотравья в условиях оптимального и недостаточного водоснабжения [11, 12]. Японскими экологами определены запасы надземной фитомассы различных группировок крупнотравья в горных районах северной и центральной части о-ва Хонсю [13, 14].

В основу настоящего сообщения положены результаты наблюдений, проведенных автором в южной части п-ова Камчатка (Елизовский, Мильковский, Усть-Камчатский р-ны) и в юго-западной части о-ва Сахалина (Анивский, Невельский и Холмский р-ны). При изучении запасов надземной и подземной фитомассы различных сообществ и их основных представителей (в том числе и доминантов) из разных местообитаний получены новые материалы для оценки продуктивности камчатско-сахалинского крупнотравья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На Камчатке исследовали крупнотравные группировки с доминированием *Angelica ursina*, *Filipendula camtschatica*, *Senecio cannabifolius*, заросли *Heracleum dulce* и *Anthriscus aemula*, встречающиеся в различных местообитаниях (пойма, надпойменные террасы, склоны горных увалов, предгорья). Наиболее благоприятные гидротермические условия отмечены на пойменных экотопах (в долине р. Камчатки, Быстрой, Плотникова) и пологих склонах горных увалов (до высоты 300—400 м над ур. м.). В экотопах надпойменных террас растения произрастают при недостатке почвенного питания и влаги [15]. В условиях предгорий (северные и южные отроги Ганальского и Малкинского хребтов, 400—

600 м над ур. м.) вегетация крупнотравья продолжается 65—70 дней (растения развиваются при постоянном недостатке тепла и ограниченном количестве влаги).

На Сахалине объектами исследований служили крупнотравные сообщества с доминированием *Angelica ursina*, *Filipendula camtschatica*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*, *Petasites amplus*, *Senecio cannabifolius* и заросли *Anthriscus aemula*, произрастающие в условиях влажной поймы (оптимальное водоснабжение) и сухих надпойменных террас (недостаточная водообеспеченность).

Для определения запасов надземной фитомассы травостоев учетные площадки в 1 м² закладывали в 7—14-кратной повторности. Максимальную фитомассу надземных органов растений учитывали в период их наибольшего развития (фазы цветения и плодоношения). Запасы фитомассы в подземных органах определяли методом монолитов с 5—9 учетных площадок в 0,25 м² на глубину проникновения корней (80—100 см на Камчатке и 80—140 см на Сахалине). Годовой прирост подземной фитомассы принимали равным 30% от общего запаса органической продукции в корнях и корневищах [16]. Учитывая биоморфологические особенности доминантов крупнотравных сообществ, можно полагать, что у ценозов *F. camtschatica*, *S. cannabifolius*, *P. sachalinense*, *P. weyrichii*, *Petasites amplus* (корневищные многолетники) годичный прирост подземной фитомассы ниже расчетных данных, а у группировок *Angelica ursina*, *Anthriscus aemula*, *Heracleum dulce* (полициклические монокарпикки) годовая продукция корней и корневищ несколько занижена.

Фитомассу при определении ее запасов разделяли на фракции: в надземной части — на листья с черешками и стебли с соцветиями (соплодиями), в подземной — на корни и корневища. Иногда при изучении подземных органов (из-за технических трудностей) учитывали лишь общую подземную фитомассу.

При учете запасов фитомассы надземных побегов и подземных органов доминантов и основных представителей травостоев применяли случайную выборку растений в период их максимального развития (преимущественно в оптимальных для каждого вида условиях водоснабжения, минерального питания). У корневищных многолетников надземные побеги срезали на уровне поверхности почвы. Измеряли 30—150 растений. Путем математической обработки данных получали средние значения характеристик и строили гистограммы распределения. По гистограммам подбирали 15—30 растений с параметрами, соответствующими средним значениям [17].

Одновременно с изучением продуктивности вели биометрические наблюдения за сообществами и растениями, учитывали количество побегов на единицу площади, занимаемой травостоями, определяли индекс листовой поверхности (LAI) ценозов и площадь листьев отдельных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Крупнотравные группировки в условиях хорошего водоснабжения (пойма) на Камчатке и Сахалине представлены сообществами с доминированием *F. camtschatica*, *S. cannabifolius* и зарослями *Anthriscus aemula*. На Сахалине во влажных экотопах широко распространены травостой *P. sachalinense* и *Petasites amplus*. Из других представителей крупнотравья в состав этих сообществ входят общие для Камчатки и Сахалина виды: *Aconitum fischeri*, *Cirsium kamtschaticum*, *Lysichiton camtschaticense*, *Urtica platiphylla* и др. На Камчатке отмечена *Calacia hastata*, а на Сахалине — *C. robusta*, *Cardiocrinum glehnii*, *Symplocarpus foetidus* и др. [12]. Высота пойменных травостоев на Камчатке дости-

* Названия растений даны по «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука, 1973, 667 с.

Запасы фитомассы крупнотравных сообществ на Дальнем Востоке (т/га абс. сух. веса)

Экотопы	Сообщества, цитируемый источник	Надземная часть	Подземная часть	Общая фитомасса	Отношение надземной фитомассы к подземной
		Камчатка			
	<i>A. aemula</i>	5,7±0,3	2,6±0,2	8,3	1:0,4
	<i>F. camtschatica</i>	9,2±1,4	21,8±2,6	31,0	1:2,4
	<i>S. cannabifolius</i> [11]	8,0±1,1	21,2±1,2	29,2	1:2,6
		Сахалин			
Пойма	<i>A. aemula</i> [12]	6,0±2,3	3,9±2,6	9,9	1:0,6
	<i>F. camtschatica</i> [12]	18,6±3,2	28,4±4,2	47,0	1:1,5
	<i>P. amplius</i> [12]	12,8±1,8	18,2±2,3	31,0	1:1,4
	<i>P. sachalinense</i> [12]	27,2±4,0	35,0±5,2	62,2	1:1,3
	<i>S. cannabifolius</i> [12]	10,9±1,6	18,2±1,2	29,1	1:1,7
		Камчатка			
Надпойменные террасы	<i>A. ursina</i>	9,4±0,9	8,7±0,4	18,1	1:0,9
	<i>A. aemula</i>	3,5±0,2	2,4±0,3	5,9	1:0,7
	<i>F. camtschatica</i>	3,4±0,4	22,6±2,3	26,0	1:6,6
	<i>H. dulce</i>	6,0±0,7	13,3±0,6	19,3	1:2,2
	<i>S. cannabifolius</i>	3,4±0,2	24,0±1,5	27,0	1:7,0
		Сахалин			
	<i>A. ursina</i> [12]	21,4±3,8	8,9±1,9	30,3	1:0,4
	<i>F. camtschatica</i> [12]	6,0±0,9	24,3±4,8	30,3	1:4,0
	<i>P. sachalinense</i> [12]	14,8±2,6	25,1±3,7	39,9	1:1,7
	<i>P. weyrichii</i> [12]	9,3±1,1	51,0±4,1	60,3	1:5,5
	<i>S. cannabifolius</i> [12]	4,7±0,5	15,0±2,0	19,7	1:3,2
		Камчатка			
Склоны горных увалов	<i>A. ursina</i>	7,3±0,4	8,7±2,4	16,1	1:1,2
	<i>F. camtschatica</i>	8,4±1,0	24,2±2,2	32,6	1:2,9
	<i>S. cannabifolius</i>	7,0±0,3	18,9±3,6	25,9	1:2,7
		Камчатка			
	<i>Filipendula camtschatica</i>	2,9±0,6	27,6±2,5	30,5	1:9,5
	<i>F. camtschatica</i> + <i>S. cannabifolius</i> + <i>H. dulce</i>	3,0±0,6	29,7±1,9	32,7	1:9,9
		Сев. Хонсю			
Предгорья	<i>A. japonicum</i> [14]	10,0	18,3	28,2	1:1,8
	<i>A. ursina</i> + <i>A. edulis</i> [14]	5,4			
	<i>C. hastata</i> [13]	10,4			
	<i>C. nipponicum</i> [13]	16,1			
	<i>P. sachalinense</i> [14]	3,5			
	<i>P. sachalinense</i> [19]	11,9			

гает 3,5, на Сахалине — 4,5 м. Количество побегов у изученных сообществ в период цветения доминантов составляет 12—26 (в зависимости от состава и структуры ценозов). LAI травостоев *F. camtschatica* при особо благоприятных условиях в пойме достигает 13—14,5 м²/м². На Сахалине у сообществ *P. sachalinense* отмечены LAI, равные 18—21 м²/м² [12], что соответствует максимальным величинам листовой поверхности травостоев, известным по литературным данным [18].

На сухих экотопах (надпойменные террасы) в условиях Камчатки и Сахалина крупнотравные сообщества представлены группировками с доминированием *A. ursina*, *F. camtschatica*, *S. cannabifolius*. Кроме того, на Камчатке изучали продуктивность зарослей *Anthriscus aemula* и *Heracleum dulce*, а на Сахалине — травостоев *Polygonum sachalinense* и *P. weyrichii*. Видовой состав сообществ на участках с недостаточным водоснабжением более разнообразный за счет примеси мелкоствельного разнотравья [15]. В условиях Сахалина на пойменных террасах кроме доминантов отмечены следующие представители крупнотравья: *Angelica gmelinii*, *Aralia schmidtii*, *Anthriscus aemula*, *Aruncus kamtschaticus*, *Cirsium kamtschaticum*, *Cimicifuga simplex*, *Ligularia fischerii*, *Pleurospermum camtschaticum*, *Veratrum grandiflorum* и др. На Камчатке видовой состав травостоев на сухих экотопах беднее. Высота группировок камчатского крупнотравья в этих условиях 1,5 м, а фитоценозов на Сахалине — 2 м. К концу цветения доминантов среднее количество побегов на 1 м² у сообществ варьирует от 6 до 26. Индексы LAI крупнотравья на Камчатке значительно ниже — 5,4 м²/м² (у ценозов *A. ursina* и *H. dulce* — 6—7 м²/м²). На Сахалине у травостоев *Polygonum weyrichii* LAI составляет 5,4, у *P. sachalinense* — не более 10—16, у *A. ursina* — 7 м²/м².

На склонах горных увалов в условиях Камчатки исследованы крупнотравные сообщества с доминированием *A. ursina*, *F. camtschatica*, *S. cannabifolius*. Из других представителей крупнотравья в состав этих группировок входят: *Aconitum fischeri*, *A. maximum*, *Anthriscus aemula*, *Aruncus kamtschaticus*, *Cimicifuga simplex*, *Pleurospermum camtschaticum*, *Cacalia hastata*, *Cirsium kamtschaticum*, *Veratrum oxysepalum* и др. Высота травостоев на склонах достигает 2,5—3 м. В период максимального развития побегов у доминантов их общее число в травостоях изменяется от 6 до 17 на 1 м². LAI фитоценозов на склонах горных увалов не превышает 8—10 м²/м².

Характеризуя крупнотравные группировки в предгорьях на Камчатке, следует отметить, что они представлены монодоминантными сообществами *F. camtschatica* и полидоминантными ценозами с преобладанием трех видов: *F. camtschatica*, *S. cannabifolius*, *Heracleum dulce*. Участие других представителей крупнотравья в сложении этих группировок незначительное. Количество побегов у названных фитоценозов составляет 17—23 на 1 м², их высота — 2 м, LAI сообществ — 7—8 м²/м². Экологические и эдафические условия крупнотравных группировок в предгорьях на Камчатке имеют сходство с экотопами в субальпийском поясе гор на севере о-ва Хонсю (800—1400 м над ур. м. [4, 5, 13, 14, 19]). Флористический состав крупнотравных фитоценозов Японского архипелага более богатый, чем у сообществ в субальпийском поясе на Камчатке.

Изучение продуктивности камчатско-сахалинского крупнотравья в оптимальных условиях водоснабжения (пойма) показало, что ценозы могут давать до 71 т/га абс. сух. веса общей и около 30 т/га надземной фитомассы. По средним многолетним данным наиболее высокой продуктивностью на Сахалине характеризуются травостой *P. sachalinense* (62 т/га общей и 27 т/га надземной фитомассы (табл. 1)). На Камчатке наиболее высокопродуктивны сообщества *F. camtschatica*. Средние запасы надземной фитомассы аналогичных травостоев в условиях поймы

на Сахалине оказались в 2 раза выше (18,6 т/га). Самой низкой продуктивностью при оптимальном водоснабжении характеризуются камчатско-сахалинские группировки *A. aemula* (8,3—9,9 т/га общей фитомассы). Основное количество органической продукции у крупнотравных сообществ в надземных органах находится в мощных стеблях, а в подземной части в корневищах. Сравнивая отношение надземной фитомассы к подземной у сообществ на Камчатке и Сахалине, можно заключить, что рост и развитие растений у сахалинского крупнотравья идет в более благоприятных эдафических и климатических условиях. С ухудшением гидротермического режима почвы доля подземной фитомассы в общем ее запасе у крупнотравья заметно увеличивается.

Годовой прирост фитомассы крупнотравных сообществ в различных местообитаниях (т/га абс. сух. веса)

Экотопы	Сообщества	Надземная часть	Подземная часть	Общая фитомасса
	Камчатка			
	<i>A. aemula</i>	5,7	0,8	6,5
	<i>F. camtschatica</i>	9,2	6,5	15,7
	<i>S. cannabifolius</i>	8,0	6,4	14,4
	Сахалин			
Пойма	<i>A. aemula</i>	6,0	1,2	7,2
	<i>F. camtschatica</i>	18,6	8,5	27,1
	<i>P. amplus</i>	12,8	5,5	18,3
	<i>P. sachalinense</i>	27,2	10,5	37,7
	<i>S. cannabifolius</i>	10,9	5,5	16,4
	Камчатка			
	<i>A. ursina</i>	9,4	2,6	12,0
	<i>A. aemula</i>	3,5	0,7	4,2
	<i>F. camtschatica</i>	3,4	6,8	10,2
	<i>H. dulce</i>	6,0	4,0	10,0
	<i>S. cannabifolius</i>	3,4	7,2	10,6
	Сахалин			
Надпойменные террасы	<i>A. ursina</i>	21,4	2,8	24,2
	<i>F. camtschatica</i>	6,0	7,3	13,3
	<i>P. sachalinense</i>	14,8	7,5	22,3
	<i>P. weyrichii</i>	9,3	15,3	24,6
	<i>S. cannabifolius</i>	4,7	4,5	9,2
	Камчатка			
Склоны горных увалов	<i>A. ursina</i>	7,3	2,6	9,9
	<i>F. camtschatica</i>	8,4	7,3	15,7
	<i>S. cannabifolius</i>	7,0	5,7	12,7
	Камчатка			
	<i>F. camtschatica</i>	2,9	8,3	11,2
	<i>F. camtschatica</i> + <i>S. cannabifolius</i> + <i>H. dulce</i>	3,0	8,9	11,9
	Сев. Хонсю			
Предгорья	<i>A. japonicum</i>	10,0	5,5	15,5

При недостаточном водоснабжении (надпойменные террасы) продуктивность камчатско-сахалинского крупнотравья остается достаточно высокой. В таких условиях на Сахалине травостой *P. weyrichii* образует свыше 60 т/га общей фитомассы. Самое большое количество органического вещества в надземных органах запасают группировки *A. ursina* (25,7 т/га). Максимальное количество общей фитомассы на Камчатке создают травостой *F. camtschatica* (25—31 т/га). Наибольший запас органической продукции в стеблях, черешках и листьях обнаружен у ценозов *A. ursina* (9,4 т/га). Запасы надземной фитомассы аналогичных сообществ с примесью *A. edulis* в горах на севере о-ва Хонсю (800 м над ур. м.) значительно ниже (5,4 т/га [14]). У сахалинских группировок *P. sachalinense* на сухих участках средние запасы надземной фитомассы — 14,8 т/га, а у аналогичных травостоев в субальпийском поясе гор в Японии только 3,5—11,9 т/га [14, 19].

Сравнивая среднюю продуктивность травостоев с одинаковыми доминантами на Камчатке и Сахалине в условиях надпойменных террас, отмечаем, что производительность сахалинских растений в 1,5—2 раза выше. Соотношение надземной и подземной фитомассы у крупнотравья на сухих террасах изменяется в широких пределах (см. табл. 1), при этом на долю корней и корневищ на Камчатке приходится значительно больше органической продукции, чем у растений на Сахалине. Увеличение роли подземных органов в аккумуляции органического вещества у сообществ при недостаточном водоснабжении связано с особенностями биологии корневищных многолетников, к которым относятся доминанты крупнотравья. У травостоев в условиях надпойменных террас наблюдается некоторое увеличение запасов фитомассы в листьях и корнях.

На пологих склонах горных увалов условия водоснабжения и минерального питания крупнотравных сообществ на Камчатке значительно лучше, чем в экотопах на пойменных террасах, поэтому и продуктивность растений здесь более высокая (16—26 т/га общей фитомассы, из них надземной — 7,0—8,4 т/га). Среднее соотношение фитомассы в надземных и подземных органах ценозов на склонах увалов варьирует от 1:1,2 до 1:2,7, что свидетельствует о наличии здесь благоприятного комплекса условий для роста и развития крупнотравья.

В субальпийском поясе на Камчатке (предгорья) в отдельные годы отмечены экстремальные условия для нормальной функциональной деятельности растений, которые отражаются на продуктивности сообществ. Общее количество органической продукции ценозов в горах высокое (30—33 т/га), а запасы фитомассы в надземных органах составляют лишь 3 т/га. Камчатское крупнотравье в предгорьях аккумулирует в надземных органах в 2—3 раза меньше органического вещества, чем группировки в оптимальных условиях водоснабжения. Отношение надземной фитомассы к подземной у травостоев на Камчатке достигает 1:10,4, что характерно для экотопов с неблагоприятными гидротермическими условиями. У крупнотравья в горах на севере о-ва Хонсю запасы надземной фитомассы достигают 16 т/га, а минимальные составляют 3,5 т/га (см. табл. 1). Следовательно, экологические условия в горных районах северной части Японии более благоприятны для жизнедеятельности растений, чем на Камчатке.

Располагая данными о запасах фитомассы в различных органах крупнотравных сообществ, мы сделали попытку определить годовой прирост органической продукции (табл. 2). При хорошем водоснабжении на Камчатке (пойма, склоны горных увалов) нарастает в среднем 6—16 т/га фитомассы, а минимальный прирост отмечен на сухих террасах и в предгорьях (4—12 т/га). В условиях Сахалина на пойменных экотопах годовой прирост фитомассы — 7—38 т/га, а на сухих террасах — 9—25 т/га, что позволяет рассматривать изученные группировки как высокопроизводительные экосистемы.

Большой запас органического вещества в надземных и подземных органах у крупнотравных сообществ на Дальнем Востоке объясняется тем, что доминанты и основные представители этих ценозов — высокопродуктивные растения [11, 12]. В оптимальных условиях увлажнения и питания представители крупнотравья накапливают за вегетационный период в надземных органах огромное количество органической продукции (15—522 г абс. сух. веса в среднем на 1 побег на Камчатке и 12—1500 г — на Сахалине). С учетом веса подземных органов запасы фитомассы основных представителей крупнотравья составляют 30—916 г (на Камчатке) и 37—2032 г (на Сахалине). Такое количество фитомассы создается растениями за счет высокой активности их фотосинтетического аппарата и большой ассимиляционной поверхности [12].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Крупнотравные сообщества в приокеанических районах Дальнего Востока характеризуются высокой биологической продуктивностью не только в оптимальных условиях экотопа, но и при недостаточном водообеспечении. Наибольшие запасы фитомассы отмечены у травостоев на Камчатке и Хонсю значительно ниже. Годичный прирост фитомассы крупнотравья при хорошем водоснабжении достигает 38,2 т/га. Создавая большую органическую продукцию мощным ассимиляционным аппаратом, ценозы аккумулируют основную ее часть в подземных органах. Отношение надземной фитомассы к подземной у травостоев изменяется в зависимости от влагообеспеченности экотопа от 1:0,4 до 1:10,4. Годичный прирост высокопроизводительных сообществ в оптимальных эдафических условиях нередко превышает общий запас фитомассы крупнотравья на сухих участках.

Биолого-почвенный
институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток

Поступила в редакцию
23/VI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Гребенщиков О. С. О сравнительном изучении высокотравий Кавказа, Балканского полуострова и Карпат.—Бюлл. МОИП, отд. биол., 1963, т. 68, вып. 3, с. 165.
2. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., Изд-во ЛГУ, 1975. 244 с.
3. Гагиндзе Р. И. Географический анализ флорценотического комплекса высокотравья Кавказа.—В кн.: Ареалы растений флоры СССР, вып. 3. Л., Изд-во ЛГУ, 1976, с. 5—24.
4. Yoshioka K. Communities of tall growing herbs on Mt. Hakkoda.—Ecol. Rev., 1948, v. 11, p. 38—45.
5. Suzuki T., Nakano Y. *Cirsio-Aconitetum senanensis*, assoc. nov. Eine neue Assoziation der Hochstaudenwiesen aus den japanischen Nordalpen und aus dem Hakusan-Gebirge.—Bot. Mag. Tokyo, 1965, v. 78, N 923, p. 177—186.
6. Зими Т. А., Насонова С. В., Тен Хак Муи, Федорова Л. В. О росте и экологии некоторых представителей сахалинского крупнотравья.—В кн.: Тр. Сах. КНИИ СО АН СССР, вып. 17. Растения и факторы внешней среды. Ю.-Сахалинск, 1966, с. 141—159.
7. Бутовский Б. Г., Тен Хак Муи. Некоторые данные об экологии крупнотравного комплекса Курильских островов.—Изв. СО АН СССР, 1970, № 15, Сер. биол. наук, вып. 3, с. 3—9.
8. Пономарева В. В. Некоторые особенности почвообразования на о. Сахалин и вопросы экологии луговых трав.—Почвоведение, 1971, № 10, с. 18—29.
9. Качура Н. Н. Влияние отчуждения надземной массы на рост, развитие и регенерационную способность *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim. Комаровские чтения, вып. 22. Владивосток, 1974, с. 61—77.
10. Степанова К. Д., Щербова М. А., Морозова В. Л., Рассохина Л. И. Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области.—В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 304—308.
11. Морозов В. Л., Белая Г. А. Продуктивность крупнотравных сообществ и их доминантов приокеанических районов Дальнего Востока.—В кн.: Биологические проблемы Севера, ботаника. Петрозаводск, 1976, с. 161—163.
12. Морозов В. Л. Запасы надземной и подземной фитомассы крупнотравья и его доминантов на Сахалине.—Бот. ж., 1978, т. 63, № 3, с. 381—387.
13. Hogetsu K., Ichimura S., Hori S. e. a. Scientific researches on the Oze-gahara moor.—Rep. Jap. Sci. Soc., 1954, Tokyo, p. 313—332.
14. Midorikawa B. Growth-analytical study of altherbosa on Mt. Hakkoda, north-east Japan.—Ecol. Rev., 1959, v. 15, p. 83—117.
15. Белая Г. А. Водный режим крупнотравья Камчатки в различных экологических условиях.—Экология, 1978, № 2, с. 73—75.
16. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., Наука, 1968. 143 с.
17. Росс Ю. К. Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., Гидрометеоздат, 1975, 342 с.

18. Работнов Т. А. Луговедение. М., Изд-во МГУ, 1974. 383 с.
19. Iwaki H., Midorikawa B., Hogetsu K. 1964. Studies on the productivity and nutrient element circulation in Kirigamine grassland, central Japan. II. Seasonal change in stading crop — Bot. Mag. Tokyo, 1964, v. 77, N 918, p. 447—457.

V. L. Mогозов

PRODUCTIVITY OF TALL HERBACEOUS VEGETATION IN THE FAR EAST

The tall herbaceous communities in ocean regions of the Far East are characterized by a high biological productivity not only under the optimum conditions of ecotope but for lack of soil water. Maximum phytomass stocks were observed in herbage on Sakhalin (up to 71 t/ha of absolutely dry weight) whereas a productivity of communities on Kamchatka and Honshu is considerably lower. An average annual growth of tall herbaceous phytomass amounts to 37,7 t/ha under the optimum edaphic conditions. A main part of the organic production in communities accumulates in the underground organs. Ratio of the overground phytomass to underground one in grass stand varies depending on the moisture providing of habitats from 1:0,4 up to 1:10,4. An annual production of highly productive cenoses in moist ecotopes exceeds a total stock of tall herbaceous phytomass on dry areas.

УДК 576.8 : 577.47

Н. Б. РЕШЕТКОВА, А. Б. ГУКАСЯН

ВРЕМЯ УДВОЕНИЯ И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ МАССЫ В МАЛЫХ РЕКАХ ХРЕБТА ХАМАР-ДАБАН

Многочисленные микробиологические исследования внутренних водоемов обобщены в ряде работ [1—4]. Однако почти отсутствуют данные по микрофлоре горных и лесных рек. Как указывает С. М. Драчев [5], качество речного стока зависит от способа хозяйственного использования площади водосбора. Поэтому задача нашего исследования — определение влияния лесистости водосборного бассейна на характер микрофлоры и жизнедеятельность микроорганизмов малых горных рек, дренирующих лесные участки и питающих оз. Байкал, в период интенсивного промышленного развития этого района.

Подсчет общего числа бактерий не дает достаточного представления об интенсивности процессов круговорота веществ. Общее число, как указывают С. И. Кузнецов [1], М. И. Новожилова [2], О. М. Кожова [4], это «итог многих процессов, каждый из которых может взаимоисключать действие другого, это результирующая интенсивности размножения бактерий и их гибели» [4, с. 128]. Учитывая это, при микробиологическом анализе внутренних вод авторы определяли как общее количество, так и скорость размножения микроорганизмов.

Под продукцией бактериальной биомассы следует понимать прирост бактерий в единицу времени за счет усвоения растворенного органического вещества или за счет фиксации углекислоты в процессе хемосинтеза [3].

Бактериальное население водотоков малых водосборных бассейнов хр. Большой Хамар-Дабан, где формируется значительная доля стока

оз. Байкал, изучалось с 1974 г. В настоящей работе изложен материал, собранный в летний период 1975 г.

Исследования проводились в комплексе с лабораторией лесной гидрологии и климатологии на 6 постоянных экспериментальных площадках, расположенных в наиболее характерных и распространенных темнохвойных и светлохвойных лесах среднегорной части хр. Хамар-Дабан. По гидрографическим, климатическим, лесоводственным, таксационным, почвенным, типологическим характеристикам исследуемые водосборные бассейны внутри каждой лесной формации репрезентативны. Различия в этих показателях связаны прежде всего со снижением облесенности бассейнов в результате хозяйственной деятельности [6].

Два водосборных бассейна светлохвойного пояса облесены на 74 и 65% соответственно, так как подвергались промышленным рубкам 2—7-летней давности вдоль русел водотоков. Лесистость контрольного водосборного бассейна светлохвойного пояса составляла 100%.

Северный и южный опытные участки темнохвойного пояса облесены на 100%, и незначительные различия в таксономических показателях связаны с различиями в микроклимате южного и северного склонов. Лесистость гаревого участка составляла 7,5% вследствие пожара, уничтожившего 18 лет назад коренной древостой, включая живой напочвенный покров и подстилку.

МЕТОДЫ АНАЛИЗА

Для определения времени удвоения численности микроорганизмов поставлено 65 опытов, каждый в трех повторностях. Пробы отбирались в течение всего вегетационного периода под соответствующими водосливами бассейнов темнохвойного пояса и обрабатывались по общепринятой методике [7, 8]. В бассейнах светлохвойного пояса из-за удаленности района наблюдения проводили эпизодически, раз в месяц, время удвоения рассчитывали как среднее по 6 повторностям.

При постановке опытов по определению времени удвоения численности микроорганизмов огромное значение имеет время экспозиции [4]. При длительной экспозиции бактерии могут быстро пройти стадию логарифмического роста и в результате создания неблагоприятных условий отмереть или резко замедлить темпы размножения [2, 9].

С увеличением времени экспозиции в наших опытах время удвоения возрастало довольно заметно, что связано прежде всего с недостатком питательных веществ. Оптимальной являлась экспозиция двух-трех суток (табл. 1). При этой экспозиции можно было легко уловить разницу в численности микроорганизмов.

Производство бактериальной массы рассчитывали по этим же опытам как разницу между конечным и начальным количеством бактерий в изолированных пробах. По мнению О. М. Кожовой [4] и Ю. С. Беляцкой [9], определение продукции бактериальной биомассы по учету ее потребления зоопланктоном [10] не всегда дает правильный результат, более надежным является способ подсчета продукции по времени удвоения численности микроорганизмов.

Для расчета времени удвоения численности бактерий применялась формула.

$$g = \frac{t \lg 2}{\lg B_{\text{кон}} - \lg B_{\text{нач}}},$$

а для расчета суточной продукции (P) —

$$P = B_{\text{сут}} - B_{\text{нач}}; \lg B_{\text{сут}} = \lg B_{\text{нач}} + \frac{24}{t} (\lg B_{\text{кон}} - \lg B_{\text{нач}}),$$

где g — время удвоения численности бактерий, ч, t — продолжительность

Таблица 1

Время генерации микрофлоры водотоков при разных значениях экспозиции

Дата начала опыта	Время экспозиции, ч	$B_{\text{нач}}$, тыс. кл/мл	$B_{\text{кон}}$, тыс. кл/мл	Время генерации, ч
Водосборный бассейн северной экспозиции, лесистость 100 %				
13/VI	25	216,5	562,3	21
	72	216,5	676,1	49
	96	216,5	428,4	97
19/VI	47	276,8	676,1	37
	72	276,8	707,9	52
	120	276,8	537,0	123
15/VII	48	165,2	263,0	78
	127	165,2	346,7	120
	147	165,2	492,8	94
Водосборный бассейн южной экспозиции, лесистость 100 %				
18/VI	56	303,6	1910,0	21
	77	303,6	4820,0	19
	101	303,6	758,6	75
	117	303,6	831,8	79
15/VII	47	342,4	963,8	31
	72	342,4	1045,0	45
	126	342,4	833,7	97
17/VII	24	164,0	223,6	54
	76	164,0	363,9	66
	168	164,0	417,8	124
Гаревый водосборный бассейн, лесистость 7,5 %				
14/VI	24	565,4	1288,0	20
	90	565,4	2455,0	42
	120	565,4	2630,0	54
18/VI	47	480,4	1045,0	42
	99	480,4	1832,0	51
	120	480,4	1807,0	63
15/VII	47	664,4	Нет прироста	
	68	664,4	1738,0	48
	121	664,4	1884,0	81
	141	664,4	1259,0	151

опыта, ч, $B_{\text{нач}}$, $B_{\text{кон}}$, $B_{\text{сут}}$ — число бактерий в начале и в конце опыта и через сутки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В сезонной динамике численности микроорганизмов в 1975 г. наблюдались следующие закономерности. В период весеннего паводка максимальное количество микроорганизмов по прямому счету составляло для облесенных участков темнохвойного и светлохвойного поясов 400, 450 и 200 тыс. клеток в 1 мл воды соответственно, для стоков с гаревого — 900 тыс. кл/мл и для вырубленных участков эта величина достигала 2—3 млн. кл/мл. Затем количество микроорганизмов снижалось и в течение лета оставалось незначительным; лишь обильные дожди вы-

Время удвоения и суточная продукция биомассы микроорганизмов в водотоках темнохвойного пояса

Дата	t, °C	Экспозиция, ч	V нач, тыс. кл/мл	V кон, тыс. кл/мл	Время генерации, ч	V сут, тыс. кл/мл	P сут, тыс. кл/мл	P сут, мгС/л	P/B
Водосборный бассейн северной экспозиции, лесистость 100 %									
5-7/VI	2,0	48	115,0	724,4	18	289,1	174,1	0,086	1,51
13-16/VI	3,0	26	216,5	562,3	21	558,3	341,8	0,171	1,58
19-22/VI	3,7	47	276,8	676,1	37	436,5	159,7	0,080	0,57
6-9/VII	4,0	62	83,4	310,0	33	141,3	56,9	0,029	0,68
15-17/VII	5,2	48	165,2	263,0	78	208,0	42,8	0,021	0,26
17-20/VII	4,5	74	162,8	739,6	34	263,0	100,2	0,050	0,61
1-4/VIII	4,7	70	215,0	446,7	64	269,2	54,2	0,027	0,25
19-22/VIII	5,2	65	422,4	711,2	88	508,2	85,8	0,043	0,20
23-26/VIII	4,9	65	454,8	1072,0	52	631,0	176,2	0,088	0,39
5-9/IX	1,2	72	232,8	529,7	61	306,9	74,1	0,037	0,32
6-10/X	1,2	72	249,2	381,9	113	287,1	37,9	0,019	0,15
Гаревый водосборный бассейн, лесистость 7,5 %									
5-7/VI	2,2	48	265,2	2089,1	16	741,3	476,1	0,238	1,51
14-17/VI	4,0	24	565,4	1288,0	20	1288,0	722,6	0,361	1,20
18-21/VI	3,6	47	480,4	1045,0	42	707,9	227,5	0,119	0,47
20-23/VI	3,9	47	436,0	1096,0	30	691,8	255,8	0,179	0,59
7-10/VII	4,7	42	104,8	476,8	19	215,2	110,4	0,055	1,02
15-19/VII	7,5	68	664,4	1738,0	48	933,3	268,9	0,135	0,40
18-21/VII	8,0	49	1100,4	5495,0	21	2455,0	1354,6	0,677	1,12
21-24/VII	5,1	48	191,9	447,7	39	297,2	105,3	0,056	0,56
5-8/VIII	5,0	48	211,2						
19-22/VIII	5,8	72	358,2	756,8	68	450,8	92,6	0,046	0,26
Водосборный бассейн южной экспозиции, лесистость 100 %									
4-9/VI	3,0	72	152,0	1820,0	20	345,1	193,1	0,096	1,27
18-21/VI	3,6	56	303,6	1910,0	21	660,7	357,1	0,178	1,18
15-18/VII	7,0	47	342,4	963,8	31	575,4	233,0	0,117	0,68
17-20/VII	6,4	24	164,0	223,6	53	223,6	59,6	0,030	0,36
21-24/VII	6,4	48	166,3	323,6	24	323,6	159,0	0,079	0,97
19-22/VIII	6,0	48	213,0						
23-26/VIII	5,0	72	565,2	933,5	97	660,7	95,5	0,048	0,17
5-8/X	1,2	74	186,9	425,8	63	245,5	58,6	0,029	0,31
6-9/X	1,5	72	214,1	662,6	44	309,0	94,9	0,048	0,44

ывали резкие пики численности бактерий с более или менее плавными спадами при снижении уровня воды до нормы. Вызываемые дождями паводки протекали более бурно и влекли за собой более значительное увеличение численности микроорганизмов и легкоусвояемого органического вещества в водотоках с территорий, лишенных древесной растительности в результате пожаров и промышленных рубок.

В табл. 2 приведены расчет времени удвоения и количество продукции бактериальной биомассы в водотоках темнохвойного пояса и июле—октябре 1975 г.

Температура воды в водотоках, как видно из таблицы, низка в течение всего летнего периода, достигает в редкие теплые дни 5—8° в водотоке гаревого водосборного бассейна и 6—9° в водотоках с вырубок. Скорость размножения бактерий в целом в исследуемых водотоках низка, что обуславливается как низкой температурой воды, так и малым количеством легкоусвояемого органического вещества.

Наблюдения показали, что время генерации в какой-то мере изменяется по сезонам. В течение всего летне-осеннего периода время удвоения численности бактериальной биомассы колебалось незначительно и составляло для водотока северной экспозиции с лесистостью водосборного бассейна 100% 33—113 ч, для аналогичного водотока южной экспозиции — 24—97 и водотока с гары — 19—68 ч. Это согласуется с незначительными колебаниями общего количества органического вещества и легкоусвояемой его части. Значения этих величин, снижаясь после весеннего паводка, оставались довольно постоянными в течение всего лета, увеличиваясь лишь в дождь.

Более интенсивное размножение бактерий происходило в начале и середине июня (конец весеннего паводка в темнохвойном поясе), что связано с наличием большого количества органического вещества в результате поступления паводковых вод. Биологическое потребление кислорода (БК) составляло в этот период 1,2 мг O₂/л для водотока полностью облесенного водосборного бассейна северной экспозиции и 1,7 мг O₂/л в водотоке гаревого водосборного бассейна. В этот период во всех водотоках были зарегистрированы минимальные значения времени удвоения численности бактериальной массы (16—21 ч). Суточный коэффициент P/B являющийся показателем относительного прироста бактериопланктона, в это время достигал максимальной величины (1,18—1,58).

Прирост количества клеток за сутки менялся от нескольких десятков до сотен тысяч клеток в 1 мл воды. Наибольшая суточная продукция отмечалась в июне (0,09—0,17 мг С/л) в водотоках с облесенных участков и 0,12—0,36 мг С/л в водотоке с гаревого участка. В последнем суточная продукция в течение всего периода исследований была несколько выше, чем в водотоках с облесенных участков, и составляла величину свыше 0,1 мг С/л, а в период дождей — 0,6 мг С/л.

Нужно отметить, что в целом коэффициент относительного прироста бактериопланктона (P/B) очень мал, почти всегда меньше и даже значительно меньше 1.

Анализируя данные, полученные в светлохвойном поясе можно сказать, что в водотоках со значительным уменьшением лесистости (в результате промышленных рубок) вдоль их русел увеличиваются такие показатели, как количество легкоусвояемого органического вещества, общее количество микроорганизмов, повышается температура воды, уменьшается время генерации и, следовательно, увеличивается суточная продукция бактериальной массы.

Температура воды в водотоке полностью облесенного водосборного бассейна колеблется в пределах 1,5—2,5°, тогда как в водотоке вырубленного водосборного бассейна температура воды достигает 8—9°; БПК 1,2 мг O₂/л против 2,3 мг O₂/л в водотоке частично вырубленного бас-

сейна. Минимальное время генерации отмечалось в конце весеннего паводка (май) и составляло в среднем 15 ч для водотока с вырубок и 37 ч для водотока полностью облесенного водосборного бассейна. Среднее за лето время удвоения биомассы микроорганизмов равнялось в этих водотоках соответственно 30—60 и 59—120 ч. Абсолютный суточный при-

Таблица 3

Время удвоения биомассы сапрофитных микроорганизмов

Дата	Темнохвойный пояс			Светлохвойный пояс		
	северный, лес, 100 %	южный, лес, 100 %	гаревый, лес, 7,5 %	лесист., 74 %	лесист., 65 %	контроль
15—20/VI	106	68	74	Нет прироста	96	187
6—20/VII	39	31	45	21	25	72
15—25/VIII	47	52	32	—	36	98
1—10/IX	—	—	—	20	27	38
1—10/X	227	—	Нет прироста	—	—	—

рост биомассы по водотокам составил в среднем за лето 0,015 мг С на 1 л и 0,1 мг С на 1 л в водотоке с облесенного участка и частично вырубленного соответственно.

Данные по времени генерации сапрофитных бактерий были получены в период максимального прогрева воды. Как видно из табл. 3, минимальное время удвоения численности сапрофитных микроорганизмов отмечалось в июле (период дождей) — в среднем 25—40 ч, максимальное — в конце июня и октябре, в ряде случаев в этот период отмечалась убыль бактерий даже в отсутствие потребителей.

Эти данные позволяют в какой-то мере судить об интенсивности процессов жизнедеятельности бактерий в водотоках.

Как показали наши анализы, сезонные изменения времени генерации обуславливаются в основном количеством аллохтонного органического вещества, которое увеличивается в весенний паводок и в период дождей. Изменение температуры в течение всего периода исследований незначительно во всех водотоках, кроме протекающих по частично вырубленным площадям леса, и не является основным фактором, определяющим скорость размножения микроорганизмов.

Сравнивая наши данные численности микроорганизмов и продукции бактериальной массы, мы обнаружили некоторое сходство в сезонных изменениях полученных величин. Это объясняется спецификой условий исследуемых водотоков, а главное, чрезвычайно слабо развитым зоопланктоном. Поэтому при интенсивном размножении бактерий в период весеннего паводка или в момент поступления органического вещества с дождевыми потоками численность микроорганизмов повышается.

Исследованиями установлено, что суточная продукция бактериопланктона несколько выше в водотоках с водосборных площадей с пониженной лесистостью в результате пожаров и рубок. Как уже отмечалось ранее, первоначальная численность микроорганизмов в водотоках этих бассейнов выше по сравнению с облесенными, однако суточные коэффициенты относительного прироста бактериопланктона всех водотоков независимо от степени лесистости водосборных площадей имеют близкие значения. Это, возможно, объясняется тем, что все водотоки характеризуются низкими температурами воды, слабой трофностью. Некоторое повышение трофности и температуры воды в результате промышленных рубок не вызывает слишком резкого усиления физиологической активности микроорганизмов водотоков. О. М. Кожова [4] показала, что даже такие разные по трофности водоемы, как водоемы дельты Волги и Иркутское водохранилище, могут иметь близкие значения времени генерации. Автор считает, что причины этого могут объясняться завышением в ряде случаев времени удвоения биомассы бактерий в водоемах с повышенной трофностью, связанным с длительностью эксперимента.

ВЫВОДЫ

1. Низкая скорость размножения и продуктивность бактериопланктона исследуемых горных водотоков обусловлены низкой температурой воды, бедностью легкоусвояемым органическим веществом, слабым развитием фитопланктона.

2. Интенсивные промышленные рубки повышают температуру воды, увеличивают количество легкоусвояемой органики и могут стать фактором, влияющим на скорость размножения микроорганизмов.

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

Поступила в редакцию
31/XII 1976

ЛИТЕРАТУРА

- Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., Изд-во АН СССР, 1952.
- Новожилова М. И. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. — Микробиология, 1955, т. 24, вып. 6, с. 710—717.
- Новожилова М. И. Время генерации и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. — Микробиология, 1957, т. 26, вып. 2, с. 136—141.
- Кожова О. М., 1964. Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые годы после заполнения (1957—1960). — Тр. Лимнол. ин-та, 1964, т. 11 (31), с. 115—132.
- Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными стоками. М.—Л., Наука, 1969, с. 22, 98, 228.
- Протопопов В. В. Биоклимат темнохвойных горных лесов Южной Сибири. М., 1965, с. 23—28.
- Иванов М. В. Определение времени генерации водных бактерий в рыбхозе дельты р. Волги. — Тр. ИНМИ, 1954, вып. 3, с. 97.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., Наука, 1974, с. 65—77.
- Беляцкая Ю. М. Бактериопланктон озер Нарочь, Мясстро, Баторин и его значение в питании зоопланктона. Автореф. канд. дис. Минск, 1959.
- Иванов М. В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. — Микробиология, 1955, т. 24, вып. 1, с. 25.

N. B. Reshetkova, A. B. Gukasian

THE GENERATION TIME AND BACTERIAL
MASS PRODUCTION OF HAMAR-DABAN RANGE SMALL RIVERS

A slow rate of reproduction of these microorganisms in small mountain rivers is conditioned by the low temperature of the water and the small quantity of the easily assimilated organic substances. The most intensive reproduction of the bacteria was observed at the close of the spring high water.

The intensive industry felling augment the temperature of the water and the quantity of the easily assimilated organic substances, which influence on the rate of the microorganism's reproduction.

А. С. РЕВУШКИН

О НАХОДКЕ ИСКОПАЕМОЙ ДРЕВЕСИНЫ НА ХРЕБТЕ МОНГУН-ТАЙГА (Юго-Западная Тува)

Летом 1977 г. автор проводил ботаническое обследование горного массива Монгун-Тайга, расположенного в юго-западной части Тувы. Хребет достигает 3958 м над ур. м. и имеет хорошо развитое оледенение на северном и восточном склонах. При подъеме к краю ледника в левых истоках р. Мугур обнаружены остатки древесины, изучение которых может помочь выяснению палеогеографической обстановки в этом районе. Определение абсолютного возраста собранных образцов выполнено в радиоуглеродной лаборатории Института геохимии и физики минералов АН УССР (г. Киев).

Первый образец представляет собой кряжистую, сильно разветвленную часть ствола дерева более 1 м в длину и 0,8 м в диаметре. Древесина высохла и побелела снаружи, сохранность ее удовлетворительная. Образец найден на гребне морены, по-видимому, одного из последних мощных наступлений ледника. Абсолютная высота местности около 3300 м. Современная растительность отсутствует. Определение абсолютного возраста этой древесины показало ее древность — 27500 ± 180 лет (КИ—912).

Второй образец найден значительно ниже на высоте около 2800 м над ур. м. в каменной дриадовой тундре на правом борту троговой долины р. Мугур. Он представляет собой часть ствола и одно ответвление размером 25×60 см. Сохранность древесины хорошая. Этот образец оказался немного моложе — 25100 ± 160 лет (КИ—913). Анатомическое исследование древесины показало, что это были стволы лиственницы или ели (более точное определение затруднено в связи с разрушением тканей).

Оба образца, вероятно, были погребены мореной наступающего ледника. Движение и трение камней морены уничтожило почти весь ствол, сохранилась лишь наиболее прочная кряжистая часть. Низкие температуры внутри морены способствовали консервации древесины. В настоящее время морена постепенно осыпается и размывается весенними водами, поэтому погребенная древесина оказалась на поверхности и даже была снесена вниз (второй образец).

Допустить возможность современного заноса человеком древесины на такую высоту трудно, так как перевалы и тропы здесь отсутствуют. Вершину и ледник посещали альпинисты, но маловероятно, чтобы они несли с собой такую крупную и неудобную часть дерева. Чабаны, кочующие летом в истоках Мугура, не могли назвать ни одного места в этом районе, где встречались бы какие-нибудь древесные остатки. Но даже если допустить, что эта древесина принесена человеком, то трудно представить возможность ее сохранения внизу в течение более чем 25 тыс. лет.

Находки вызывают особый интерес в связи с тем, что современная древесная растительность в Монгун-Тайгинском районе имеет очень ограниченное распространение и значительно удалена от местонахождения ископаемых остатков. Небольшие массивы лиственничных лесов растут по северным склонам междуречья Каргы — Мугур. Редколесья и отдельные деревья встречаются по притокам р. Мугур. Наши находки, по-видимому, могут свидетельствовать о большей облесенности этого района и меньшей высоте горного массива Монгун-Тайги в прошлом. Даль-

нейшее разностороннее изучение этого района позволит пролить свет на время и размеры последнего оледенения, на характер географической обстановки в позднем плейстоцене — важнейшие факторы, определяющие развитие растительного покрова в этот период.

A. S. Revushkin

ON THE FIND FOSSIL WOOD IN THE MOUNTAIN MONGUN-TAJGA (SOUTH-WEST TUVA)

It is given descriptions and absolute dates of the fossil wood finding in the mountain Mongun-Tajga. It is supposed about possible of conservation it during the more than 25 thousands years.

УДК 578.088 : 581.192

Г. М. СКУРИДИН

УСКОРЕННЫЙ МЕТОД КОМПЛЕКСНОГО АНАЛИЗА ПЛОДОВ ОБЛЕПИХИ

При селекции облепихи на различные биохимические показатели: общая кислотность, содержание аскорбиновой кислоты, сахаров, масла, каротиноидов и т. д. — большое значение имеет быстрота анализа.

Для проведения комплексного анализа плодов облепихи существующими методами, как правило, необходимо собрать не менее 100 г плодов с каждого растения, так как приходится готовить материал для каждого типа анализа отдельно. Например, для определения общей кислотности, аскорбиновой кислоты, сахаров и т. п. нужен сок плодов, а для анализа содержания масла и каротиноидов — сухая плодовая мякоть. При массовых анализах, обычных в селекционной работе, сбор большого числа крупных проб не всегда возможен из-за его большой трудоемкости или незначительного количества плодов на растении. Неодновременность различных биохимических анализов может привести к получению несопоставимых данных из-за разрушения исследуемых веществ в процессе подготовки и хранения материала.

Нами разработан быстрый метод одновременного анализа плодов облепихи по нескольким показателям (общая кислотность, содержание аскорбиновой кислоты, масла и каротиноидов), который позволяет обходиться небольшим количеством материала. Предлагаемый метод основан на экстракции жирорастворимых веществ органическим растворителем непосредственно из плодовой мякоти с последующим разделением водной и органической фазы. В водной фазе анализируют содержание полярных веществ (общая кислотность, аскорбиновая кислота, сахара и т. п.), а в органической фазе — содержание облепихового масла, каротиноидов, токоферолов и т. п.

Для анализа берут усредненную пробу свежих или свежемороженых плодов весом 20—30 г и размельчают на пропеллерном размельчителе тканей типа РТ-2 при 3000 об/мин в течение 5 мин. При этом режиме разрушается только плодовая мякоть, а семена остаются неповрежденными. Мякоть отделяют от семян на капроновой сетке и, герметически закрыв, замораживают при $-15 \div -20^\circ\text{C}$ и оставляют так до следующего дня.

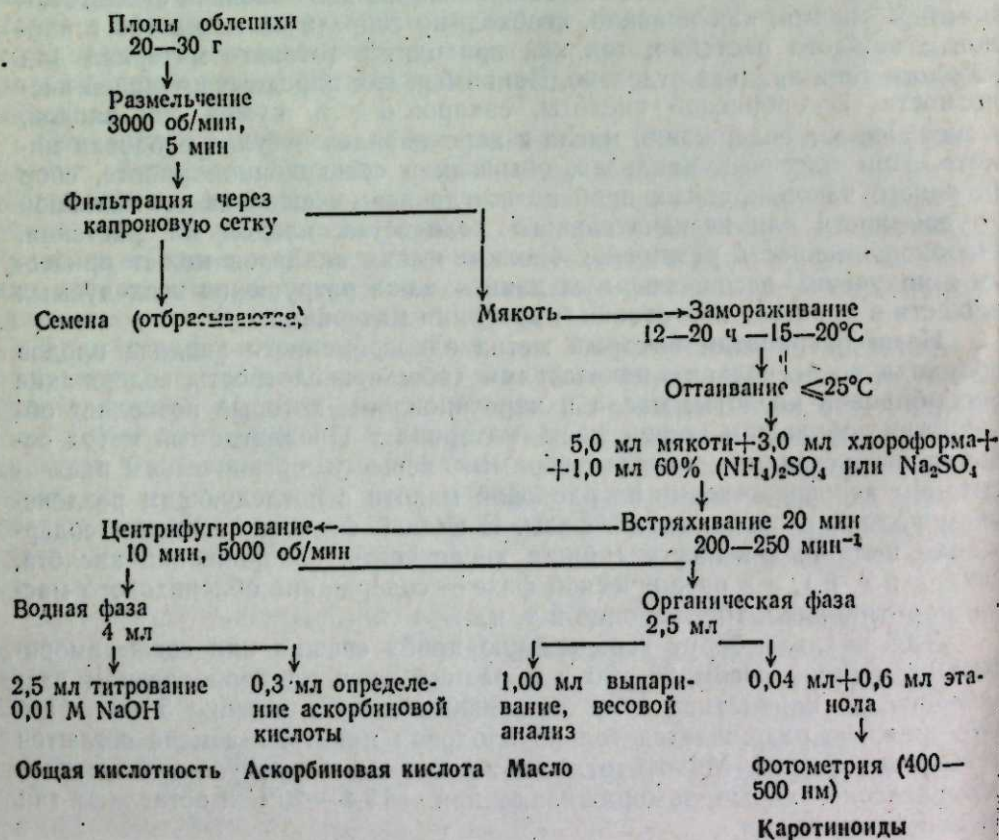
Замораживание удаляет мелкие воздушные пузырьки, которые привели к уменьшению точности результатов. Мякоть размораживают на водяной бане при температуре не выше 25°C и тщательно перемешивают. По 5,0 мл мякоти смешивают с 3,0 мл хлороформа или хлористого метилена, добавляют 1,0 мл 60%-ного раствора сернистого аммония (или натрия) и интенсивно взбалтывают 20 мин с частотой 200—250 мин⁻¹ в машине для встряхивания. При этом происходит экстракция облепихового масла и жирорастворимых веществ органическим растворителем.

Смесь переносят в центрифужные пробирки и разделяют фазы смеси при 5000 g в течение 10 мин. Растворители высокой плотности при центрифугировании образуют слой, лежащий ниже водной фазы и твердых веществ мякоти. Благодаря этому повышается точность определения, поскольку исключены потери паров растворителя, к тому же обладающих токсичностью. Хорошее разделение смеси на фазы происходит при добавлении сульфата аммония или натрия.

В результате центрифугирования в каждой пробирке содержится 5,0 мл водной фазы, 2,5 мл органической и около 1,5 мл твердых веществ мякоти. Из каждой пробирки отбирают по 2,5 мл верхнего слоя для определения общей кислотности и 0,3 мл — для определения аскорбиновой кислоты. Эти определения желателенно проводить автоматически [1, 2].

Для определения масла из органического слоя отбирают по 1,00 мл жидкости пипеткой с отсосом и выливают в высушенную и точно взвешенную чашку Петри диаметром 5 см или на часовое стекло. После выдерживания пробы 10 мин в вытяжном шкафу остатки растворителя удаляются прогреванием пробы 10 мин при 80°C в сушильном шкафу.

Общая схема анализа плодов облепихи



Дальнейшее определение масла ведут общепринятым методом весового анализа.

Для определения количества каротиноидов смешивают 0,04 мл органической фазы с 0,6 мл этанола и пробу немедленно фотометрируют в кювете шириной 1,0 мм в области 400—500 нм (светофильтр № 4 на ФЭК-56М). Калибровка показаний производится по стандартному раствору бихромата калия или азобензола [3].

Общая схема комплексного анализа плодов облепихи изображена на рисунке. Описанный метод позволяет двум лаборантам за рабочий день провести комплексный анализ 16 образцов облепихи по четырем показателям (общая кислотность, аскорбиновая кислота, масло и каротиноиды) в трех повторностях. Возможен анализ и других веществ. Общее количество масла, экстрагируемого по предлагаемому способу, составляет $92,5 \pm 5,1\%$ от количества, определяемого обычной экстракцией этиловым эфиром из сухой плодовой мякоти в аппарате Сокслета. Очевидно, что каротиноиды, экстрагируясь вместе с маслом, составляют такую же долю от содержащихся в мякоти. Коэффициент корреляции между данными по общепринятому анализу содержания масла [3] и по предлагаемому составляет 0,645. Ошибка средней для масла равна 5,2—7,4%, для каротиноидов — 3,3—4,1%.

Таким образом, предлагаемый метод позволяет при достаточно высокой точности вести быстрый первичный отбор.

Институт цитологии и генетики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/X 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Сендель А., Рюфф Ф., Санте М. К. Автоматизация количественного определения аскорбиновой кислоты в крови, моче и тканях. — Укр. биохим. журн., 1971, 43, 5, с. 648—652.
2. Nasset B. L., Windsor B. L., Humphrey R. R., Callantine M. R. Automated determination of ascorbic acid. — *Analyt. Biochem.*, 1967, 19, 1, p. 89—94.
3. Методы биохимического исследования растений. Л., Колос, 1972.

G. M. Skuridin

THE RAPID ANALYSIS OF SEA BUCKTHORN FRUITS

The rapid method of sea buckthorn fruits analysis is offered. The four parameters — total acidity, ascorbic acid, oil and carotenoids content can be determined simultaneously. The method offered is based on involved substances distribution between chloroform (or methylene chloride) and water. For the analysis of one sample only 20—30 g of fresh material is needed. Two workers can analyse 16 samples daily.

УДК 582.24/25.2.2

В. М. ШАРАПОВ

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ГРИБА EMMONSIA CRESCENS EMMONS ET JELLISON (1960) С ФИТОНЦИДАМИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Грибы рода *Emmonsia*, в том числе возбудители аднаспиромикоза диких мелких млекопитающих и человека, считаются почвообитающими микроорганизмами. Распространение их в почве очаговое, что косвенно

подтверждается результатами анализа заболеваемости животных. Среди детерминирующих факторов очагового характера биотопического распределения этих грибов определенную роль играют и фитонциды растений.

Значению фитонцидов в жизни биоценозов посвящено много работ, анализ которых не входит в нашу задачу. Отметим лишь, что имеются многочисленные публикации о характере взаимоотношений фитонцидов с грибами — возбудителями заболеваний растений, насекомых и млекопитающих [1—5]. Сведения по действию фитонцидов растений на патогенный гриб *E. crescens* отсутствуют.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения собирали в период цветения по берегам ручьев, на заболоченных территориях в окрестностях пос. Чингисы Новосибирской области. Всего исследовано 17 видов, относящихся к семействам: розоцветные (4), сложноцветные (2), осоковые (2), рогозовые (2), гречишные (2), зонтичные (1), ивовые (1), злаки (1), дербенниковые (1), хвощовые (1)*. Действие летучих фракций фитонцидов проверяли методом «опаривания». Листья растений гомогенизировали и помещали на дно чашек Петри в количестве 5 г. На внутреннюю поверхность крышки чашек Петри укладывали тонкие блоки из питательной среды Сабуре с нанесенной на них суспензией конидий гриба двухнедельного возраста. Чашки в герметическом состоянии выдерживали 4 ч при температуре 26°C. Затем дно чашек заменяли стерильным дном с дистиллированной водой, и инкубировали образцы при той же температуре. Подсчет проросших и непроросших спор производили под микроскопом через 48 ч после проведения опытов. Опыты ставили в трех повторностях. В каждой повторности подсчитывали не менее 200 конидий. Данные опытов подвергнуты статистической обработке. Достоверность разницы с контролем определяли по критерию Стьюдента [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные опытов представлены в таблице. Ингибирующее действие растений особенно сильно проявляется у семи из 17 видов. Эти виды разного систематического положения. Здесь есть как представители кустарниковых пород (черемуха обыкновенная, ива длиннолистная), так и травянистые виды (осока ложносытевая, дягиль низбегающий, мать-и-мачеха обыкновенная, лапчатка гусиная, вейник). Летучие фракции фитонцидов восьми видов растений либо слабо подавляют прорастание спор (репейник войлочный, репейник волосистый, щавель водяной, дербенник иволистный), либо полностью индифферентны (лабазник вязолистный, горец шероховатый, рогоз широколистный, рогоз Лаксмана). Камыш лесной и хвощ луговой стимулируют прорастание конидий гриба (разница различий с контролем достоверна).

Большинство исследованных видов тяготеет к влажным биотопам. К ним приурочены и естественные места обитания *E. crescens* в почве [7]. При совпадении мест обитаний исследованных растений и гриба в определенные периоды года создаются условия для контаминации наземных частей растений возбудителем аднаспиромикоза. Поскольку зеленые растения составляют основной рацион питания многих видов диких мелких млекопитающих, то создаются дополнительные возмож-

* Видовая принадлежность растений определена д-ром биол. наук И. М. Красновым, за что выражаем ему большую благодарность.

Влияние фитонцидов растений на прорастание конидий гриба *E. crescens*

Вид растения	Подавление прорастания конидий, %	Достоверность разницы с контролем
Черемуха обыкновенная (<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Gilib.)	72,8±1,5	32,3
Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anzerina</i> L.)	77,6±1,6	33,6
Репейник волосистый (<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.)	23,1±1,6	3,0
Лабазник вязолистный (<i>Filipendula ulmaria</i> Maxim.)	18,0±1,3	0,1
Мать-и-мачеха обыкновенная (<i>Tussilago farfara</i> L.)	55,9±1,5	22,9
Репейник войлочный (<i>Arctium tomentosum</i> Mill.)	30,6±1,7	6,8
Осока ложносытевая (<i>Carex pseudocyperus</i> L.)	70,9±1,8	27,6
Камыш лесной (<i>Scirpus silvaticus</i> L.)	5,5±0,9	10,4
Рогоз широколистный (<i>Typha latifolia</i> L.)	15,7±1,3	1,3
Рогоз Лаксмана (<i>Typha laxmannii</i> Lepech.)	19,0±1,4	0,8
Щавель водяной (<i>Rumex aquaticus</i> L.)	21,7±1,5	2,4
Горец шероховатый (<i>Polygonum scabrum</i> Moench.)	18,0±1,4	0,2
Дягиль низбегающий (<i>Archangelica decurrens</i> Ledeb.)	86,1±1,3	45,4
Ива длиннолистная (<i>Salix dasyclados</i> Wimm.)	85,2±1,3	44,0
Вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.)	80,5±1,7	33,0
Дербенник иволистный (<i>Lythrum salicaria</i> L.)	23,2±1,6	3,1
Хвощ луговой (<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.)	12,6±1,2	3,5
Контроль	17,7±0,8	

ности инфицирования животных по трофическим цепям. Растения с выраженным эффектом фунгистатичности, по-видимому, следует рассматривать в качестве факторов передачи инфекции. Нельзя исключать и возможность фунгицидного действия фитонцидов растений.

Интересен факт стимулирующего действия летучих фракций фитонцидов некоторых растений на пространстве спор *E. crescens*, отмеченный также и в отношении энтомопатогенов [5]. По-видимому, это явление закономерно и направлено не только на сохранение, но и на воспроизводство популяций патогена в природе. Виды растений со стимулирующим эффектом, а также индифферентные в летний период могут выступать дополнительным источником заражения людей и диких млекопитающих.

Таким образом, летучие фракции фитонцидов 17 видов исследованных растений по-разному влияют на репродуктивную способность гриба *E. crescens*, что свидетельствует о гетерогенности компонентов этих фракций.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
8/XII 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Горленко С. В. Фунгицидные свойства фитонцидов некоторых цветочных растений. — В кн.: Фитонциды. Киев, «Наукова думка». 1967, с. 120—123.
2. Кельтюкова К. И., Гвоздяк Р. И. Зависимость между устойчивостью капусты к возбудителям сосудистого бактериоза *X. campestris* и наличием фитонцидов в ее листьях и микробов-антагонистов в ее ризосфере. — В кн.: Фитонциды. Киев, 1967, с. 40—46.

3. Тюльпанова В. А., Хярг Т. А., Полуго Т. И., Тюльпанов В. Г. Влияние фитонцидов некоторых компонентов хвойного фитоценоза на энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuil.— В кн.: Биология микроорганизмов и их использование в народном хозяйстве, вып. 2. Иркутск, 1975, с. 220—227.
4. Appleton J. A., Tansey M. R. Inhibition of growth of zoopathogenic fungi by garlic extract.— *Mycologia*, 1975, 67, 4, p. 882—885.
5. Кальвинс Т. К. Действие фитонцидов некоторых растений на мускардиновые грибы.— *Изв. СО АН СССР*, 1978, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 54—56.
6. Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.
7. Шарапов В. М. Энзоотичные территории и возможные источники заражения людей аднаспиромикозом.— В кн.: Проблемы глубоких микозов, вып. 3. М., 1976, с. 173—177.

V. M. Sharapov

THE RELATION BETWEEN EMMONSIA CRESCENS EMMONS ET JELLISON (1960) AND THE HIGHER PLANT PHYTONCIDES

Volatile fractions of phytoncides from 17 species of the higher plants studied here differently affect the reproductive capability of *E. crescens*, which points to the heterogeneous character of the above fractions.

УДК 591.51

Л. Н. ЕРДАКОВ, Б. Я. РЯБКО

СТАТИСТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОВЕДЕНИЯ ПОЛЕВКИ

Стереотипное поведение животного обычно описывается по последовательности тех или иных единиц поведения. Чаще всего это учет фиксированной последовательности поведенческих событий (действий). Дальнейшее развитие принципа такого описания можно найти в построениях и расчетах вероятностных стереотипов повседневного поведения [1, 2]. Этот подход уместно назвать изучением статистической структуры поведения. При нем выделяется несколько элементарных действий и по данным наблюдений за животным описывается его поведение, как последовательность выделенных действий. После чего анализируются частоты действий (вычисляются частоты пар, троек и пр.) и их взаимосвязь [3, 4].

В данной работе такой подход использован для изучения повседневного поведения узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.).

Проведена магнитофонная запись поведения узкочерепной полевки (♂ ad) в течение суток. Зверек, проживший в виварии более месяца, был помещен в вольеру (1,5×1,2×0,5 м) за трое суток до начала наблюдений. Поведение записано на дистанции 3 м, позволяющей хорошо различать действия животного, по возможности не беспокоя его.

Исходя из того, что это обычные сутки жизнедеятельности узкочерепной полевки, можно предполагать, что специфика поведения в основном сохранялась, а длина выборки, использованной для установления закономерных последовательностей действия, вполне представительна (около 5,3 тыс. переходов от действия к действию *).

* Использован подготовленный к счету материал, любезно представленный Ю. К. Галактионовым.

Для обработки полученного материала применялись самые дробные возможные в этой записи единицы. Так, например, действие «движется» представлено в вариантах: бегаёт, ходит, носит корм или материал для гнезда, прыгает, крадется, метнулся, выскочил из гнезда, убежал в гнездо и т. д. Они и кодировались для последующего анализа.

Изучение структуры повседневного поведения проведено методом, близким к предложенному Ч. С. Четфилдом и Р. Е. Леманом [5]. Суть их метода поясним на примере. Если в рассматриваемой последовательности действия А и В встречаются только в сочетании АВ, а пары действий АС, ВС, ВА отсутствуют (здесь С любое действие, отличное от А и В), то это можно считать «закономерностью» в поведении. Можно предположить, что действие А является подготовительным перед действием В или искать другие биологические объяснения. Представляет интерес и другая возможная ситуация: действия А и В довольно распространены, но пары АВ и ВА не встречаются (или почти не встречаются). Аналогичные случаи могут быть и при анализе «блоков» длины 3, 4, 5... и т. д. Важный вопрос — достоверность обнаруженных закономерностей. Для его решения подсчитываются оценки энтропии H_1, H_2, \dots и т. д. и выясняется, какова максимальная длина «блоков», при которой могут быть обнаружены достоверные закономерности.

Прежде всего подсчитаны частоты поведенческих событий (см. таблицу). Можно заметить, что элементы комфортного поведения преобладают у полевки по частоте среди всех прочих форм поведения. Значительной частотой обладают и элементы исследовательского поведения.

Анализ пар проводился также методом из [5]. Для каждой пары действий А, В подсчитывалось число встреч «АВ» в суточной последовательности, число пар АС, где С — любое действие, отличное от В и количество сочетаний СВ и СС. После этого по критерию χ^2 проверялась гипотеза о независимости событий (А и В). Так обрабатывались все пары событий, которые можно образовать из имеющихся элементарных действий, среди них выбирались те, для которых величина χ^2 превышает 99% уровня значимости.

Анализ частот парных последовательностей подтвердил многие из качественно описанных закономерностей повседневного поведения. Не обсуждая здесь детально всех выделенных «блоков» длины 2, приведем некоторые в качестве иллюстраций. Известно, что грызун при выходе из гнезда обязательно принохивается. Эта пара действий оказалась жестко связанной между собой в анализируемой суточной записи поведения.

В картине повседневного поведения зверька часты действия: «покой активности» и «ест» (см. таблицу), тем не менее пара «покой» — «ест» редка. Это легко объяснить, ибо поедание пищи — завершающая фаза инстинктивного поведения, которой обязательно предшествует поисковая. Поиск стимулов для удовлетворения потребности в пище, по-видимому, мало совместим у грызуна с состоянием покоя.

Кажется сама собой разумеющейся связь питания и элементов комфортного поведения. Зверек перед едой либо после нее должен

Частоты поведенческих событий за сутки

Элементы поведения	Частота	Элементы поведения	Частота
Принохивается	982	Бегаёт	183
Неподвижен в активном состоянии (покой активности)	947	Поправляет гнездо	132
Шевелится	712	Ходит км	124
Ест	516	Выскочил из гнезда	117
Чистится	451	Убежал в гнездо	117

Р. А. ПОЛОВИНКИНА, И. И. ФОМИЧЕВА

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЛЕВОК РОДА *MICROTUS*
ПО ТРАНСФЕРРИНОВОМУ ЛОКУСУ

Современные методы электрофоретического анализа позволяют получать информацию о генетической структуре популяций и ее изменчивости. Введение крахмально-гелевого электрофореза [1] со стандартными чисто химическими окрашиваниями [2] дало новый подход для решения ряда вопросов зоологической систематики и филогении. При сравнительном изучении различных таксономических групп изменчивость, выявляемая на основе морфологических признаков, может быть фактически негомологичной в связи со сложным генетическим контролем таких признаков. А данные, полученные при электрофоретическом анализе, избавлены от подобных недостатков. Вероятно, этим объясняется большая близость результатов биохимического и карнологического анализов филогенетических отношений (*p. Dipodomys*) и некоторое отличие оценок, полученных на основе морфологических параметров [3].

Данные по биохимическим маркерам, генетически детерминированным вариантам белков и ферментов, позволяют также оценить структуру и степень сходства или различия генофондов природных популяций, подвидов, видов и их дифференциацию в процессе видообразования. Анализу биохимического полиморфизма у представителей рода *Microtus* посвящены работы [4—7]. Аллельные варианты в популяциях серых полевок по трансферрину, лейциламинопептидазе и 6-фосфоглюконат дегидрогеназе описаны С. Надлером [8].

Цель данного исследования — характеристика и дифференциация по трансферриновому (*Tf*) локусу узкочерепной полевки *M. gregalis* Pallas (1778) и полевки-экономки *M. oeconomus* Pallas (1778). Это отчетливо диагностируемые виды, относящиеся к двум под родам — *Stenocranius* и *Microtus*. *M. gregalis* имеет свои, характерные только для этого вида, морфологические особенности, главным образом высокую специализацию в строении черепа. Антигенная обособленность *M. gregalis* от других видов серых полевок связана, вероятно, с более ранним, чем *M. arvalis* и *M. oeconomus*, отделением этого вида от общего предка [9].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОД

Материал собран в течение 1974—1977 гг. из разных частей ареала названных выше видов серых полевок. У *M. gregalis* ($n=150$) исследовано 4 подвида: *M. gr. greg.* Pallas (1778) — Зап. Сибирь, $n=83$; *M. gr. raddei* Polyakov (1881) — Бурятская АССР ($n=29$); *M. gr. castaneus* Kastschenko (1923) — Киргизская ССР ($n=30$); *M. gr. mayor* Ognev (1918—1922) — Ямал*, $n=8$. Изучены три популяции *M. gr. gregalis* из разных регионов Новосибирской области: окр. Академгородка ($n=45$); Тогучинского района ($n=15$), Колыванского района ($n=23$). Исследовано 4 подвида *M. oeconomus* ($n=109$): *M. oe. daur.* Kastschenko (1910) — Бурятская АССР ($n=37$); *M. oe. altaic.* Ognev (1944) — Центральный Алтай ($n=28$); *M. oe. kyusyer.* Kolyshev (1935) — п-ов Гыданский ($n=40$); *M. oe. chalovi* Scaloni (1935) — Зап. Сибирь

* Материал по этому подвиду собран сотрудниками Института экологии Уральского научного центра АН СССР.

чистить шкурку, умываться. Особенно резонно было бы после еды освободиться от остатков пищи, прилипших к голове и конечностям. Тем не менее эти действия: «ест» — «чистится» не образуют пары (т. е. частота встреч ее в рассматриваемом суточном ряду действий не выше, чем теоретически рассчитанная при предположении независимости этих событий).

Результат подсчета энтропии показал, что закономерных «блоков», насчитывающих больше двух поведенческих событий, в структуре поведения полевок не содержится. Поэтому мы их не разбираем. Наличие в поведении полевок длинной последовательности поведенческих событий говорило бы о преобладании у этого зверька инстинктивных действий, отличающихся строгой последовательностью и стереотипностью.

Таким образом, результаты анализа хорошо согласуются с положением, высказанным В. Детьером и Э. Стелларом, об ограниченной роли инстинктивного поведения у высших позвоночных [6]. При такой дробности единиц поведения возможно выделить жесткую последовательность у насекомых [7], но на уровнях организации, где большое значение в структуре поведения приобретают элементы научения и мышления, такая связь действий маловероятна. Результаты нашего анализа не позволяют согласиться с выводами авторов, обнаруживших длинные цепочки у грызунов [4].

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
24/IV 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Delius J. D. A stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylarks. — *Animal Behav.*, 1969, 33, p. 137—178.
2. Ердаков Л. Н. Количественные характеристики суточного стереотипа поведения водяной крысы (*Arvicola terrestris* L.) и обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) — Изв. СО АН СССР, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 75—81.
3. Галактионов Ю. К. и др. Способ вероятностного моделирования поведения биологических систем. — В кн.: Медико-биологические процессы адаптации. Новосибирск, 1975, с. 46—49.
4. Галактионов Ю. К., Ефимов В. М. Структуры повседневного индивидуального поведения животных. — В кн.: Управление поведением животных. М., Наука, 1977, с. 69—71.
5. Chaffield G., Lemon R. E. Analysis sequences of behavioural events. — *J. Theor. Biol.*, 1970, 29, p. 427—445.
6. Детьер В., Стеллер Э. Поведение животных. Л., Наука, 1967. 139 с.
7. Баранов В. В. и др. О структуре строительной деятельности личинки «листового» ручейника *Oligostomic reticulata*. — В кн.: Поведение животных (экологические и эволюционные аспекты). М., Наука, 1972, с. 109—111.

L. N. Erdakov, V. Ya. Ryabko

VOLE BEHAVIOUR STATISTICAL STRUCTURE

In the paper is presented a rodent behaviour analysis made by means of a method based on information theory. A daily calculation of frequencies of behavioural events is made for a characteristic of behaviour statistical structure. Only doubled sequences of behavioural events turned to be certain in the structure of everyday behaviour; longer "chains of events" have not been discovered.

Таблица 1

Соотношение аллелей и фенотипов трансферринов у узкочерепной полевки

Популяции, подвиды	n	Генные частоты					Фенотипы							
		Tf ^D	Tf ^E	Tf ^F	Tf ^G	Tf ^H	DH	EE	EH	FF	FG	FH	GG	HH
Популяции <i>M. gr. greg.</i>														
I. Окрестности Академгородка	45	0,533	0,011			0,456	15	18			1			11
II. Тогучинская	15	0,533				0,467	3	10						2
III. Колыванская	23	0,022	0,761	0,043		0,174	1	14	7	1				
Подвиды														
1. <i>M. gr. greg.</i>	83	0,006	0,597	0,018		0,379	1	32	35	1		1		13
2. <i>M. gr. raddei</i>	29			0,224	0,776						16		13	
3. <i>M. gr. cast.</i>	30		1,0					30						
4. <i>M. gr. mayor</i>	8		0,125			0,875			2					6

(n=4). Изучены две популяции *M. oe. daur.* из Бурятской АССР: северобайкальская (n=20), курумканская (n=17) (см. табл. 1).

Образцы сыворотки крови исследовали методом вертикального электрофореза в крахмальном геле. Использовали трис-ЭДТА-боратный гелевой буфер, pH—7,9 (0,037 М трис, 0,0015 М ЭДТА, 0,056 М борная кислота); электродный буфернатрий боратный, pH—8,6 (0,3 М борная кислота, 0,1 М NaOH). Достоверность различий сравниваемых частот среди популяций и подвидов рассчитывали методом Фишера [10]. Степень перекрытия генотипических частот при сравнении различных популяций и подвидов (генетическая дистанция — D) вычисляли по методу, разработанному П. Хедриком [11, 12]. Гетерозиготность по Tf-локусу определяли по общепринятому методу [13]. В данной работе мы приводим единое обозначение трансферринов для *M. gregalis* и *M. oeconomus*, а не самостоятельные для этих видов, принятые нами в первом сообщении [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ, ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании сыворотки крови полевок обнаружен полиморфизм трансферринов. На фореграмме трансферрины проявляются в виде белковых фракций с различной скоростью миграции. У исследованных полевок обнаружено 12 фенотипов (см. рисунок), которые встречаются с различной частотой. Найденные варианты можно отнести к гомо- и гетерозиготным типам. Гомозиготный тип представлен тремя зонами. Две зоны интенсивно окрашены, третья — быстрее мигрирующая, менее интенсивно окрашена и менее отчетливо видна на фореграмме. Найденные фенотипы соответствуют серии из 8 аллелей: Tf^A, Tf^B, Tf^C, Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^G, Tf^H, которые обозначены в порядке снижения скорости их электрофоретической миграции.

Три популяции *M. gr. greg.* имели разный набор Tf аллелей: I—Tf^E, Tf^F, Tf^H; II—Tf^E, Tf^H; III—Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^H. Частоты Tf^E и Tf^H примерно одинаковы в I и

AA AB AC BC DH EE FF FG GG EH HH FH
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12

Типы трансферринов *M. oeconomus* (1—4) и *M. gregalis* (5—12).

и II популяции. В III популяции найден Tf^D новый, не описанный ранее для этого вида тип Tf, которого нет в первых двух. Подвиды *M. gregalis* различаются по количеству Tf-аллелей и их частотам: у *M. gr. greg.* обнаружены 4 аллеля: Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^H и 6 фенотипов Tf^{DH}, Tf^{EE}, Tf^{EH}, Tf^{FF}, Tf^{FH}, Tf^{HH}. Высокую концентрацию имели Tf^E—0,597 и Tf^H—0,379, из фенотипов более распространены Tf^{EE} и Tf^{EH}. Трансферрины *M. gr. cast.* в нашем исследовании мономорфны и имели только Tf^E. Высокая частота Tf^D наблюдалась у *M. gr. raddei*—0,724. Этот подвид имел два типа Tf^F и Tf^G. У северного подвида *M. gr. mayor* высокая концентрация была у Tf^H—0,875, который встречался в гомо- и гетерозиготном состоянии. Гетерозиготность на трансферриновый локус составила в популяциях: I—0,422; II—0,667; III—0,391; у подвидов: 1—0,446; 2—0,551; 3—0; 4—0,250.

Две популяции *M. oe. daur.* 4 подвида *M. oeconomus* отличались между собой набором Tf-аллелей (табл. 2).

В первой популяции найдены частоты Tf^A—0,900, Tf^B—0,075, Tf^C—0,025 и три фенотипа: Tf^{AA}, Tf^{AB}, Tf^{BC}. Вторая популяция была мономорфной, присутствовал только Tf^A. Все подвиды *M. oeconomus*, исследованные нами, имели 3 аллеля: Tf^A, Tf^B, Tf^C. Концентрация Tf^A у подвида I—0,946; 2—0,964; 3—0,875; 4—0,763. У *M. oe. daur.* и *M. oe. altaic.* наблюдалось сходное распределение фенотипов Tf^{AA} и Tf^{AB}; но у первого подвида обнаружен Tf^{BC}, у второго Tf^{AC}. *M. oe. kyusyer.* отличается от других подвидов более высокой частотой Tf^B—0,212 и большей частотой Tf^{AB}. Гетерозиготность Tf-локуса *M. oeconomus* для популяций равна: I—0,150; II—0; для подвидов: 1—0,081; 2—0,071; 4—0,475.

Распределение трансферриновых аллелей и генные концентрации для *M. gregalis* и *M. oeconomus* приведены в табл. 3. У *M. gregalis* нами было обнаружено 8 фенотипов: Tf^{DH}, Tf^{EE}, Tf^{EH}, Tf^{FF}, Tf^{FG}, Tf^{FH}, Tf^{GG}, Tf^{HH}, определяемых 5 аллелями: Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^G, Tf^H (что соответствует ранее принятым обозначениям: Tf^E—Tf^A; Tf^F—Tf^B; Tf^G—Tf^C; Tf^H—Tf^D). Наибольшую генную концентрацию имели Tf^E—0,537 и Tf^H—0,257, из фенотипов более распространенными были Tf^{EE} и Tf^{EH}. Гетерозиготность на Tf-локус узкочерепной полевки равна 0,367. Характерным аллелем для *M. oeconomus* является Tf^A—0,881 (см. табл. 3), и фенотипы Tf^{AA} и Tf^{AB}. Гетерозиготность на Tf-локус полевки-экономки 0,229.

Генетические дистанции (D) между популяциями и подвидами *M. gregalis*, рассчитанные по методу П. Хедрика [11, 12], показали, что I и II популяции генетически более близки (D_{I-II}=0,123), чем I и III (D_{I-III}=0,187); II и III популяции обнаруживают еще большие различия (D_{II-III}=0,329). Это связано с тем, что в I и II популяциях Tf^E и Tf^H имеют одинаковые генные концентрации и сходное фенотипи-

Таблица 2

Популяционная и подвидовая изменчивость Tf-локуса полевки-экономки

Популяции, подвиды	n	Генные частоты			Фенотипы			
		Tf ^A	Tf ^B	Tf ^C	AA	AB	AC	BC
Популяции <i>M. oe. dauricus</i>								
I. Северобайкальская	20	0,9	0,075	0,025	17	2	1	
II. Курумканская	17	1,0			17			
Подвиды								
1. <i>M. oe. dauricus</i>	37	0,946	0,040	0,014	34	2		1
2. <i>M. oe. altaicus</i>	28	0,964	0,018	0,018	26	1	1	
3. <i>M. oe. chalovi</i>	4	0,875			3	1		
4. <i>M. oe. kyusyerensis</i>	40	0,763	0,212	0,025	21	17	2	

Сравнительное распределение Tf-аллелей и фенотипов у узкошерстной полевки и полевки-экономки

Вид	n	Генные частоты						Фенотипы														
		Tf ^A	Tf ^B	Tf ^C	Tf ^D	Tf ^E	Tf ^F	Tf ^G	Tf ^H	AA	AB	AC	BC	DH	EE	EH	FF	FG	FH	GG	HH	
<i>M. gregalis</i>	150				0,003	0,537	0,053	0,150	0,257					1	62	37	1	13	1		16	19
<i>M. oeconomus</i>	109	0,881	0,101	0,018																		1

ческое распределение, но генные частоты Tf^E и Tf^H между I и III популяциями имеют достоверные различия. Для каждого подвида *M. gregalis* характерен определенный набор трансферриновых аллелей и соответствующие им распределения фенотипов, что определило генетические дистанции между ними. Достоверные различия по генным частотам ($p > 0,999$) обнаружены по Tf^F между *M. gr. greg.* и *M. gr. raddei*, по Tf^E между *M. gr. greg.* и *M. gr. rad.* по Tf^E между *M. gr. greg.* и *M. gr. mayor*. Генетические дистанции между подвидами *M. gregalis* равны: $D_{1-2}=1$; $D_{1-3}=0,431$; $D_{2-3}=1$. У *M. oeconomus* внутривидовая изменчивость, популяционная, подвиговая по трансферриновому локусу имеет иной характер. Генетические различия по исследуемому локусу между популяциями *M. oe. daur.* незначительны ($D_{1-II}=0,02$). Различия по генной концентрации Tf^A между *M. oe. daur.* и *M. oe. altaic.* недостоверны. Различия достоверны по частоте Tf^B и Tf^C, но эти аллели являются более редкими для данных подвигов, чем Tf^A, и их частоты и генотипическое распределение не изменило величины D, которая между *M. oe. daur.* и *M. oe. altaic.* очень низкая — 0,002. Генетические дистанции между *M. oe. daur.* и *M. oe. kyusyer.* равны 0,227 и между *M. oe. altaic.* и *M. oe. kyusyer.* — 0,238. Достоверны различия между 1-м и 4-м подвидами по Tf^A и Tf^B, а между 2-м и 4-м подвидами по Tf^A и Tf^C.

Таким образом, полученные результаты показывают, что два вида серых полевок — *M. gregalis* и *M. oeconomus* имеют не только разное количество типов трансферринов, но и разный спектр Tf-аллелей. Все 3 типа Tf *M. oeconomus* имеют большую скорость миграции по сравнению с Tf *M. gregalis*. Для *M. oeconomus* характерен быстрый Tf^A, но у северного подвида *M. oeconomus* обнаружена высокая частота Tf^B. При одномоментном электрофорезе наших образцов сыворотки крови *M. oeconomus* с образцами *M. oeconomus* из Магаданской области (предоставленных нам Журкевич Н. М.) оказалось, что обозначенный нами аллель Tf^A соответствует аллелю Tf^C обозначения Журкевич. У *M. gregalis* найдено 5 типов трансферринов, более распространенными были Tf^E и Tf^H. Подвиды *M. greg.* более резко отличались между собой по количеству Tf-аллелей и их частотам, чем подвиды *M. oeconomus*. Вероятно, внутривидовая дифференциация по трансферриновому локусу у *M. greg.* проявляется более отчетливо, чем у *M. oeconomus*, хотя различия по Tf-локусу между сравниваемыми видами очевидны.

ВЫВОДЫ

С помощью крахмально-гелевого электрофореза описаны типы трансферринов у *M. gregalis* и *M. oeconomus*. Исследованные популяции и подвиды различаются между собой по генным концентрациям и электрофоретической подвижности Tf-аллелей. У *M. oeconomus* найдены 3 аллеля: Tf^A, Tf^B, Tf^C; у *M. gregalis* — Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^G, Tf^H. Используя формулу Хедрика, рассчитали дифференциацию по Tf-локусу между исследованными популяциями и подвидами. Максимальное расхождение наблюдается между *M. gr. greg.* и *M. gr. raddei*, между *M. gr. raddei* и *M. gr. cast.* У *M. oeconomus* наибольшие различия обнаружены между *M. oe. dauricus* и *M. oe. kyusyer.*; *M. oe. altaic.* и *M. oe. kyusyer.* Полученные данные могут использоваться наряду с морфологическими для оценки внутривидовой дифференциации.

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

Поступила в редакцию
11/XII 1978

ЛИТЕРАТУРА

- Smithies O. An improved procedure for starch-gel electrophoresis: Further variations in the serum proteins of normal individuals.—Biochem. J., 1959, 71, 3, p. 585—587.
- Markert C. L., Moller F. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic and species specific patterns.—Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 1959, 45, 5, p. 753—763.
- Johnson W. E., Selander R. K. Protein variation and systematics in kangaroo rats (genus *Dipodomys*).—Syst. Zool., 1971, 28, p. 377—405.
- Михалев М. В. Различия в подвижности белковых фракций у близких форм грызунов.—Тр. Ин-та биологии Уральск. фил. АН СССР, 1966, вып. 51, с. 117—121.
- Maurer F. W. Heritability of the plasma transferrin protein in three species of *Microtus*.—Nature, 1967, 215, 5096, p. 95—96.
- Козловский А. И., Хворостянская Л. П., Журкевич Н. М. и др. Стабильность хромосомного набора и первые сведения о генетических вариантах трансферринов полевки-экономки Восточной Сибири.—В кн.: Систематика и цитогенетика млекопитающих. М., Наука, 1975, с. 30—32.
- Журкевич Н. М. Полиморфизм белковых систем крови у некоторых видов млекопитающих Северо-Восточной Сибири.—В кн.: II съезд Всесоюз. териологического об-ва. Реф. докл. М., Наука, 1978, с. 52—54.
- Nadler C. F., Zhurkevich N. M., Hoffmann R. S. et al. Biochemical relationships of some Holarctic voles of the genera *Microtus* and *Clethrionomys* (Rodentia; Arvicolinae).—Can. J. Zool., 1978, v. 56, N 7, p. 1564—1575.
- Жуков В. В. Иммунологические взаимоотношения некоторых форм подсемейства *Microtinae*.—В кн.: Териология. Т. I. Новосибирск, Наука, 1972, с. 26—35.
- Плохинский И. А. Алгоритмы биометрии. М., Изд-во МГУ, 1967. 81 с.
- Hedrick P. W. Genetic similarity and distance: comments and comparisons.—Evolution, 1975, 29, 2, p. 362—366.
- Hedrick P. W. A new approach to measuring genetic similarity.—Evolution, 1971, 25, 2, p. 276—280.

13. Ayala F. I., Tracey M. L., Barr I. G. e. a. Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of the selective neutrality of protein polymorphism.— *Genetics*, 1974, 77, p. 343—384.
14. Половинкина Р. А., Фомичева И. И. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови полевок *p. Microtus* и *p. Clethrionomys*.— *Тр. БИН СО АН СССР*, 1977, вып. 31, с. 200—207.

R. A. Polovinkina, I. I. Fomicheva

THE DIFFERENTIATION ON THE Tf-LOCUS AMONG *MICROTUS*

Polymorphism of transferrins among *M. oeconomus* and *M. gregalis* was analysed by starch-gel electrophoresis. The populations and subspecies in study differ in the electrophoretic mobility of Tf-types, and gene concentrations. *M. oeconomus* had Tf^A, Tf^B and Tf^C and *M. gregalis*—Tf^D, Tf^E, Tf^F, Tf^G and Tf^H. According to the Hedrick's method, genetic distances were calculated for Tf-locus both between different populations and between different subspecies. The Tf-system may be used for estimation of the intraspecific differentiation as well as the morphological criterions.

УДК 612.019 : 612.55+591.543.42

Л. А. КОРЯКИНА

УЧАСТИЕ ДОФАМИНА В ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ СУСЛИКОВ ПРИ ВЫХОДЕ ИЗ СОСТОЯНИЯ ГИПОТЕРМИИ

Роль дофамина в терморегуляции пока мало изучена. Гипотермический эффект дофамина был выявлен при внутрижелудочковом и внутривенном введении крысам и мышам [1, 2]. Однако многие исследователи отмечают его нечеткое и непостоянное действие на температуру тела животных [3, 4].

Никаких сведений об участии дофамина в терморегуляции зимоспящих животных в литературе не обнаружено. Поэтому цель настоящей работы — изучить влияние дофамина на процесс разогревания сусликов при выходе из состояния зимней спячки.

МЕТОДЫ

В эксперименте использовали самцов краснощеких сусликов (*Sittellus erythrogenus major*) весом 250—300 г, отловленных в Новосибирской области. Спящие суслики находились в специальном помещении с температурой 2—3°C. Выход из состояния оцепенения вызывался искусственно, путем перенесения спящих животных с температурой «ядра» тела 4—4,5°C в помещение с температурой 20—21°C, что и служило толчком для пробуждения. Сразу после измерения исходной температуры тела сусликам вводили внутрибрюшинно дофамин (10 мг/кг), избирательный блокатор дофаминовых рецепторов — пимозид (0,25 мг/кг) и предшественник дофамина в биологическом синтезе *l*-ДОФА (20 и 50 мг/кг). Контрольным животным вводили физиологический раствор в объеме 0,5 мл.

Реакцию системы терморегуляции оценивали по изменению температуры ободочной кишки на глубине 8 см и температуры кожи в шейно-межлопаточной области и на бедре. Измерения проводили каждые 15 мин до полного пробуждения животных и достижения состояния нормотермии (до 35°C).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Введение препаратов, стимулирующих и ингибирующих дофаминовые рецепторы, не влияло на продолжительность разогревания выходящих из спячки сусликов (см. таблицу).

При исследовании динамики повышения температуры тела выявлено, что разогревание контрольных и опытных сусликов было одинаковым лишь первые 45 мин. Затем у контрольных животных температура тела начинала интенсивно повышаться. Температура «ядра» тела сусликов, которым вводили дофамин и *l*-ДОФА, через 60 мин после начала опыта отставала от разогревания контрольных животных (рис. 1). Тормозящее влияние дофамина и *l*-ДОФА на разогревание выходящих из гипотермии сусликов сохранялось последующие 15 мин. При этом у животных после введения физиологического раствора температура «ядра» тела была в среднем 25,2±1,2°C, в то же время у опытных сусликов после введения дофамина *l*=16,5±0,9°C, примерно такая же температура была отмечена при действии той и другой дозы *l*-ДОФА, *p*<0,05.

Уже после полного пробуждения сусликов был выявлен значительный термогенный эффект большей дозы *l*-ДОФА, в среднем в течение часа температура «ядра» тела держалась не ниже 42°C. Динамика повышения температуры «ядра» тела сусликов под влиянием пимозиды не отличалась от температурной кривой контрольных животных.

В межлопаточной области процесс разогревания развивался несколько иначе: динамика повышения температуры кожи сусликов, которым вводили 20 мг/кг *l*-ДОФА, не отличалась от температурной кривой контрольных животных. Под влиянием блокатора дофаминовых рецепторов — пимозиды температура в шейно-межлопаточной области сусликов была достоверно выше, чем у контрольных животных. Отста-

Влияние дофамина, ДОФА и блокатора дофаминовых рецепторов — пимозиды на продолжительность выхода сусликов из состояния зимней спячки

Препарат	Доза, мг/кг	Время разогревания до температуры «ядра» тела 35°C M±t мин
Физиологический раствор		106±4,7 (10)
Дофамин	10,0	117±6,0 (5)
<i>l</i> -ДОФА	20,0	117±5,4 (4)
	50,0	100±6,0 (4)
Пимозид	0,25	101±4,0 (4)

Примечания: 1) во всех сериях различия с контролем недостоверны, *p*>0,05; 2) в скобках указано количество животных.

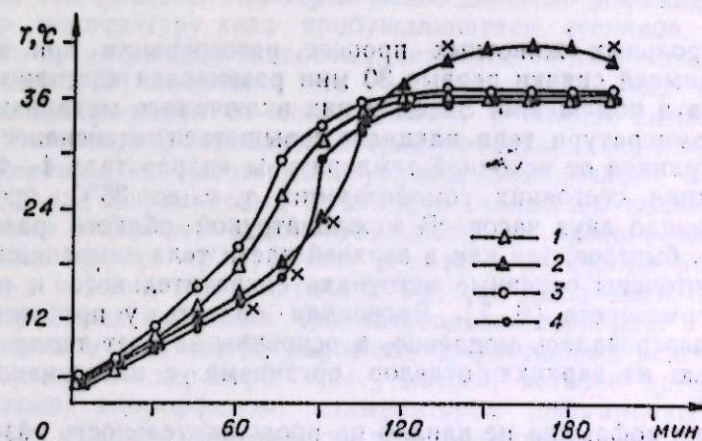


Рис. 1. Влияние стимуляции и ингибирования дофаминовых рецепторов на динамику температуры «ядра» тела пробуждающихся от зимней спячки сусликов.

1 — физиологический раствор, 2 — *l*-ДОФА (50 мг/кг), 3 — пимозид (0,25 мг/кг), 4 — дофамин (10 мг/кг); X — различия с контролем достоверны, *p*<0,05.

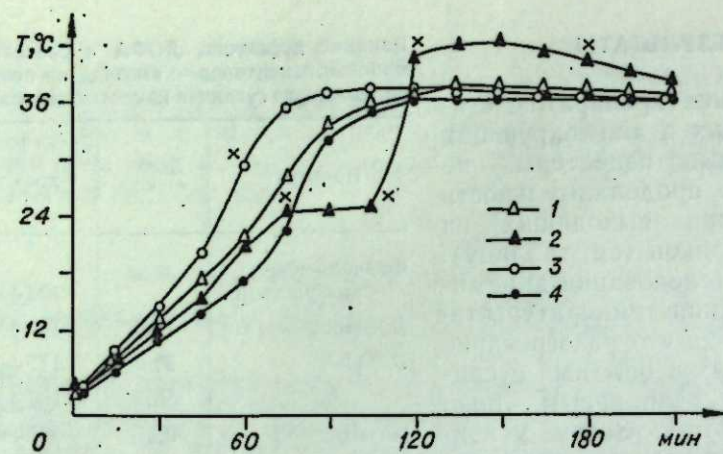


Рис. 2. Влияние стимуляции и ингибирования дофаминовых рецепторов на динамику температуры кожи в межлопаточной области сусликов, пробуждающихся от зимней спячки. Обозначения те же, что и на рис. 1.

вание в разогревании в процессе пробуждения сусликов было отмечено на фоне действия дофамина и *l*-ДОФА в дозе 50 мг/кг (рис. 2). При действии дофамина замедление в разогревании выражалось в снижении скорости роста температуры на 60-й и 75-й минутах после начала пробуждения, $p < 0,05$, которое компенсировалось на последующих этапах выхода сусликов из состояния гипотермии. При введении 50 мг/кг *l*-ДОФА отставание в разогревании происходило не постепенно, как под влиянием дофамина, а проявлялось в ингибировании роста температуры, когда у сусликов более 30 мин температура кожи в межлопаточной области держалась на одном уровне и только затем резким скачком возрастала в среднем с 24°C до 42°C. Гипертермический эффект *l*-ДОФА в межлопаточной области сохранялся более часа. Некоторое повышение температуры после полного пробуждения животных обнаружено и на бедре. У контрольных животных температура на бедре была в среднем около 34°C, под влиянием 50 мг/кг *l*-ДОФА у сусликов температура на бедре достигала 39°C, $p < 0,05$.

ОБСУЖДЕНИЕ

У контрольных животных процесс разогревания при выходе из состояния зимней спячки первые 30 мин развивался пассивно под влиянием тепла в помещении. Затем у них включались механизмы термогенеза, и температура тела начинала повышаться интенсивнее [5]. Разогревание сусликов от исходной температуры «ядра» тела 4–4,5°C и до восстановления состояния гомеотермии, т. е. до 35°C, происходило в среднем около двух часов. В межлопаточной области разогревание развивалось быстрее, так как в верхней части тела зимоспящих животных сосредоточены основные источники сократительного и несократительного термогенеза [6, 7]. Бедренная область у пробуждающихся сусликов разогревалась медленно, в основном за счет тепла переносимого кровью из верхних отделов организма с интенсивной теплопродукцией.

Введение дофамина не влияло на продолжительность разогревания сусликов при пробуждении от зимней спячки. Однако исследование динамики температурной кривой показало, что через 60 и 75 мин после начала разогревания у сусликов, которым вводили дофамин, температура «ядра» тела была достоверно ниже, чем у контрольных животных.

Гипотермический эффект дофамина был выявлен также в межлопаточной области, но не был обнаружен на бедре. После полного пробуждения сусликов температура тела у контрольных и опытных животных не различалась. Наши данные согласуются с результатами, полученными на крысах и мышах: стимуляция дофаминовых механизмов вызывает гипотермию [8, 9]. Однако как в наших экспериментах, так и в опытах на незимоспящих животных ингибирующее действие дофамина было слабым и непродолжительным.

Ряд исследователей отмечает, что при изучении роли биогенных аминов более эффективным является применение их предшественников в биологическом синтезе. Введение 20 мг/кг предшественника дофамина *l*-ДОФА пробуждающимся сусликам вызвало у них такое же снижение температуры «ядра» тела в начале активного разогревания, как введение дофамина. При увеличении дозы *l*-ДОФА до 50 мг/кг гипотермический эффект на температуру «ядра» тела сусликов в процессе разогревания не усиливался, а после полного пробуждения животных отмечено гипертермическое действие препарата. В межлопаточной области под влиянием большей дозы предшественника дофамина сначала также было выявлено отчетливое замедление разогревания, а затем резким скачком температура поднималась до 42°C.

Таким образом, у сусликов в процессе пробуждения был выявлен гипотермический эффект при введении дофамина и двухфазное действие его предшественника *l*-ДОФА: кратковременное ингибирование термогенеза в процессе разогревания, а после полного пробуждения термогенное действие *l*-ДОФА в дозе 50 мг/кг. При стимуляции дофаминовых механизмов у незимоспящих животных исследователи наблюдали снижение ректальной температуры и повышение кожной. На основании этих данных сделан вывод, что дофамин действует только на теплоотдачу, главным образом путем расширения периферических сосудов [9]. В наших экспериментах у пробуждающихся животных при стимуляции дофаминовых механизмов выявлена более низкая температура «ядра» тела и кожи в межлопаточной области. Вместе с тем не обнаружены различия в динамике температуры кожи бедра между опытными и контрольными животными. Поскольку шейно-межлопаточная область по сравнению с бедренной является зоной активного термогенеза, то, по-видимому, менее интенсивное повышение температуры тела при выходе сусликов из состояния зимней спячки на фоне действия дофамина и *l*-ДОФА обусловлено преимущественно угнетением теплопродукции. Тем не менее гипотермическое действие дофаминовых механизмов на температуру тела пробуждающихся сусликов, как и при стимуляции незимоспящих животных, сказывается незначительно.

В работе [10] показано, что роль адренергических механизмов в процессе пробуждения от зимней спячки отчетливо выявляется при введении блокатора β -адренорецепторов пропранолола, когда разогревание выходящих из гипотермии сусликов замедлялось почти вдвое. Однако блокада дофаминовых рецепторов пимозидом вызывала у пробуждающихся животных кратковременный, но противоположной направленности эффект — у сусликов в начале активного разогревания температура кожи в межлопаточной области была достоверно выше, чем у контрольных животных. Это наблюдение совпадает с литературными данными о том, что блокирование дофаминовых рецепторов снижает понижение температуры тела у мышей, которое предварительно было вызвано апоморфином, стимулятором дофаминовых рецепторов [11]. Но действие пимозиды на терморегуляцию сусликов в наших экспериментах и при введении мышам оказывается незначительным.

В опытах выявлен значительный термогенный эффект *l*-ДОФА на температуру тела сусликов после полного пробуждения от зимней спячки. Поскольку при изучении роли дофаминовых механизмов в про-

цессе разогревания не отмечено гипертермическое действие дофамина, можно предполагать, что значительный термогенный эффект *l*-ДОФА на температуру тела сусликов после их пробуждения обусловлен стимуляцией не дофаминовых рецепторов, а адренорецепторов. Дофамин, образовавшийся из *l*-ДОФА, в свою очередь является предшественником норадреналина.

В литературе не обнаружены данные о скорости превращения дофамина в норадреналин у животных, впадающих в зимнюю спячку. Но, поскольку содержание, распределение и обмен катехоламинов в мозге у них не отличается от уровня и обмена катехоламинов у незимоспящих животных, можно полагать, что и биологический синтез норадреналина у сусликов соответствует по скорости превращения катехоламинов в мозге у крыс, мышей и кроликов. В [12] показано, что превращение *l*-ДОФА в дофамин и последнего соответственно в норадреналин в мозге крыс происходит достаточно быстро и уже через 2 ч содержание норадреналина в ряде отделов мозга значительно повышается. До момента восстановления гомеотермии у сусликов проходит около 2 ч, этот промежуток времени может быть вполне достаточным для образования повышенного содержания норадреналина в их мозге.

Выраженное термогенное действие адреномиметиков на животных, выходящих из глубокой гипотермии, которое, по-видимому, связано с повышенной чувствительностью системы терморегуляции к катехоламинам, показано в [10, 13]. Возможно, интенсивное повышение температуры тела после полного пробуждения сусликов обусловлено увеличением уровня норадреналина в мозге в результате его биосинтеза из экзогенного *l*-ДОФА.

Таким образом, стимуляция дофаминовых рецепторов ингибирует разогревание пробуждающихся от зимней спячки сусликов. Однако действие это выражено очень слабо, и, возможно, роль дофаминовых механизмов в процессе поддержания гипотермии, характерной для зимней спячки, относительно невелика.

Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию 27/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Brittain R. T., Handley S. L. Temperature changes produced by the injection of catecholamines and 5-hydroxytryptamine into the cerebral ventricles of the conscious mouse.— *J. Physiol.*, 1967, 402, p. 805—813.
2. Bruinvels J. Effects of noradrenaline, dopamine and 5-hydroxytryptamine on body temperature in the rat after intracisternal administration.— *Neuropharmacology*, 1970, 9, p. 277—282.
3. Myers R. D., Yaksh T. L. Feeding and temperature responses in the unrestrained rat after injections cholinergic and aminergic substances into the cerebral ventricles.— *Physiol. Behav.* 1968, 3, 917—928.
4. Nakamura K., Thoenen H. Hypothermia induced by intraventricular administration of 6-hydroxydopamine in rats.— *Eur. J. Pharmacol.* 1971, 16, p. 46—54.
5. Якименко М. А., Полова Н. К. Об источниках теплопродукции при выходе животных из состояния зимней спячки.— *Бюлл. экп. биол. и мед.*, 1977, 8, с. 213—215.
6. Слоини А. Д. О физиологических механизмах природных адаптаций животных и человека. М.—Л., Наука, 1964.
7. Иванов К. П. Мышечная система и химическая терморегуляция. М.—Л., Наука, 1965.
8. Kruk Z. L. The effect of drug acting on dopamine receptors on the body temperature of the rat.— *Life Sci.*, 1972, 11, p. 845—850.
9. Lagerspetz K. Y. H., Tirri R., Tarkkonen H., Julku H. Temperature regulation and brain monoamines.— *Med. Biol.*, 1974, 52, p. 181—188.

10. Корякина Л. А. Особенности влияния адреномиметиков на температурные реакции зимоспящих краснощеких сусликов.— В кн.: Теоретические проблемы действия низких температур на организм. Л., 1975, с. 120.
11. Fuxe K., Sjöqvist F. Hypothermic effect of apomorphine in the mouse.— *J. Pharmac. Pharmac.*, 1972, 23, p. 702—705.
12. Glowinski J., Iversen L. L. Regional studies of catecholamines in the rat brain.— *J. Neurochemistry*, 1966, 13, p. 655—659.
13. Корякина Л. А. Некоторые функциональные особенности адренергических механизмов зимоспящих сусликов. Канд. дис. Новосибирск, 1976. 125 с.

L. A. Koryakina

THE PARTICIPATION OF DOPAMINE IN THE THERMOREGULATION IN GROUND SQUIRRELS DURING THE WITHDRAWAL FROM THE HYPOTHERMIA

The effect of dopamine (10 mg/kg), selective blocker of dopamine receptors, pimozide (0.25 mg/kg) and dopamine precursor in the biogenic synthesis *l*-DOPA (20 and 50 mg/kg) on the process of the ground squirrels warming of *Citellus erythrogenys* was studied under the condition of the evoked arousal from hibernation. Injection of drugs stimulating and inhibiting dopamine receptors did not influence on the time of the rearming of arousing animals. The hypothermic effect of dopamine and biphasic action of its precursor, *l*-DOPA, were found: short-time inhibition of the thermogenesis in the process of the active rearming, and, after the complete arousal, there was a thermogenous effect of *l*-DOPA in the dose of 50 mg/kg. The data obtained permit to suppose that the stimulation of dopamine receptors inhibits the warming of arousing ground squirrels. However, this effect is weak and, possibly, the role of dopamine mechanisms in the process of maintenance of hypothermy characteristic for hibernation is relatively small.

УДК 632.937

С. А. БАХВАЛОВ, Г. В. ЛАРИОНОВ, В. Н. ЖИМЕРКИН, О. А. ЧЕРНЯВСКАЯ

РАЗВИТИЕ ИНДУЦИРОВАННОГО ЯДЕРНОГО ПОЛИЭДРОЗА У МОНАШЕНКИ (*LEPIDOPTERA, ORGYIDAE, LYMANTRIA MONACHA L.*) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Вирусные эпизоотии при вспышках массового размножения шелкопряда-монашенки являются, как правило, основным фактором снижения его численности [1]. Возможно, главная причина возникновения вирусных эпизоотий — активация латентной вирусной инфекции в популяциях насекомых под воздействием неблагоприятных внешних условий [2]. Поэтому важно изучить механизм индукции и последующее развитие заболевания в организме насекомого-хозяина. Работ по активизирующему воздействию физических и химических факторов на скрытые вирусы у насекомых проведено достаточно [3, 4], но вопросы развития инфекции, и в частности динамика патоморфологических изменений в организме насекомого при индукции скрытого вирусноносительства, во многом не ясны [5].

Данная работа посвящена результатам исследований развития индуцированного ядерного полиэдроза у гусениц монашенки путем воздействия на них пониженных температур.

Опыты проводили с насекомыми, выращенными в лабораторных условиях из яиц, взятых в очагах массового размножения вредителя в ленточных борках Алтайского края. Чтобы исключить заражение гусениц за счет внешнего загрязнения хориона вирусосодержащим материалом, поверхность яиц, из которых выводили гусениц, обрабатывали 2%-ным раствором NaOH в течение 3—4 мин, после чего яйца промывали проточной водопроводной водой. Гусениц выращивали на хвое из насаждений, где данный вредитель не встречался.

Вирусную инфекцию провоцировали у гусениц третьего возраста действием пониженной температуры (+4°C) в течение 48 ч. Насекомых, подвергнутых температурной обработке, делили на две группы. Первую группу гусениц в количестве 100 особей выращивали до имаго (в стеклянных 20-литровых цилиндрах по 10 особей в каждом) с целью изучения динамики развития признаков заболевания. Гусениц второй группы в количестве 50 особей использовали в качестве объектов патогистологических исследований и выращивали каждую отдельно в стеклянных сосудах по 0,25 л. В случае обнаружения у гусениц первой группы симптомов заболевания их изолировали от остальных и далее содержали по одной особи, а оставшихся гусениц переносили в другой цилиндр.

У гусениц второй группы отбор гемолимфы и органов для гистологических исследований проводили через каждые 24 ч, а у гусениц первой группы только в случае проявления признаков вирусного заболевания. Диагностику и гистологический анализ проводили по общепринятой методике [1, 6] с помощью световой и электронной микроскопии.

Для электронно-микроскопического исследования образцы органов фиксировали в 2,5%-ном глютаральдегиде в течение 3 ч с последующей дофиксацией (1 ч) 1%-ным OsO₄. После обезвоживания образцов в спиртах возрастающей крепости их заключали в эпон 812. Срезы готовили на ультрамикротоме BS-490 А, контрастирование осуществляли цитратом свинца и уранилацетатом. Срезы просматривались на электронном микроскопе ЭМВ-100Л.

Выращивание и исследование контрольных гусениц проводили аналогично опытному варианту.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Опыты показали, что пониженные температуры могут вызвать у насекомых активную форму ядерного полиэдроза в результате провокации скрытого вируса. Так, в первой опытной партии гусениц вирусное заболевание развилось у 38% особей, а в контроле у 5%. Внешние симптомы и продолжительность заболевания, вызванного действием пониженной температуры на гусениц шелкопряда-монашенки, у большинства из них были такими же, как и в опытах с искусственным заражением [7]. Инкубационный период у основной массы гусениц составлял 9—12 дней. У некоторых подопытных насекомых заболевание проявлялось достаточно быстро, тогда как у других инфекция развивалась медленно вплоть до куколочной стадии (рис. 1). Эти результаты косвенно подтверждают наличие индивидуальной чувствительности насекомых в зависимости от их физиологического состояния. Характерно, что у значительной части гусениц как в опыте, так и в контроле (63% и 60% соответственно) полиэдрозу сопутствовало бактериальное заражение с типичной картиной смешанной инфекции.

Гистологические исследования показали, что патологические изменения в клетках, связанные с проявлением вируса, весьма растянуты

по времени после воздействия индуктора. Появляются они, как правило, в клетках жирового тела и эпителия трахей, реже в клетках гиподермы. Изменения в клетках аналогичны тем, которые происходят при искусственном заражении ядерным полиэдрозом [8, 9]. Характерно, что в начальный период признаки поражения вирусом ядерного полиэдроза отмечаются в отдельных или нескольких рядом лежащих клетках указанных органов. С развитием инфекции количество таких клеток быстро растет до общего поражения органа.

Нами прослежена динамика репродукции вируса в ядрах клеток разных органов, начиная от первых патологических признаков до конечной стадии (рис. 2). Выявлено, что патоморфологические изменения в клетках гемолимфы, а также в ганглиях нервной системы и яичниках начинаются в период, когда клетки жирового тела, эпителия трахей и гиподермы поражены вирусом. В литературе имеются данные, что шелкоотделительные железы, мальпигиевы сосуды, мышечная ткань не поражаются вирусом, а образование полиэдров в них может идти только за счет эпителия трахей [10]. Однако некоторые авторы сообщают о поражении собственных клеток названных органов [11, 12]. При исследованиях мальпигиевых сосудов, мышц и шелкоотделительных желез мы отмечали поражение вирусом только эпителия трахей, входящих в данные органы, тогда как репликация вируса или его присутствия в собственных клетках органов не зафиксирована (рис. 3). В нервной ткани наряду с клетками эпителия трахей репликация вируса происходит в ядрах глии, а в яичниках — в их оболочках (рис. 4, 5). Не обнаружено присутствия или репликации вируса в семенниках и в клетках

Кол-во особей насекомого с развившейся вирусной инфекцией



Рис. 1. Развитие вирусной инфекции у гусениц после индукции.

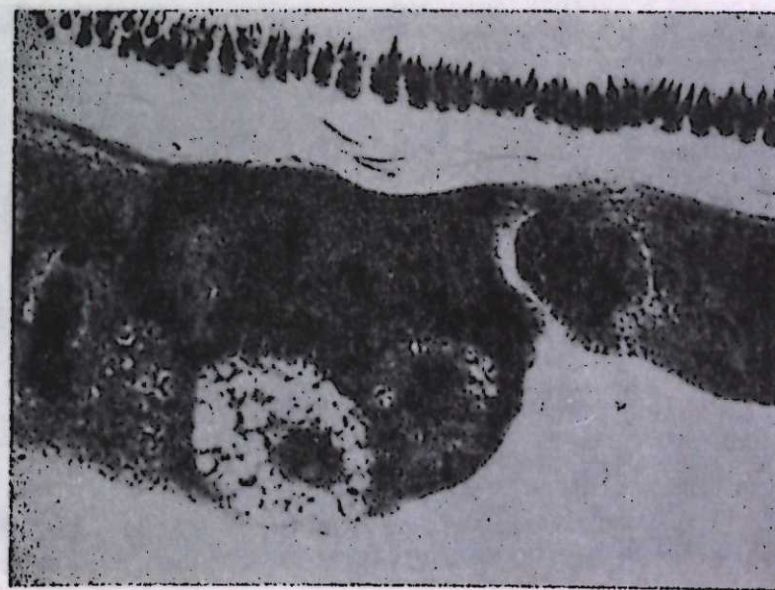


Рис. 2. Гиподерма гусеницы, пораженная полиэдрозом. Видны сильно гипертрофированные клетки на различных стадиях инфекционного процесса и здоровые клетки. Гематоксилин-эозин. X1200.

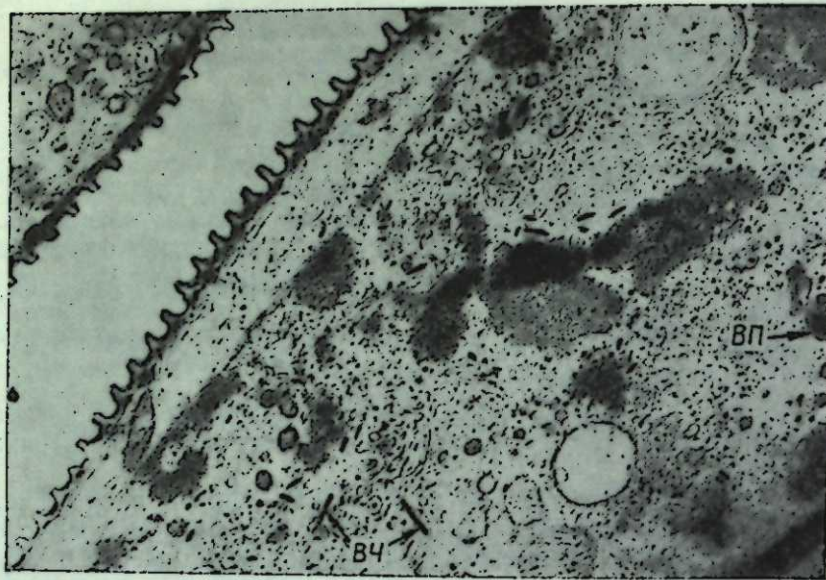


Рис. 3. Эпителиальная клетка трахей с реплицирующимся вирусом в мальпигиевом сосуде.
ВЧ — вирусные частицы, ВП — вирусный пучок из 4 частиц. $\times 13\,000$.

средней кишки, хотя некоторыми работами установлено, что при искусственном инфицировании клетки средней кишки являются первичным местом размножения вируса [13].

Разрушение пораженных клеток и выход из них вируса происходит только в конечной фазе генерализованной инфекции, когда большинство чувствительных клеток поражено вирусом. В начальный период инфекционного процесса подобного явления, как это утверждает С. Гершензон [14], мы не наблюдали, так же как и выхода вирионов из клеток через функционирующую мембрану или проникновения их в здоровые клетки. Наши данные не согласуются с представлениями о механизме

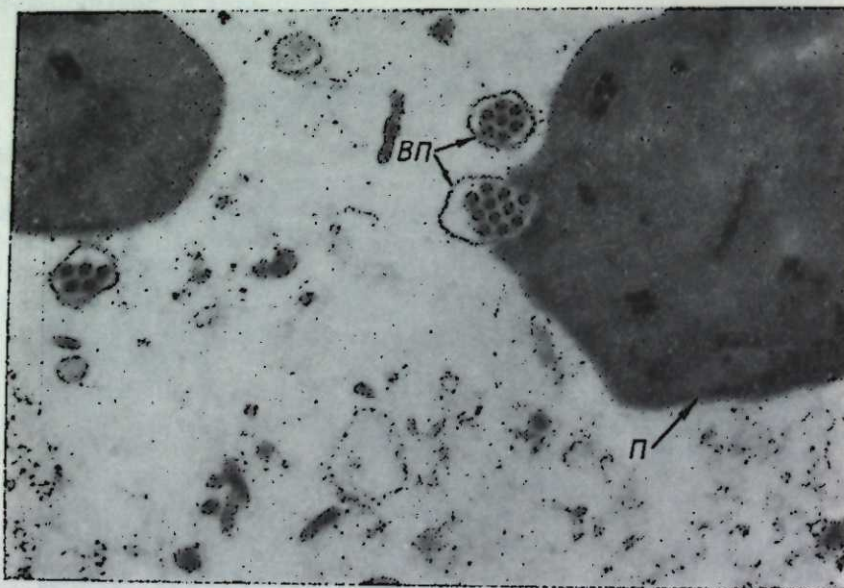


Рис. 4. Репликация вируса с образованием полиэдров в ядре клетки оболочки яичника.
ВП — вирусные палочки, П — полиэдр. $\times 40\,000$.

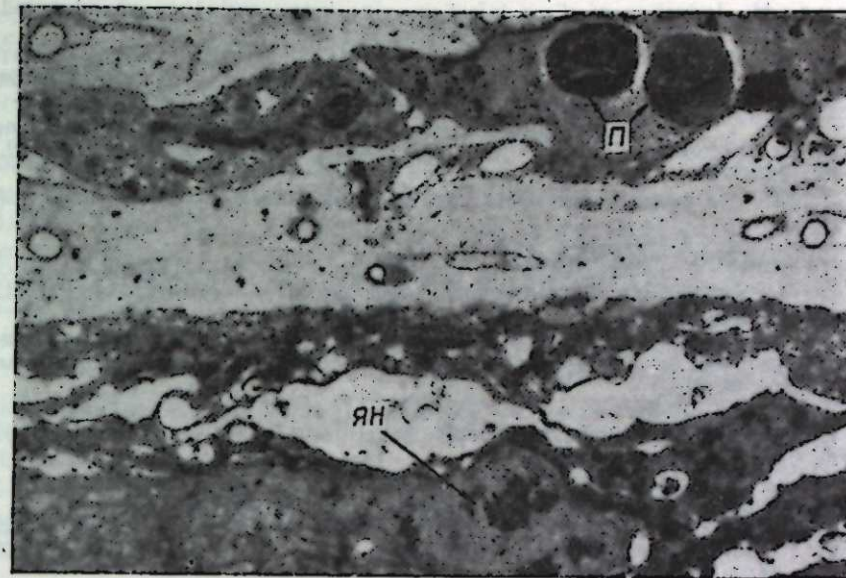


Рис. 5. Нервный ганглий гусеницы.
В ядре глияльной клетки реплицируется вирус. Ядро нервной клетки не поражено.
П — полиэдр, ЯН — ядро нервной клетки. $\times 2000$.

распространения вирусов в организме насекомого-хозяина [14]. Более вероятно, что в большинстве чувствительных клеток индуцируется собственный скрытый вирус.

ВЫВОДЫ

1. Воздействие пониженной температуры на гусениц шелкопряда-монашенки провоцирует у них развитие острой вирусной инфекции.
2. Развитие индуцированного полиэдроза у гусениц шелкопряда-монашенки в результате воздействия пониженной температуры имеет большой временной диапазон, что, вероятно, связано с физиологическим состоянием каждого насекомого.
3. Внешние симптомы и патоморфологические изменения клеток в результате активации латентной вирусной инфекции гусениц не отличались от таковых при искусственном заражении вирусом.
4. Репликация вируса в шелкоотделительных железах, мальпигиевых сосудах и мышечной ткани отмечалась только в клетках эпителия трахей, входящих в эти органы.
5. У значительной части особей с развившимся полиэдрозом в результате действия пониженной температуры заболевание протекало в виде смешанной инфекции.
6. На основании исследований можно предполагать, что большая часть чувствительных к вирусу клеток поражается за счет индуцирования собственного скрытого вируса.

Биологический институт
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
22/V 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Вейзер Я. Микробиологические методы борьбы с вредными насекомыми. М., 1972. 639 с.
2. Тарасевич Л. М. Вирусы насекомых. М., 1975. 198 с.

3. Aruga H. Induction of virus infection.— In: Insect pathology an advanced treatise. v. 1, N. Y.—London, 1963, p. 499—530.
4. Карпов А. Е., Карабаш Ю. А., Гвоздяк Р. И. Активации энтомопатогенов как метод борьбы с вредными насекомыми — фитофагами.— В кн.: Микробиологические методы защиты растений. Кишинев, 1976, с. 144—145.
5. Ландау С. М. Размножения активированного охлаждением вирусом ядерного полиэдроза у гусениц *Bombyx mori*.— Микробиологический журнал, 1970, 32, № 3, с. 350—354.
6. Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М., Мир, 1969, 164 с.
7. Krieg A. Arthropodenviren. Stuttgart, 1973, 328 s.
8. Vail P., Hall I. Histopathology of a nucleo-polyhedrosis in larval of the cabbage looper *Trichoplusia nirelated to symptom and mortality*.— J. Invertebr. Pathol., 1969, 13, n. 2, с. 188—198.
9. Смирнов О. В., Жеребцова Э. Н. Внутриклеточное развитие вируса ядерного полиэдроза чешуекрылых насекомых.— Тр. Всесоюзн. НИИ защиты растений, 1974, 42, с. 61—69.
10. Степане И., Сэвулеску А., Плоае П. Изменения ядра при полиэдрозе гусениц нового шелкопряда *Stilpnotia salicis L.*— В кн.: О природе вирусов. М., 1966, с. 110—123.
11. Jebamani R., Subramaniam T. Studies on the nuclear polyhedrosis of *Heliothis armigera* (Hbn).— Agr. J., 1974, 61, N 10—12, p. 957—961.
12. Jacob A., Subramaniam T. Histopathology of tobacco caterpillar *Spodoptera litura F.*, infected with a nuclear polyhedrosis virus.— Agr. Res. J. Kerala, 1973, 11, N 2, p. 114—118.
13. Tanada Y., Hess R. Development of a nuclear polyhedrosis virus in midgut cells and penetration of virus into the hemocoel of the armyworm *Pseudaletia unipuncta*.— J. Invertebr. Pathol., 1976, 28, N 1, p. 67—76.
14. Гершензон С. М. О начальных этапах развития полиэдренной болезни насекомых.— Вопросы вирусологии, 1956, № 2, с. 97—101.

S. A. Bakhvalov, G. V. Larionov, V. N. Zhimerikin,
O. A. Chernjavskaĭ

DEVELOPMENT OF INDUCED NUCLEAR POLYHEDROSIS
OF NUN MOTH (*LEPIDOPTERA, ORGYIDAE, LYMANTRIA MONACHA L.*)
IN EXPERIMENTAL CONDITIONS

The symptomatology and the cellular pathology of disease of the nuclear polyhedrosis, induced in larval of nun moth by the suboptimal temperature does not differ from its of nuclear polyhedrosis induced by artificial infection.

In the beginning of disease the viruses replicated in the cells of the fat body, of the epithelium of tracheas, of the hypoderm, and in the cells of haemolymph and after that in the cells of neuroglia and the sheath of ovary.

The appearance of free viruses and polyhedrons in intercellular space was observed only disruption of cells in the finishing stage of disease.

УДК 575.41 : 575.182 : 517.9

О. З. КАГАНОВА

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЕЙСТВИЯ ОДНОЙ ФОРМЫ
ЭМБРИОНАЛЬНОГО ОТБОРА
(математическая модель)

В предыдущей нашей работе [1] предложена модель динамики генотипов, явным образом учитывающая (в отличие от классических уравнений математической генетики) попарный характер оплодотворе-

ния в процессе воспроизводства популяций. Коэффициенты жизнеспособности зигот в этой модели могут зависеть не только от генотипов самих зигот, но и от генотипов их родителей. Это дает возможность исследовать динамику генетической структуры при различных видах эмбрионального отбора. Роль, возможные типы и механизмы реализации эмбрионального отбора активно обсуждаются в литературе [2—4]. Имеется достаточно много свидетельств, что у млекопитающих возможна такая форма отбора, при которой потомки с генотипом, по некоторым локусам отличающимся от материнского, обладают большей жизнеспособностью, чем потомки одинакового с матерью генотипа [3, 5—7]. В статье рассматриваются популяционные последствия действия именно такого отбора — в простейшем варианте двухаллельного гена, а также некоторый частный случай взаимодействия двух форм отбора: названного эмбрионального, определяющегося взаимодействием «мать — плод», и обычного отбора по жизнеспособности, зависящего лишь от генотипа самой зиготы. Математические модели рассматриваемого здесь эмбрионального отбора уже строились [2, 5, 8], но ни в одной из этих работ не проведен достаточно полный анализ возможных режимов динамики генотипов.

МОДЕЛЬ И РЕЗУЛЬТАТЫ

Пусть $x(t)$, $y(t)$, $z(t)$ — численности генотипов A_1A_1 , A_1A_2 , A_2A_2 соответственно в каждом из полов двуполой панмиксной популяции с аутосомным геном и непрекрывающимися поколениями. Коэффициенты жизнеспособности $\alpha_{ij,he}^{ih}$ — это доли доживших до следующего цикла размножения потомков с генотипом A_iA_h , сформированных у родительской пары $\varphi \{A_iA_j\} \times \sigma \{A_hA_e\}$. Считается, что $\alpha_{i,i,i}^{ih} = \alpha^{ih}$, если $j \neq k$, и $\alpha_{i,h,he}^{ih} = \alpha_{ih}\alpha^{ih}$, если $j = k$. При этом α_{ih} характеризуют отбор из-за частичной несовместимости «мать — плод» при совпадении их генотипов, а α^{ih} — отбор, зависящий от собственного генотипа потомка. Потенциальная плодовитость всех самок одинакова и равна $2h$. Численности потомков в одном помете для всех типов родительских пар представлены в табл. 1. При этом динамика численности генотипов описывается уравнениями [1]

$$x(t+1) = \frac{1}{N(t)} \left[\alpha_{11}\alpha^{11}hx^2 + \frac{1}{2}(1 + \alpha_{11})\alpha^{11}hxy + \right. \\ \left. + \frac{1}{4}\alpha^{11}hy^2 \right] = \frac{1}{N(t)} f_1(x, y, z),$$

$$y(t+1) = \frac{1}{N(t)} \left[\frac{1}{2}(1 + \alpha_{12})\alpha^{12}hxy + \frac{1}{2}\alpha_{12}\alpha^{12}hy^2 + \right. \\ \left. + 2\alpha^{12}hyz + \frac{1}{2}(1 + \alpha_{12})\alpha^{12}hyz \right] = \frac{1}{N(t)} f_2(x, y, z),$$

$$z(t+1) = \frac{1}{N(t)} \left[\frac{1}{4}\alpha^{22}hy^2 + \frac{1}{2}(1 + \alpha_{22})\alpha^{22}hyz + \right. \\ \left. + \alpha_{22}\alpha^{22}hz^2 \right] = \frac{1}{N(t)} f_3(x, y, z),$$

где $N(t) = x(t) + y(t) + z(t)$.

Переход к частотам генотипов $\xi_1 = x/N$, $\xi_2 = y/N$, $\xi_3 = z/N$ приводит к уравнениям

$$\xi_i(t+1) = \frac{f_i(\xi_1(t), \xi_2(t), \xi_3(t))}{\sum_{j=1}^3 f_j(\xi_1(t), \xi_2(t), \xi_3(t))}, \quad i = 1, 2, 3,$$

Таблица 1

Теоретические значения численности потомков в одном помете для всех видов родительских пар (1) и эмпирические данные П. Халла [5] по средним величинам пометов

Родительские пары $\varphi \times \sigma$	Численности потомков в одном помете			Средняя величина помета
	A_1A_1	A_1A_2	A_2A_2	
$A_1A_1 \times A_1A_1$	$2\alpha_{11}\alpha^{11}h$	$\alpha^{12}h$		8,026
$A_1A_1 \times A_1A_2$	$\alpha_{11}\alpha^{11}h$	$2\alpha^{12}h$		8,324
$A_1A_1 \times A_2A_2$		$\alpha_{12}\alpha^{12}h$		7,689
$A_1A_2 \times A_1A_1$	$\alpha^{11}h$	$\alpha_{12}\alpha^{12}h$		8,314
$A_1A_2 \times A_1A_2$	$\frac{1}{2}\alpha^{11}h$	$\alpha^{12}h$	$\frac{1}{2}\alpha^{22}h$	7,667
$A_1A_2 \times A_2A_2$		$\alpha_{12}\alpha^{12}h$	$\alpha^{22}h$	7,829
$A_2A_2 \times A_1A_1$		$2\alpha^{12}h$		8,194
$A_2A_2 \times A_1A_2$		$\alpha^{12}h$		7,451
$A_2A_2 \times A_2A_2$		$\alpha_{22}\alpha^{22}h$	$2\alpha_{22}\alpha^{22}h$	8,098

из которых, учитывая связь $\xi_1 + \xi_2 + \xi_3 = 1$, можно оставить два, например, для частот гомозигот. Представляя эти уравнения в виде разностных, а разностные заменяя дифференциальными и сохраняя за переменными обозначения x, z , получаем уравнения для частот гомозигот

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{4} \alpha^{11}h + \frac{1}{4} (2\alpha_{11}\alpha^{11} - \alpha^{11} - 2\alpha_{12}\alpha^{12} - \alpha^{22})hx - \\ &\quad - \frac{1}{2} \alpha^{11}hz - \frac{1}{4} (\alpha^{11} + 2\alpha^{12} - 2\alpha_{12}\alpha^{12} - 2\alpha^{22})hx^2 - \\ &\quad - \frac{1}{2} (\alpha_{11}\alpha^{11} - \alpha^{11} - \alpha_{12}\alpha^{12} + \alpha^{12} + \alpha_{22}\alpha^{22})hxz + \\ &\quad + \frac{1}{4} \alpha^{11}hz^2 - \frac{1}{4} (2\alpha_{11}\alpha^{11} - \alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \alpha^{22})hx^3 + \frac{1}{2} (\alpha_{11}\alpha^{11} - \\ &\quad - 2\alpha^{12} + \alpha_{22}\alpha^{22})hx^2z - \frac{1}{4} (\alpha^{11} - 2\alpha^{12} - \alpha^{22} + 2\alpha_{22}\alpha^{22})hxz^2, \\ \frac{dz}{dt} &= \frac{1}{4} \alpha^{22}h - \frac{1}{2} \alpha^{22}hx - \frac{1}{4} (\alpha^{11} + 2\alpha_{12}\alpha^{12} + \alpha^{22} - 2\alpha_{22}\alpha^{22})hz + \\ &\quad + \frac{1}{4} \alpha^{22}hx^2 - \frac{1}{2} (\alpha_{11}\alpha^{11} + \alpha^{12} - \alpha_{12}\alpha^{12} - \alpha^{22} + \alpha_{22}\alpha^{22})hxz + \\ &\quad + \frac{1}{4} (2\alpha^{11} + 2\alpha_{12}\alpha^{12} - 2\alpha^{12} - \alpha^{22})hz^2 - \frac{1}{4} (2\alpha_{11}\alpha^{11} - \alpha^{11} - \\ &\quad - 2\alpha^{12} + \alpha^{22})hx^2z + \frac{1}{2} (\alpha_{11}\alpha^{11} - 2\alpha^{12} + \alpha_{22}\alpha^{22})hxz^2 - \\ &\quad - \frac{1}{4} (\alpha^{11} - 2\alpha^{12} - \alpha^{22} + 2\alpha_{22}\alpha^{22})hz^3. \end{aligned} \quad (1)$$

По смыслу переменных поведение системы рассматривается в ограниченной области — «треугольнике частот» $0 \leq x \leq 1, 0 \leq z \leq 1, x + z \leq 1$. Легко заметить, что заменой масштаба времени $\tau = \frac{1}{4} \alpha^{11} ht$ (а такая замена всегда возможна, так как не имеет смысла считать сразу все $\alpha^{11} = 0$) система (1) сводится в общем случае к пятипараметрической.

Рассмотрим результаты исследования системы (1) для двух частных случаев.

I. Действует только эмбриональный отбор, связанный с несовместимостью: $\alpha^{11} = \alpha^{12} = \alpha^{22} = 1$. Система (1) сводится к

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= 1 + 2(\alpha_{11} - \alpha_{12} - 1)x - 2z + (2\alpha_{11} - 1)x^2 - \\ &\quad - 2(\alpha_{11} - \alpha_{12} + \alpha_{22})xz + z^2 - 2(\alpha_{11} - 1)x^3 + \\ &\quad + 2(\alpha_{11} - 2 + \alpha_{22})x^2z - 2(\alpha_{22} - 1)xz^2, \end{aligned} \quad (2)$$

$$\begin{aligned} \frac{dz}{d\tau} &= 1 - 2x - 2(\alpha_{12} + 1 - \alpha_{22})z + x^2 - 2(\alpha_{11} - \alpha_{12} + \alpha_{22})xz + \\ &\quad + (2\alpha_{12} - 1)z^2 - 2(\alpha_{11} - 1)x^2z + 2(\alpha_{11} - 2 + \alpha_{22})xz^2 - 2(\alpha_{22} - 1)z^3. \end{aligned}$$

Пространство параметров этой системы представляет собой единичный куб. Точки (1, 0) и (0, 1) в фазовой плоскости всегда являются стационарными для системы (2); кроме них в треугольнике частот может существовать от одной до трех «полиморфных» стационарных точек.

Разбиение пространства параметров на области с различными типами качественного поведения показано на рис. 1. Неравенства, задающие эти области, и соответствующие типы фазовых портретов приведены в табл. 2.

Аналитическое выражение для бифуркационной поверхности $\alpha_{12} = \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})$ найдено только для симметричного случая $\alpha_{11} = \alpha_{22}$. При этом $\varphi(\alpha_{11}, \alpha_{11}) = \alpha_{11} + (\alpha_{11} - 1) / \sqrt{\alpha_{11}}$ и, в частности, точка P на рис. 1 имеет координаты $\alpha_{11}^P = 0,57$. Расположение поверхности $\alpha_{12} = \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})$ в несимметричном случае можно представить исходя из результатов численного исследования. Пересечение этой поверхности с плоскостью $\alpha_{12} = 0$ проходит через точки N, R, P, S и Q. Координаты для P уже указаны. Координаты для точки S — α_{11} между 0,54 и 0,55, $\alpha_{22} = 0,5$, для Q — α_{11} между 0,51 и 0,52, $\alpha_{22} = 0$, точки R и N симметричны точкам S и Q соответственно относительно прямой $\alpha_{11} = \alpha_{22}$. Если учесть, что точка K имеет координаты $\alpha_{11} = 0,5, \alpha_{22} = 0,5$, а точка L — $\alpha_{11} = 0,5, \alpha_{22} = 0$, то видно, что области KSQLDI, SKRPI и KMNRIF малы по сравнению с другими областями.

Координаты полиморфных стационарных состояний найдены тоже лишь для $\alpha_{11} = \alpha_{22}$:

$$P_1 = (x_1, x_1),$$

где x_1 — корень уравнения $4(\alpha_{12} - \alpha_{11})x^2 + 2(\alpha_{11} - \alpha_{12} - 2)x + 1 = 0$; $P_2 = (x_2, z_2)$ и $P_2^1 = (z_2, x_2)$,

$$\begin{aligned} x_2 &= \frac{1}{2} \frac{(1 - \alpha_{11}) - \alpha_{11}(\alpha_{11} - \alpha_{12})}{(1 - \alpha_{11})^2} + \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\alpha_{11}(\alpha_{11} - \alpha_{12})^2 - (1 - \alpha_{11})}{(\alpha_{11} - 1)^3}}, \\ z_2 &= \frac{1}{2} \frac{(1 - \alpha_{11}) - \alpha_{11}(\alpha_{21} - \alpha_{12})}{(1 - \alpha_{11})^2} - \frac{1}{2} \sqrt{\frac{\alpha_{11}(\alpha_{11} - \alpha_{12})^2 - (1 - \alpha_{11})}{(\alpha_{11} - 1)^3}}. \end{aligned}$$

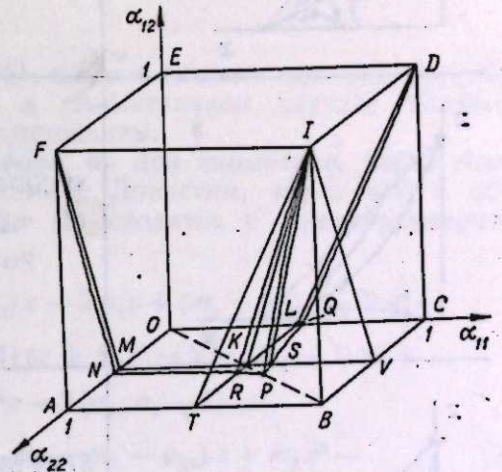
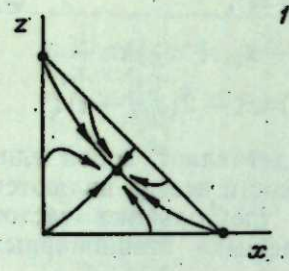
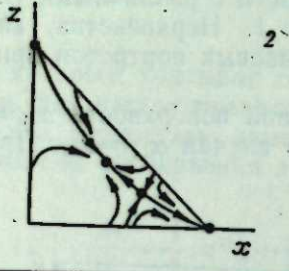
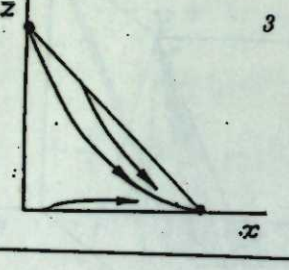
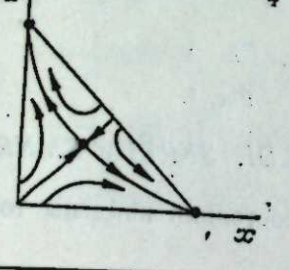
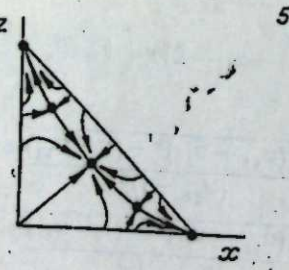
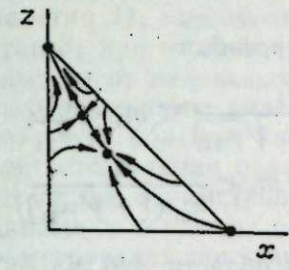
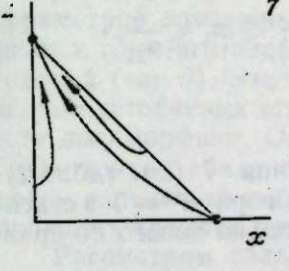


Рис. 1.

Типы фазовых портретов	Области пространства параметров и задающие их неравенства
1	2
	МКЛОЕФИД: $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{11}-1\}$ $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{22}-1\}$
	КСQLДИ: $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{22}-1\}$ $\alpha_{12} < 2\alpha_{11}-1$ $\alpha_{12} > \max\{0, \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})\}$
	СVCQDI: $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{22}-1\}$ $\alpha_{12} < \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})$
	SPRTBVI: $\alpha_{12} < 2\alpha_{11}-1$ $\alpha_{12} < 2\alpha_{22}-1$ $\alpha_{12} < \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})$
	SKRPI: $\alpha_{12} < 2\alpha_{11}-1$ $\alpha_{22} < 2\alpha_{22}-1$ $\alpha_{12} > \max\{0, \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})\}$

1	2
	КМНРИФ: $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{11}-1\}$ $\alpha_{12} < 2\alpha_{22}-1$ $\alpha_{12} > \max\{0, \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})\}$
	НАТРИФ: $\alpha_{12} \geq \max\{0, 2\alpha_{11}-1\}$ $\alpha_{12} < \varphi(\alpha_{11}, \alpha_{22})$

Как показано в табл. 2 (тип 5), когда в системе есть три полиморфизма, «центральный» (т. е. P_1 в симметричном случае) является устойчивым, а «нецентральные» неустойчивы.

II. Действуют обе формы отбора, но при симметрии, когда гомозиготы неразличимы: $\alpha_{11} = \alpha_{22}$, $\alpha^{11} = \alpha^{22}$. Допустим, что $\alpha^{12} \neq 0$, и обозначим $m_1 = \alpha^{11}/\alpha^{12} = \alpha^{22}/\alpha_{12}$. Тогда (1) сводится к трехпараметрической системе

$$\begin{aligned} \frac{dx}{d\tau} &= m_1 + 2(\alpha_{11}m_1 - m_1 - \alpha_{12})x - 2m_1z + (m_1 + 2\alpha_{12} - 2)x^2 - \\ &\quad - 2(2\alpha_{11}m_1 - m_1 - \alpha_{12} + 1)xz + m_1z^2 - 2(\alpha_{11}m_1 - 1)x^3 + \\ &\quad + 4(\alpha_{11}m_1 - 1)x^2z - 2(\alpha_{11}m_1 - 1)xz^2, \\ \frac{dz}{d\tau} &= m_1 - 2m_1x + 2(\alpha_{11}m_1 - m_1 - \alpha_{12})z + m_1x^2 - \\ &\quad - 2(2\alpha_{11}m_1 - m_1 - \alpha_{12} + 1)xz + (m_1 + 2\alpha_{12} - 2)z^2 - \\ &\quad - 2(\alpha_{11}m_1 - 1)x^2z + 4(\alpha_{11}m_1 - 1)xz^2 - 2(\alpha_{11}m_1 - 1)z^3, \end{aligned} \quad (3)$$

в которой $0 \leq \alpha_{11} \leq 1$, $0 \leq \alpha_{12} \leq 1$, $m_1 \geq 0$.

Стационарные точки системы (3) таковы: $(1, 0)$; $(0, 1)$;

$P_1 = (x_1, x_1)$, где x_1 — корень уравнения $4(\alpha_{11}m_1 - m_1 - \alpha_{12} + 1)x^2 - 2(\alpha_{11}m_1 - 2m_1 - \alpha_{12})x - m_1 = 0$;

$P_2 = (x_2, z_2)$ и $P_2^1 = (z_2, x_2)$, где x_2, z_2 определяются из системы

$$x_2 + z_2 = \frac{(\alpha_{11}m_1 - 1) + \alpha_{11}(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12})}{(\alpha_{11}m_1 - 1)(1 - \alpha_{11})},$$

$$x_2 - z_2 = \sqrt{\frac{(\alpha_{11}m_1 - 1)^2 - \alpha_{11}(\alpha_{11}m_1 - \alpha_{12})^2}{(\alpha_{11}m_1 - 1)^2(1 - \alpha_{11})}}$$

Система (3) не обнаруживает по сравнению с системой (2) новых грубых типов качественного поведения. Разбиение ее пространства параметров на области с разным качественным поведением в треугольнике частот показано на рис. 2. Для области $ROPCKEFQTS$ реализует-

ся фазовое поведение типа 1 из табл. 2. Эта область задается неравенствами

$$\begin{aligned} \alpha_{12} > 2\alpha_{11}m_1 - 1 & \text{ при } 1/2\alpha_{11} < m_1 < 1/\alpha_{11}, \\ \alpha_{12} \geq 0 & \text{ при } m_1 < 1/2\alpha_{11}. \end{aligned} \quad (4)$$

Для области *EDCBAKF* (она определяется неравенствами

$$\begin{aligned} \alpha_{11}m_1 + \frac{\alpha_{11}m_1 - 1}{\sqrt{\alpha_{11}}} < \alpha_{12} < 2\alpha_{11}m_1 - 1 & \text{ при } \frac{1}{\alpha_{11}(1 + \sqrt{\alpha_{11}})} < m_1 < \frac{1}{\alpha_{11}}, \\ 0 \leq \alpha_{12} < 2\alpha_{11}m_1 - 1 & \text{ при } \frac{1}{2\alpha_{11}} < m_1 < \frac{1}{\alpha_{11}(1 + \sqrt{\alpha_{11}})} \end{aligned}$$

реализуется поведение типа 5 из табл. 2. И наконец, области *ABCNMFK*, задаваемой неравенствами

$$\begin{aligned} \alpha_{12} < \alpha_{11}m_1 + \frac{\alpha_{11}m_1 - 1}{\sqrt{\alpha_{11}}} & \text{ при } \frac{1}{\alpha_{11}(1 + \sqrt{\alpha_{11}})} < m_1 < \frac{1}{\alpha_{11}}, \\ \alpha_{12} \leq 1 & \text{ при } m_1 > \frac{1}{\alpha_{11}}, \end{aligned}$$

соответствует на фазовой плоскости поведение типа 4 (см. табл. 2).

Результаты исследования симметричного случая при $\alpha^{12}=0$ в статье не приводятся, так как в них нет ничего принципиально нового по сравнению с изложенным выше.

При нарушении условий симметрии три указанных для системы (3) типа качественного поведения также имеют место. В рамках такой

несимметричной системы (1) интересно посмотреть, какой тип популяционной динамики соответствует эмпирическим данным П. Халла [5] по частотам генотипов (гена дикой окраски) в потомстве мышей всех вариантов родительских пар*. Сам П. Халл предложил для объяснения этих данных модель с теми же двумя формами отбора, что рассматриваются здесь, но отличающуюся несколько искусственным, на мой взгляд, способом задания параметров, должным образом выразить независимость фактической плодовитости от наличия эмбрионального отбора. Оценка параметров в рамках его модели дала такие значения, при

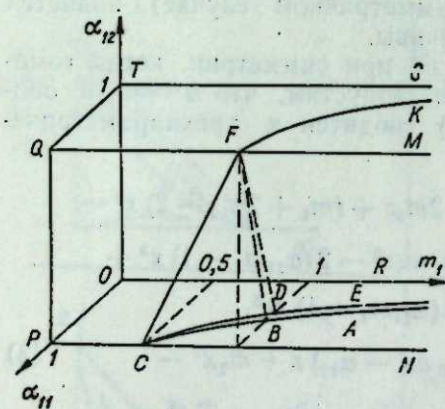


Рис. 2.

которых происходит гомозиготизация популяции по генотипу A_1A_1 при любых начальных условиях [5]. Оценка параметров по теоретическим и эмпирическим данным табл. 1, проведенная линеаризованным методом наименьших квадратов, дает значения $\alpha_{11}=0,858$, $\alpha_{12}=0,848$, $\alpha_{22}=0,915$, $\alpha^{11}=1$, $\alpha^{12}=0,822$, $\alpha^{22}=0,898$. Численное исследование динамической системы при этих значениях параметров показывает, что, как и по данным Халла, устойчивого полиморфизма не существует, но в отличие от [5] гомозиготизация возможна по любому из генотипов A_1A_1 и A_2A_2 в зависимости от начальных данных (качественно — тип 4, табл. 2).

* Требовавшей объяснения особенностью этих данных было то, что у самок A_1A_1 и A_2A_2 наблюдался статистически значимый недостаток потомства одинаковых с ними генотипов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 четыре типа фазовых портретов знакомы по классической модели: существование единственного и устойчивого полиморфизма (тип 1), гомозиготизация при любых начальных условиях по A_1A_1 (тип 3) или по A_2A_2 (тип 7); гомозиготизация по A_1A_1 или A_2A_2 в зависимости от начальных условий (тип 4). Из рис. 1 видно, что эти привычные режимы являются «основными» в том смысле, что им соответствует большая часть пространства параметров (а точнее, на долю соответствующих областей приходится около 99% объема всего пространства параметров). Три неизвестных в классической модели типа динамики означают следующее: а) при одних и тех же значениях параметров для популяции возможны два исхода — или стать устойчиво полиморфной, или гомозиготизироваться в зависимости от начальных соотношений генотипов (тип 2 и 6); б) при одних и тех же значениях параметров возможны три устойчивых состояния популяции: полиморфизм и гомозиготизация по A_1A_1 или A_2A_2 в зависимости от начальных условий (тип 5). Эти режимы отличаются от классических множественностью устойчивых стационарных состояний, среди которых обязательно есть полиморфизм. Однако для реализации этих режимов требуется столь тонкая сбалансированность коэффициентов отбора, что возможность их сколько-нибудь длительного существования в природных популяциях кажется сомнительной.

Рассмотрим главное отличие модели эмбрионального отбора от модели обычного отбора по жизнеспособности. Приведенные в табл. 2 условия (а) существования единственного и устойчивого полиморфизма в модели (2) имеют вид, заметно отличающийся от аналогичных условий сверхдоминирования $\alpha^{12} > \alpha^{11}$, $\alpha^{12} > \alpha^{22}$ в рамках модели обычного отбора. При той форме эмбрионального отбора, которая описывается здесь, для поддержания устойчивого полиморфизма совсем не обязательно, чтобы гетерозиготы были «лучше», т. е. чтобы выполнялось $\alpha_{12} > \alpha_{11}$, $\alpha_{12} > \alpha_{22}$. Например, если у гомозигот несовместимость выражена достаточно сильно (α_{11} , $\alpha_{22} < 0,5$), то гетерозиготные потомки гетерозиготных матерей могут и совсем не выживать ($\alpha_{12}=0$), и тем не менее будут поддерживаться полиморфизм. Различные условия, гарантирующие при той и другой форме отбора сохранение полиморфизма, можно характеризовать следующим образом. Допустим, действует эмбриональный отбор названного типа, но соотношение параметров α_{11} , α_{12} , α_{22} выбирается случайно. Тогда вероятность существования при заданном наборе (α_{11} , α_{12} , α_{22}) единственного и устойчивого полиморфизма равна объему области *MKLOEFID* на рис. 1, т. е. 7/12. Если соотношение параметров выбирается также случайно, но при обычном отборе, то вероятность существования устойчивого полиморфизма равна 1/3. Сравнение этих двух чисел показывает, что рассматриваемая форма эмбрионального отбора является почти вдвое более «безопасной», чем обычный отбор по жизнеспособности, так как потеря одного из аллелей после случайной флуктуации параметров (а такие флуктуации — явление, видимо, обычное в природе) почти вдвое менее вероятна.

Другая интерпретация, связанная со сравнением этих же чисел, относится к вопросу о закреплении мутантных аллелей. Если исследованная здесь ситуация хотя бы в некоторой степени сохраняется при переходе к полиаллельности, а названная форма эмбрионального отбора действительно обеспечивается действием иммунных механизмов, как утверждается во многих работах, то тогда доля полиморфных локусов среди отвечающих за иммунную несовместимость и среди тесно связанных с ними должна быть выше, чем среди локусов, определяющих собственную жизнеспособность особей. Кроме того, по этим локусам несовместимости более вероятно существование большего числа аллелей

(в результате все той же большей легкости закрепления новых мутантных вариантов). Однако последнее утверждение требует проверки на моделях с полиаллельным геном.

Надо заметить, что условия (а) (см. табл. 2) (с точностью до обозначений) получены П. Халлом [8] в качестве необходимых и достаточных для существования устойчивого полиморфизма в модели такого же, как здесь, эмбрионального отбора, но в «харди-вайнберговском приближении», т. е. когда в каждом поколении частоты аллелей и генотипов связаны соотношением Харди-Вайнберга. П. Халл показал, что в этом случае возможны только «основные» типы поведения 1, 3, 4 и 7 (см. табл. 2). Теперь ясно, что при использовании этого приближения не выявляются режимы, существующие для узких зон пространства параметров, но самые богатые с динамической точки зрения.

При обсуждении модели (3) совместного действия двух форм отбора в дополнение к сказанному в предыдущем разделе следует обратить внимание на три момента. Во-первых, область пространства параметров, для которой реализуется новый вид динамики генотипов (тип 5, табл. 2), опять, как и для предыдущей модели, узка (см. рис. 2). Во-вторых, отклонения от привычного сверхдоминирования, при которых тем не менее существует единственный и устойчивый полиморфизм, выглядят еще более парадоксально, чем в предыдущем случае. Возьмем, к примеру, $\alpha_{12}=0$, $m_4>1$, $m_1<1/2\alpha_{11}$. Эти значения удовлетворяют неравенствам (4), поэтому единственный и устойчивый полиморфизм существует, несмотря на то, что у гетерозигот и эмбриональный отбор из-за несовместимости действует интенсивнее, чем у гомозигот ($\alpha_{12}=0<\alpha_{11}$), и отбором по жизнеспособности они тоже выбраковываются сильнее ($m_1>1$ означает, что $\alpha^{12}<\alpha^{11}$).

Сравнивая три модели: а) классическую модель отбора по жизнеспособности в симметричном случае, когда $\alpha^{11}=\alpha^{22}$; б) модель эмбрионального отбора (2) в симметричном случае, когда $\alpha_{11}=\alpha_{22}$; в) модель (3) их совместного действия, видим, что популяционные последствия совместного действия этих двух форм отбора могут существенно отличаться от результатов действия, по крайней мере, одной из них.

Автор выражает благодарность В. И. Евсикову за полезные обсуждения.

Институт почвоведения
и агрохимии СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Каганова О. З., Корзухин М. Д. Динамика генотипов в моногамной популяции.— В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. I. Л., Гидрометеониздат, 1978.
2. Clarke V., Kirby D. R. S. Maintenance of histocompatibility polymorphism.— Nature, 1966, 211, p. 999.
3. McLaren A. Antigenic disparity: does it affect placental size, implantation or population genetics?— In: Immunobiology of Trophoblast, Ed. R. G. Edwards and all. Cambridge University Press, 1975, p. 255—264.
4. Евсиков В. И., Осетрова Т. Д., Беляев Д. К. Генетика плодовитости животных. Сообщ. IV. Эмбриональная смертность и ее влияние на плодовитость мышей линий BALB, C₅₇B/1 и их реципрокных гибридов.— Генетика, 1972, 8, № 2, с. 55—66.
5. Hall P. Partial incompatibility not affecting total litter size in the mouse.— Genetics, 1964, 50, N 4, p. 563—570.
6. Евсиков В. И., Морозова Л. М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать — потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитающих. I. Эмбриональное развитие мышей при межлинейных пересадках бластоцид.— Генетика, 1977, 13, № 5, с. 826—839.
7. Евсиков В. И., Морозова Л. М. Роль генетико-физиологических взаимоотношений мать — потомок в становлении жизнеспособности и плодовитости млекопитаю-

- щих. II. Вес зародышей мышей линий BALB, CBA и DBA, развивающихся из пересаженных бластоцид.— Генетика, 1978, 14, № 7, с. 1264—1271.
8. Hall P. Equilibrium of frequency produced by partial incompatibility of offspring with dam.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A. 1964, 51, N 3, p. 461—464.

O. Z. Kaganova

POPULATIONAL CONSEQUENCES OF THE ACTION OF ONE FORM OF EMBRYONIC SELECTION (THE MATHEMATICAL MODEL)

The genotype dynamics under the action of embryonic selection, when offspring of the same genotype as the mother are at a selective disadvantage, have been studied for the population with one two-allelic gene and with breeding pairs. It has been shown that two new types of dynamic are possible: with two polymorphism, one of which is stable and one is unstable, and with three polymorphism, one of which is stable and two are unstable. It has been shown, that for the embryonic selection the conditions of the existence of the stable polymorphism are satisfied in noticeable greater domain of parameter space than for selection by viability. A number of conclusions has been drawn concerning the degree of polymorphism of the incompatibility locuses in natural populations.

The genotype dynamic in a special case of a joint action of two types of selection, called embryonic and ordinary by viability, have been investigated too.

УДК 576.312.304

П. И. СТЕПОЧКИН

ИЗУЧЕНИЕ КАРИОТИПОВ НЕКОТОРЫХ ФОРМ ТРЕХВИДОВЫХ ТРИТИКАЛЕ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ОКРАСКИ ХРОМОСОМ

Трехвидовые тритикале, полученные А.Ф. Шулындиным, перспективны для западных районов СССР [1, 2]. Секрет успеха этих амфидиплоидов в удачном сочетании геномов мягкой и твердой пшеницы с геномом ржи [3]. С помощью метода дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин А. Меркером [4] найдено различное число хромосом ржи в кариотипах некоторых зарубежных форм гексаплоидных тритикале, имеющих сложное происхождение. Это исследование подтверждает теоретическую возможность различных замещений хромосом пшеницы хромосомами ржи у наиболее выдающихся форм тритикале, что имеет огромное значение для селекции пшенично-ржаных амфидиплоидов.

В данной работе с помощью метода дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин анализируется состав хромосом некоторых форм трехвидовых тритикале.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Для анализа взяты трехвидовые тритикале F₂, F₃ и F₄ от комбинации скрещивания (Новосибирская 67 × Онохойская) × НАД 325, а также АД 201 и АД 206 селекции А. Ф. Шулындина. Корешки растений и проросших семян предобработывали насыщенным раствором монобромнафталина в течение 5 ч, фиксировали в ледяной уксусной кислоте, окрашивали ацетокармином и помещали в экстракт пищеварительной железы виноградной улитки на 15—20 мин. После этого их раздавливали в 45%-ной уксусной кислоте, слегка подогревая. Затем препараты замораживали с помощью жидкого азота, удаляя покровные стекла, помещали на 5 мин в 96%-ный этиловый спирт и высушивали. Через 1—3 дня их подвергали обработке насыщенным раствором гидрата окиси бария в течение 10—12 мин при температуре 60°С, обезвожи-

вали в 96° этиловым спирте, высушивали на воздухе и помещали на 1 ч в 2SSC-буфер. После этого препараты снова высушивали на воздухе, а затем погружали на 5—10 мин в азури-эозин по Романовскому. Окрашенные препараты споласкивали в воде с pH=10—11, быстро высушивали с помощью фильтровальной бумаги, закапывали на них кедровое масло и накладывали покровные стекла.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У хромосом ржи с помощью метода дифференциальной окраски выявляются крупные теломерные блоки конститутивного гетерохроматина [5]. Хромосомы пшеницы имеют иной рисунок дифференциальной окраски [6], чем и отличаются от хромосом ржи. По рисунку окраски все 7 пар хромосом ржи различны. Б. Гилл и Г. Кимбер, в результате изучения с помощью этого метода дисомных линий мягкой пшеницы, дополнительных хромосомами ржи сорта Имперал, каждую из 7 пар индивидуально окрашенных хромосом ржи отнесли к определенной гомеологической группе хромосом пшеницы [7].

И. Тихонович [8] в результате кариологического изучения различных сортов культурной ржи отметил полиморфизм по рисунку дифференциальной окраски одних и тех же хромосом. Однако общий рисунок дифференциальной окраски хромосом культурной ржи сохраняется.

Для анализа кариотипов трехвидовых тритикале необходимо исследовать общий рисунок дифференциальной окраски хромосом ржи.

На основе изучения некоторых сибирских форм культурной ржи нами составлен рисунок дифференциальной окраски хромосом этого вида, похожий на рисунки, приводимые в работах [7, 8]. На рис. 1 представлена схема дифференциации участков хромосом ржи по интенсивности окрашивания красителем.

Хромосомы с 1R по 4R являются метацентрическими и имеют крупные гетерохроматиновые блоки на концах обоих плеч. Кроме этого, у 1R на небольшом расстоянии от теломерного гетерохроматинового участка короткого плеча в ядрышкообразующем районе выявляется полоска интеркалярного гетерохроматина. У 2R вблизи гетерохроматинового блока длинного плеча иногда прокрашивается едва заметная темная полоска. Такая же полоска интеркалярного гетерохроматина, но вблизи конца короткого плеча временами обнаруживается у 4R. Хромосома 5R является субметацентрической, несет крупный блок гетерохроматина на коротком плече и маленькую полоску интеркалярного гетерохроматина вблизи конца длинного плеча. У субметацентрической хромосомы 6R также имеется очень крупный участок гетерохроматина на конце короткого плеча и несколько полосок интеркалярного гетерохроматина, одна из которых находится на коротком плече, остальные — на длинном. Хромосома 7R тоже субметацентрическая с теломерным гетерохроматином на коротком плече. В середине длинного плеча этой хромосомы полоска интеркалярного гетерохроматина имеет слабую интенсивность окраски.

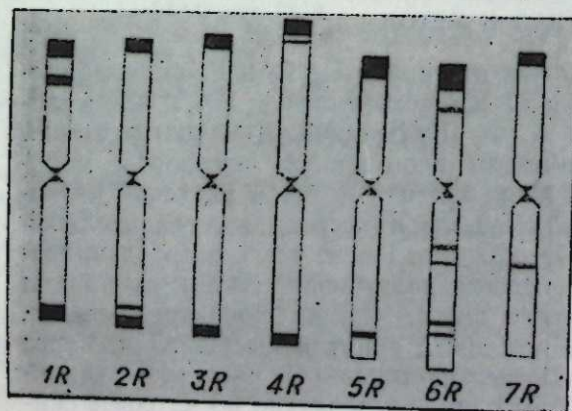


Рис. 1. Схема дифференциации участков хромосом ржи по интенсивности окрашивания красителем азури-эозин по Романовскому. Обозначение хромосом такое, какое принято в работе Б. Гилла и Г. Кимбера [7].

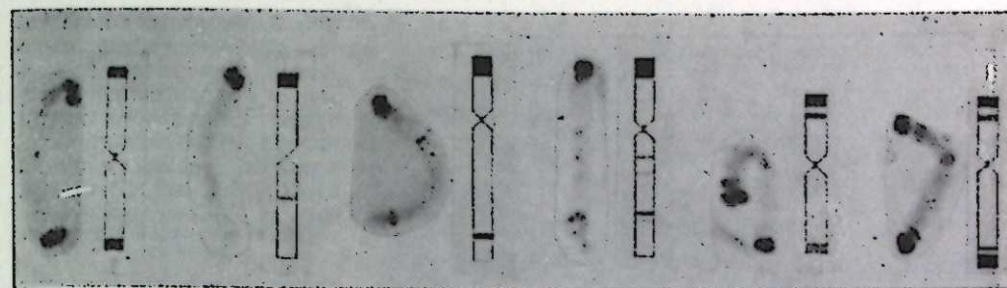


Рис. 2. Схема дифференциации участков хромосом ржи АД 206 по интенсивности окрашивания красителем азури-эозин по Романовскому.

После изучения рисунка дифференциальной окраски хромосом был начат анализ состава хромосом у некоторых форм трехвидовых тритикале. У 42-хромосомных растений тритикале АД 201 и АД 206 селекций А. Ф. Шульдинина всегда обнаруживались 12 хромосом, имеющих крупные гетерохроматиновые блоки (рис. 2). Из них одна пара хромосом является равноплечей, несущей теломерный гетерохроматин на обоих плечах, и схожа по рисунку дифференциальной окраски с хромосомами 2R, 3R и 4R. 4 пары хромосом, видимо, являются соответственно 1R, 5R, 6R и 7R. Имеется пара хромосом с теломерным гетерохроматином на обоих плечах и с интеркалярными полосками гетерохроматина возле теломерных блоков. Короткое плечо этой пары хромосом подобно короткому плечу хромосомы 1R. Трудно сказать, какая это пара хромосом ржи. Возможно, она составлена из плеч разных хромосом и может служить причиной образования мостов в анафазе первого деления мейоза у растений трехвидовых тритикале, исследованных Г. Горбанем с соавторами [9].

Состав хромосом комбинации F_1 (Новосибирская 67 × Онохойская) × НАД 325 не исследовался из-за риска погубить при цитологическом анализе ценный с селекционной точки зрения материал. Однако, судя по литературным данным, гибриды от скрещивания пшенично-ржаных амфигаплоидов с гексаплоидными тритикале в основном имеют 49 хромосом [10], состоящих, по-видимому, из 35 хромосом пшеницы и 14 хромосом ржи.

Из 7 проанализированных растений F_2 этой комбинации скрещивания одно было 48-хромосомным, два имели 47 хромосом, одно — 45 и два — 44. У 45-хромосомного растения и у одного 44-хромосомного было 12 хромосом ржи. У остальных растений по 14.

Количество хромосом 18 исследованных растений F_3 колебалось в пределах 41—48 хромосом, а количество хромосом ржи — в пределах 12—14 (табл. 1). Следует отметить появление в этом поколении гексаплоидных 41-, 42- и 43-хромосомных растений (рис. 3). Из них два эуплоидных растения имели полный набор хромосом ржи. Всего обнаружено 55,5% растений F_3 с 14 хромосомами ржи.

Таблица 1

Характеристика хромосомного состава растений F_3 трехвидовых тритикале комбинации (Новосибирская 67 × Онохойская) × НАД 325

Число хромосом ржи	Общее число хромосом растений							Всего растений	%
	41	42	43	44	45	46	48		
12	1	1	1	1	2			6	33,3
13			1	1				2	11,2
14		2		2	4	1	1	10	55,5
Всего растений	1	3	2	4	6	1	1	18	
%	5,6	16,6	11,2	22,1	33,3	5,6	5,6		

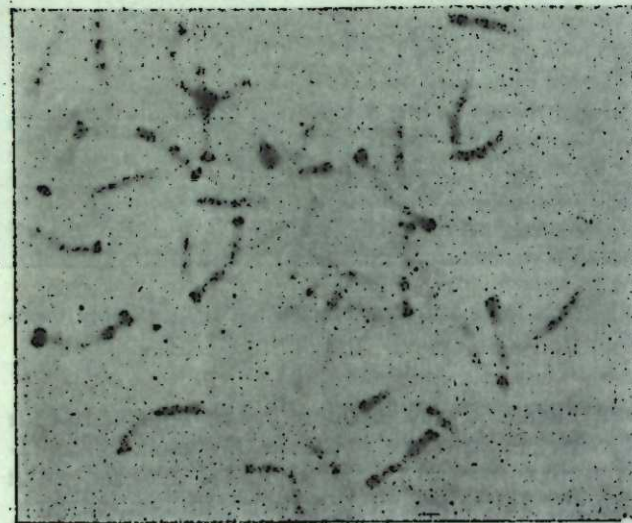


Рис. 3. Метафазная пластинка дифференциально окрашенных соматических хромосом 41-хромосомного растения трехвидового тритикале F₄ комбинации скрещивания (Новосибирская 67×Онохойская)×НАД 325. Видны 12 хромосом ржи с теломерными гетерохроматиновыми блоками.

Четвертое поколение тритикале этой комбинации скрещивания было также неоднородным по общему числу хромосом и по числу хромосом ржи. По сравнению с F₃ доля гиперплоидных рас-

тений снизилась, а 42-хромосомных — увеличилась. Если в F₃ гиперплоидов было 77,8%, а 42-хромосомных растений — 16,6%, то в F₄ соответственно их было 45 и 40% (см. табл. 2). В этом поколении появились растения с числом хромосом ржи гораздо большим, чем 14. У одного из растений их было 9.

Наблюдается тенденция к снижению числа хромосом у созданных трехвидовых тритикале с гептаплоидного до гексаплоидного уровня. Возможно, это происходит в результате утери хромосом гаплоидного генома D. Кроме того, появляются растения пшеничного типа и с небольшим числом хромосом ржи. Скорее всего в последующих поколениях стабилизация трехвидовых тритикале будет происходить на 6-м уровне с дифференциацией на линии тритикале и пшеницы.

Среди недостающих хромосом ржи преобладали метацентрические с крупными гетерохроматиновыми блоками на концах обоих плеч. К таковым относятся 2R, 3R и 4R. Спутничная хромосома 1R имела во всех кариотипах исследованных растений. У этой пары хромосом, а также у хромосом 2R, 4R и 6R наблюдались различия в размерах блоков теломерного и интеркалярного гетерохроматина. Возможно, эти различия обусловлены гетерогенностью материала. Но не исключено и действие генотипической среды пшеницы на хромосомы ржи, вследствие чего и наблюдается полиморфизм по рисунку дифференциальной окраски хромосом ржи у различных растений трехвидовых тритикале.

В кариотипе трехвидового тритикале АД 196, исследованном А. Иорданским, Т. Зурабишвили и Н. Бадаевым [11] с помощью ме-

Таблица 2

Характеристика хромосомного состава растений F₄ трехвидовых тритикале комбинации скрещивания (Новосибирская 67×Онохойская)×НАД 325

Число хромосом ржи	Общее число хромосом растений							Всего растений	%
	38	40	41	42	43	44	45		
9	1							1	5
10						1		1	5
12				3	1	1	1	6	30
13					1			1	5
14		1	1	5	1	3		11	55
Всего растений	1	1	1	8	3	5	1	20	
%	5	5	5	40	15	25	5		

тогда BSG, имелось всего 6 пар хромосом ржи. В кариотипе другого изученного ими тритикале были все 7 пар хромосом ржи. Только 4 пары хромосом ржи у этих двух тритикале были сходными по рисунку дифференциальной окраски. У пшеницы АД 196 было 15 пар хромосом. Из них четыре оригинальны по рисунку окрашивания и с неизвестным происхождением. Обнаруженные различия между кариотипами АД 196 и Ф 1239 авторы объясняют как следствие кариотипических различий между сортами пшеницы и ржи, использованных при создании амфидиплоидов в результате случайности в комбинировании мягкой и твердой пшеницы при образовании гамет у F₁. Видимо, этот процесс случайного комбинирования хромосом наблюдается и у гибридов F₁—F₄ комбинации (Новосибирская 67×Онохойская)×НАД 325, поэтому и возникают растения с различным составом хромосом как пшеницы, так и ржи. Исходя из проведенного нами кариологического анализа этих форм тритикале, можно предположить, что комбинировать не только хромосомы мягкой и твердой пшеницы, но и ржи. Кроме этого, очевидно, имеют место также различные структурные перестройки хромосом [12].

Из-за сложности в идентификации хромосом и разделения их по рисунку дифференциальной окраски на «постоянные» и «переменные» [11, 13] трудно определить, хромосомы каких геномов пшеницы заменяют недостающие хромосомы ржи. Следует согласиться с мнением авторов [11] о том, что в течение нескольких поколений самоопыление и отбор растений на фертильность приводят к стабилизации кариотипов за счет преимущественного сохранения форм, обладающих наборами из гомоморфных пар хромосом.

А. Меркер [4] обнаружил замещения от 1 до 6 пар хромосом пшеницы на хромосомы ржи у перспективных зарубежных гексаплоидных форм тритикале. Он ставит вопрос о том, с какого количества замещенных хромосом пшеницы на хромосомы ржи считать формы как тритикале, а не линии пшеницы. Видимо, следует согласиться с мнением А. Меркера о том, что линии пшеницы, несущие несколько хромосом ржи, с селекционной точки зрения удобно называть тритикале.

Если принять во внимание только замены гомеологичных хромосом мягкой пшеницы на хромосомы ржи, то количество комбинаций замещений на определенное число пар хромосом ржи можно вычислить по формуле $n_i = 3^i C_7^i$, где n_i — число комбинаций замещений, i — число пар хромосом ржи, заменяющих хромосомы пшеницы гомеологичной группы. Теоретически общее количество комбинаций с замещениями равняется 16383 (вычислено по формуле $N = \sum_{i=1..7} n_i = \sum_{i=1..7} 3^i C_7^i$).

При условии, что хромосомы ржи способны замещать не только гомеологичные хромосомы пшеницы, число таких комбинаций гораздо больше. Поэтому в селекции тритикале имеются большие возможности благодаря только пшенично-ржаным заменам.

ВЫВОДЫ

У трехвидовых тритикале комбинации (Новосибирская 67 × Онохойская)×НАД 325, начиная с F₂, наблюдается тенденция к снижению числа хромосом с гептаплоидного до гексаплоидного уровня. Этот процесс сопровождается элиминацией как хромосом пшеницы, так и хромосом ржи. С помощью дифференциальной окраски у некоторых растений F₄ обнаружено число хромосом ржи гораздо меньше 14. Среди недостающих наиболее часто встречались хромосомы, входящие в группу метацентрических с гетерохроматиновыми блоками на концах обоих плеч. В эту группу входят 2R, 3R и 4R хромосомы. Спутничная хромосома 1R имела у всех исследованных растений тритикале.

У трехвидовых тритикале АД 201 и АД 206 селекции А. Ф. Шульдына имеются только 12 хромосом ржи. Недостающей является одна из пар группы метацентрических хромосом с гетерохроматинными блоками на концах обоих плеч. Одна из пар хромосом ржи у этих форм тритикале несет вблизи теломерного гетерохроматина обоих плеч полосы интеркалярного гетерохроматина. Хромосомы исследованных сибирских форм ржи такого рисунка дифференциальной окраски не имели.

В селекции тритикале имеются большие возможности благодаря огромному количеству комбинаций (16383) по пшенично-ржаным замещениям гомеологичных хромосом.

Институт цитологии и
генетики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
31/VIII 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Шульдын А. Ф. Достижения науки.— Селекция и семеноводство, 1977, 2, с. 42—44.
2. Уханова О. И., Тарасова Г. Н. Результаты государственного испытания сортов зернового тритикале.— Селекция и семеноводство, 1977, 2, с. 46—48.
3. Шульдын А. Ф. Селекция озимых тритикале на урожайность. Сб. научных работ. Тритикале, проблемы и перспективы. Ч. 1. Генетика и селекция тритикале, вып. 13. Каменная степь, 1976, с. 25—36.
4. Merker A. Chromosome composition of hexaploid Triticale.— Hereditas, 1975, 80, 1, p. 41—52.
5. Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом растений. I. *Secale cereale*.— Цитология, 1974, 16, 3, 370—372.
6. Gill B. S., Kimber G. Giemsa C-banding and the Evolution of Wheat.— Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 1974, 71, 10, p. 4086—4090.
7. Gill B. S., Kimber G. The Giemsa C-banded karyotype of Rye.— Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 1974, 71, 4, p. 1247—1249.
8. Тихонович И. А., Фадеева Т. С. Изучение гетерохроматина в кариотипах форм генетической коллекции ржи.— Генетика, 1976, 12, 3, с. 5—14.
9. Горбань Г. С., Шульдын А. Ф., Мельник В. М., Пахомова В. Е. Цитогенетический анализ *Triticale*. Сообщ. I. Сравнительное изучение мейоза у селекционно-улучшенных линий.— Генетика, 1977, 8, 6, с. 957—968.
10. Федорова Т. Н., Поленова И. Н. Сравнительное цитогенетическое изучение тритикале, полученное биологическим методом, колхицинированием и скрещиванием на разнохромосомном уровне. Сообщение I. Изучение F_1 тритикале.— Генетика, 1977, 13, 5, с. 765—775.
11. Иорданский А. Б., Зарубишвили Т. Г., Бадаев Н. С. Линейная дифференцированность хромосом злаков. III. Рожь, тритикале и сорт Аврора. Рукопись депонир. в ВИНТИ, 1976, № 764-76. Деп., 28.
12. Weimarck A. Heterochromatin polymorphism in the rye karyotype as detected by Giemsa C-banding.— Hereditas, 1975, 79, с. 293—300.
13. Зарубишвили Т. Г., Иорданский А. Б., Бадаев Н. С. Линейная дифференцированность хромосом злаков. II. Полиплоидные пшеницы. Рукопись депонир. в ВИНТИ, 1976, № 765-76. Деп., 35.

P. I. Stepochkin

THE KARYOTYPE INVESTIGATION OF SOME FORMS OF THREE-SPECIES TRITICALE WITH USING OF DIFFERENTIAL STAINING

The karyotypes of some forms of three-species triticale have been studied with using of Giemsa staining. A tendency of chromosome number decreasing from 49 (F_1) to 42 (F_3 and F_4) have been noted in the plants of three-species triticale of the combination

(Novosibirskaya 67×Onohoiskaya)×HAD 325. Some wheat chromosomes eliminate as well as some rye chromosomes.

The pairs of rye chromosomes from the metacentric group (2R, 3R and 4R) with heterochromatic knobs on both arms were absent rather often. 1R chromosome was in all studied karyotypes of the plants.

There were only 12 rye chromosomes in the plants of three-species triticale AD 201 and AD 206. A metacentric pair of chromosomes with heterochromatic knobs on both arms was absent. There was a little intercalary band near the telomeric heterochromatic knob of short arm as well as of long arm of one pair of rye chromosomes. Perhaps, this chromosome was composed by the arms of different rye chromosomes.

The opportunity of triticale selection conditioned by different combinations of wheat-rye chromosome substitutions is discussed.

УДК 576.312.34

А. И. ШАПОВА, З. ЗАРИПОВА

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ХРОМОСОМ РЖИ В КАРИОТИПАХ ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ ГИБРИДОВ С ПОМОЩЬЮ МЕТОДА ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ ОКРАСКИ

В последние годы в цитогенетических исследованиях тритикале стали применять метод дифференциальной окраски хромосом на конститутивный гетерохроматин (С-метод). Этим методом изучена структура линейной дифференцированности хромосом ржи нескольких десятков форм пшенично-ржаных амфидиплоидов [1, 2]. В результате исследований установлено, что некоторые вторичные гексаплоидные тритикале содержат неполный набор хромосом ржи, а формы, у которых определенные хромосомы ржи замещены хромосомами D генома пшеницы, имеют хорошую озерненность и выполненность семян.

В настоящей работе с помощью С-метода проведено кариологическое исследование гибридов четвертого поколения от скрещивания гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей. Цель работы — выявить среди гибридов 42-хромосомные формы с различным сочетанием хромосом ржи и пшеницы и охарактеризовать их по некоторым морфологическим признакам.

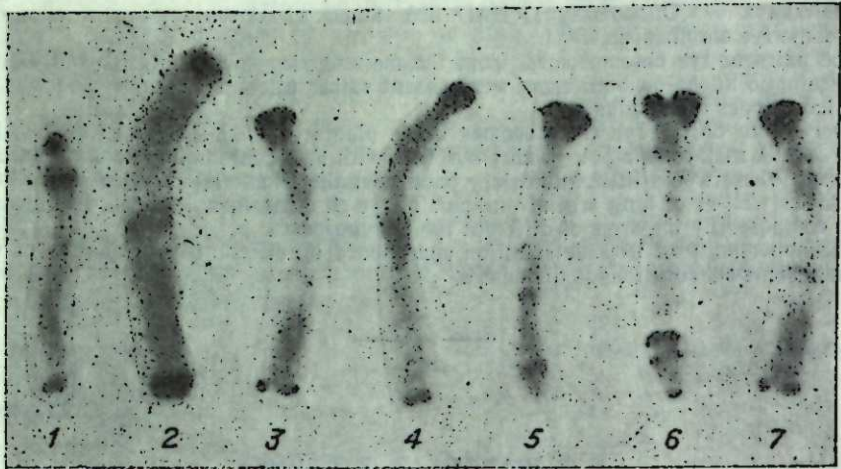
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1976 г. получены гибриды от скрещивания гексаплоидного тритикале И-315820 с гексаплоидной пшеницей К-49239 (гибрид 21). Происхождение тритикале нам неизвестно. Гибрид 21 получен в лаборатории цитогенетики Института цитологии и генетики СО АН СССР в результате межвидовой гибридизации *Triticum aestivum*, сорт Скала ($2n=42$) × *Triticum dicoccum* Schrak var. *farrum* ($2n=28$) [3].

Гибриды F_1 — F_4 выращены в теплице, а F_5 — в поле. Кариотипы гибридов и исходных родительских форм изучены с помощью метода дифференциальной окраски. У гибридов F_5 измерена длина главного колоса, определена масса 1 тыс. семян, озерненность колоса и характер выполненности зерновок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе рисунков дифференциальной окраски хромосом тритикале И-315820 оказалось, что кариотип исходной родительской формы содержит 28 хромосом пшеницы и 14 хромосом ржи. Большинство хро-



Дифференциально окрашенные хромосомы ржи гексаплоидного тритикале И-315820.

1-7 — наименование хромосом.

мосом ржи этой формы имеет индивидуальный рисунок дифференциальной окраски (см. рисунок). Спутничная хромосома характеризуется наличием гетерохроматиновых блоков на теломерах обоих плеч и в районе ядрышкового организатора. Три равноплечие хромосомы различаются размерами теломерных гетерохроматиновых блоков. Одна хромосома содержит довольно крупные темноокрашенные блоки на теломерах обоих плеч, вторая — крупный теломерный гетерохроматиновый блок на одном плече и небольшой на другом, третья — небольшие блоки на теломерах обоих плеч. Среди трех неравноплечих хромосом легко идентифицируется самая неравноплечая с крупным теломерным блоком на коротком плече и с узкими интеркалярными полосками в дистальном районе длинного плеча. Две хромосомы сходны по рисунку окраски.

В последние годы в кариотипах ряда сортов мягкой пшеницы обнаружено присутствие спутничной пары хромосом ржи. В результате цитогенетических исследований выяснено, что у данных сортов пшеницы хромосома 1В замещена спутничной хромосомой ржи [4—6]. На основании обнаруженного родства спутничной хромосомы ржи хромосомам пшеницы первой геоэологической группы данную хромосому ржи обозначили как 1R. Установлено также, что самая неравноплечая хромосома ржи с крупным блоком на коротком плече и с несколькими интеркалярными полосками в дистальном районе длинного плеча гомологична хромосомам пшеницы шестой группы и, следовательно, обозначена как 6R [7—9]. Три пары равноплечих хромосом родственны хромосомам второй, третьей и четвертой групп. Среди двух пар неравноплечих хромосом одна гомологична пятой группе, а другая — седьмой [10].

С помощью метода дифференциальной окраски безошибочно идентифицируются только 1R и 6R. Хромосома 5R несет ген, обуславливающий опушенность стебля под колосом. Этот признак является достаточно хорошим маркером для идентификации этой хромосомы. Идентификация трех пар равноплечих хромосом в значительной степени затруднена вследствие существенного внутривидового полиморфизма по величине теломерных гетерохроматиновых блоков.

На основании близкого сходства рисунков дифференциальной окраски хромосом ржи исследованной в данной работе формы тритикале

И-315820 с рисунками линейной исчерченности хромосом ржи дополненных линий Голдфаст—Кинг II [11], равноплечая хромосома с крупными гетерохроматиновыми блоками на теломерах обоих плеч условно обозначена нами 2R, хромосома с очень крупным гетерохроматиновым блоком на длинном плече — 3R, хромосома с небольшими теломерными блоками — 4R (см. рисунок). Однако для окончательного установления гомеологии этих хромосом ржи хромосомам пшеницы необходимы дополнительные цитогенетические исследования.

Гибриды первого поколения *Triticale* И-315820 ($2n=42$) × *Triticum aestivum* L. гибрид 21 ($2n=42$), выращенные в теплице в осенний период, по высоте значительно превосходили исходные родительские формы. По срокам колошения они были близки к гибриду 21. Исходная форма тритикале выколосилась на несколько дней раньше. Растения гибридов второго и последующих поколений существенно различались по срокам колошения и созревания. Стерильность гибридов F_1 — F_3 была очень высокая. В F_1 получено 18 зерен от 21 растения, в F_2 —57 от 18, в F_3 —99 зерен от 24. Несколько растений были полностью стерильными.

Число хромосом у большинства гибридов F_4 было равно 42. В отдельных семьях встречались анеуплоидные растения с 40, 41 и 44 хромосомами. При детальном анализе рисунков дифференциальной окраски хромосом гибридов F_4 оказалось, что растения 10 семей содержат полный набор хромосом ржи (14 хромосом), а 11 семей неполный набор (от 2 до 10). Среди гибридов с неполным набором хромосом обнаружено 9 вариантов кариотипов, которые различаются по составу и числу хромосом ржи (см. таблицу).

Гибриды двух семей содержат 40 хромосом пшеницы и одну гомеологичную пару хромосом ржи 3R. Эти гибридные гексаплоидные формы представляют собой замещенные линии, у которых одна пара хромосом пшеницы, вероятно генома Д, замещена парой хромосом ржи. По озерненности главного колоса они близки исходной пшеничной форме гибриду 21. Зерновки выполненные, пшеничного типа. По массе 1 тыс. зерен они уступают гибриду 21. Растения позднеспелые.

В кариотипах четырех семей обнаружено по 38 хромосом пшеницы и две пары хромосом ржи (1 и 3,3 и 4,2 и 6). Семена этих гибридов выполненные, пшеничного типа. По озерненности колосьев они значительно уступали исходной пшеничной форме.

Среди остальных гибридов можно выделить один кариотип с тремя парами хромосом ржи 5, 6, 7 (гибрид 5), один с пятью парами — 1, 2, 3, 4, 5 (гибрид 9), и три различных кариотипа с четырьмя парами хромосом ржи (2, 3, 5, 6; 2, 3, 4, 6; 3, 4, 6, 7). Семена этих гибридов щуплые, озерненность колосьев очень низкая, за исключением гибрида 9 (см. таблицу).

Гибриды с неполным набором хромосом различались по морфологическим признакам колоса, высоте растений, по продолжительности периода вегетации и другим признакам. Наиболее скороспелым оказался гибрид 9, который созрел на несколько дней раньше пшеницы.

Различия между гибридами с полным набором хромосом ржи не так резко выражены. Большинство этих гибридов по морфологическим признакам колоса, высоте растений, продолжительности вегетации, по массе 1 тыс. зерен и по их выполнению близко исходной форме тритикале, а по количеству колосков и числу зерен с колоса — гибриду 21. Размах изменчивости 68 проанализированных линий десяти различных семей по количеству семян с главного колоса колебался в пределах 23,3—40,1, по массе 1 тыс. семян — 36,7—51,50 г. Линии одной и той же семьи различались по среднему весу семян с главного колоса. Четыре линии по массе 1 тыс. зерен значительно превосходили исходную форму тритикале. Среди гибридов с полным набором хромосом ржи не обнаружено растений с хорошо выполненными зернами.

Характеристика гибридов F₂ с различным сочетанием хромосом ржи и пшеницы

Материал	Количество хромосом			Наименование хромосом ржи	Кол-во ис-следованных растений	Количество ко-лосков в главном колосе	Число зерен в главном колосе	Масса 1000 зерен, г	Выполненность се-мян
	всего	пшеницы	ржи						
<i>Triticale</i> II-315820	42	28	14	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7	15	21,6±0,23	56,06±2,4	41,02	Щуплые
<i>Triticum aestivum</i>	42	42	—	—	15	13,4±0,34	38,6±1,4	36,26	Выполненные
Гибриды <i>Triticale</i>									
II-315820 × <i>Triticum</i>									
<i>aestivum</i> гибрид 21									
1	42	40	2		7	19,2±0,90	37,1±4,3	27,22	Выполненные
2	42	38	4	1, 3	13	13,2±1,03	13,2±3,9	32,19	»
3	42	38	4	3, 4	10	18,6±0,6	15,7±4,02	27,07	»
4	42	38	4	2, 6	5	16±0,38	27±4,1	27,77	»
5	42	36	6	5, 6, 7	10	19,1±0,66	24,1±4,01	17,76	Щуплые
6	42	34	8	2, 3, 5, 6	6	18,8±0,31	7,0±4,0	38,0	»
7	42	34	8	2, 3, 4, 6	13	19,03±0,51	29,1±3,8	31,27	»
8	42	34	8	3, 4, 6, 7	10	17,5±0,45	29,8±4,6	33,2	»
9	42	32	10	1, 2, 3, 4, 5	10	18,6±0,22	35,5±1,5	47,88	»

В настоящее время довольно широко ведутся работы по получению вторичных гексаплоидных тритикале с целью улучшения физических и технологических качеств зерна. Меркер [2] установил, что вторичные гексаплоидные тритикале, имеющие более выполненные зерна, содержат неполный набор хромосом ржи. Отдельные пары хромосом ржи у этих тритикале замещены хромосомами D генома пшеницы. Обнаружено, что хромосомы ржи 4R, 5R, 6R обуславливают нарушение развития эндосперма [1] и каждая из этих трех хромосом действует по-разному. Формы, у которых отсутствовали хотя бы две из этих трех пар хромосом, имели хорошо выполненные семена. Известно также, что замещение хромосомы ржи 2R хромосомой пшеницы 2D ведет к значительному повышению фертильности пшенично-ржаных амфидиплоидов. Так, например, по данным Д. Густафсона и Е. Зиллинского [12] у высокоурожайного гексаплоидного сорта тритикале Армадилло хромосом ржи 2R замещена пшеничной хромосомой 2D.

В данной работе в результате кариологических исследований гибридов *Triticale* (2n=42) × *Triticum* (2n=42) показано, что в четвертом поколении возникает большое количество 42-хромосомных форм с различным сочетанием хромосом ржи и пшеницы. Хорошо озерненными оказались только те растения, которые по набору хромосом ближе к пшенице либо к тритикале. Растения с 1—2 парами хромосом ржи имели хорошо выполненные зерна. Среди проанализированных гибридов не обнаружено зависимости между характером выполненности семян и отсутствием определенных хромосом ржи. Гибриды с числом хромосом ржи более двух пар имели щуплые зерна.

Полученные в настоящей работе гексаплоидные пшенично-ржаные гибриды с различным сочетанием хромосом ржи и пшеницы представляют интерес для дальнейших цитогенетических и селекционных исследований.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Darvey N. L. Genetics of seed shrivelling in wheat and triticales. Proc. 4th intern. Wheat Genetics Symposium Missouri Agr. Exp. Stat., Columbia, MO, 1973, p. 155.
- Merker A. Chromosome composition of hexaploid triticales.—Hereditas, 1975, v. 80, N 1, p. 41—52.
- Будашкина Е. Б. Цитогенетическое изучение межвидовых гибридов пшеницы (*Triticum aestivum* × *Triticum dicoccum*) и их селекционное значение. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1975.
- Zeller E. J. Versuch einer Identifizierung der somatischen Chromosomen des Weihenstephaner Winterweizenstammes w 565 anhand seines karyogramms.—Z. Pflanzenzüchtg. 1969, v. 61, p. 275—280.
- Zeller F. J., Fischbeck G. Cytologische Untersuchungen zur Identifizierung des Fremdchromosoms in der Weizensorte Zorba (W 565).—Z. Pflanzenzüchtg. 1971, v. 66, N 3, p. 260—265.
- Mettin D., Blüthner W. D., Schlegel G. Additional evidence on Spontaneous 1B/1R wheat-rye Substitutions and translocations.—Proc. 4th intern. Wheat Genetics Symposium Missouri Agr. Exp. sta. Columbia, Mo, 1973, p. 179—184.
- Riley R. Cytogenetics and plant breeding. Proc. 11th intern. Congr.—Genetica, 1965, 3, p. 681.
- Jenkins B. C. Secale additions and substitutions in common wheat. Proc. 2-nd intern. Wheat Genet. Symp.—Hereditas suppl. 1966, v. 2, p. 301.
- Gupta P. K. Studies on transmission of rye substitution gametes in common wheat.—Indian Journ. Genetics and Plant Breeding, 1969, u. 29, p. 163.
- Gupta P. K. Homeologous relationship between wheat and rye chromosomes. Present status.—Genetica, 1971, v. 42, p. 199.
- Darvey N. L., Gustafson J. P. Identification of rye chromosomes in wheat-rye addition lines and triticales by heterochromatin bands.—Crop. Sci., 1975, v. 15, p. 239—243.
- Gustafson J. P., Zillinsky F. J. Identification of D-genome chromosomes from hexaploid wheat in a 42-chromosome triticales. Proc. 4th intern. Wheat Genetics Symposium Missouri Agr. Exp. Sta. Columbia, Mo, 1973, p. 225—231.

A. I. Shchapova, Z. Zaripova
IDENTIFICATION OF RYE CHROMOSOMES
IN THE CARYOTYPES OF WHEAT-RYE HYBRIDES BY THE
GIEMSA C-BANDING TECHNIQUE

The present paper discusses the cytological identification of rye chromosomes in the caryotypes of wheat-rye hybrids of the fourth generation obtained by crossing a hexaploid triticales U-315820 with a hexaploid wheat K-49239 (hybrid-21). This identification was carried out by the giemsa C — banding technique. According to the results obtained it was observed that in F_4 many hybrids (58,3%) have an incomplete set of rye chromosomes. Among these hybrids there are separated 9 hexaploid forms different in the number and the set of rye chromosomes.

Hybrids with incomplete set of rye chromosomes greatly differed in the number of grains in an ear, in the kernel shrivelling in the weight of 1000 grains. Only those hybrids whose chromosome set was close either to wheat or to triticales had a high number of grains. Hybrids with 40 wheat chromosomes and one pair of rye chromosomes 3R in fertility and in kernel shrivelling were close wheat.

УДК 631.520

А. Н. СИДОРОВ

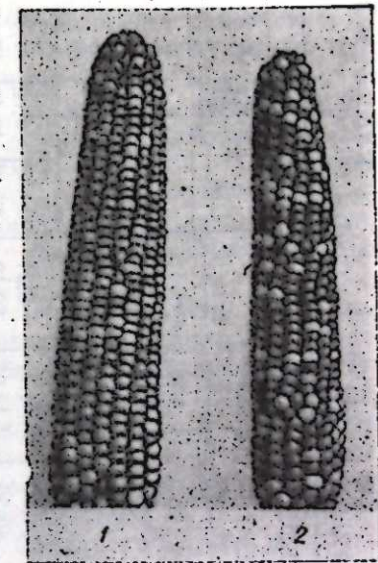
К СХЕМЕ СЕЛЕКЦИИ КУКУРУЗЫ
ПО БИОХИМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

В настоящее время большое внимание в селекции кукурузы уделяется вопросу повышения и улучшения качества белка в зерне. Существенное значение имеет обнаружение маркированной мутации ораче-2 (O_2), характеризующейся повышенным содержанием в зерне таких важных незаменимых аминокислот, как лизин и триптофан [1]. Благодаря генетически обусловленной связи признака мучнистости эндосперма с отмеченными выше биохимическими признаками имеется возможность осуществлять отбор высоколизиновых семян визуально. Используя эту мутантную форму в качестве донора, селекционеры путем насыщающих скрещиваний стали переводить на «лизиновый» уровень свой селекционный материал, а затем создавать высоколизиновые гибриды и сорта [2, 3].

Известно, что селекция гибридов кукурузы осуществляется на стерильной основе (ЦМС), для этого необходимо наличие всех компонентов системы, а именно: стерильных и фертильных линий-аналогов, закрепителей стерильности, восстановителей фертильности. Так как перевод на «лизиновый» уровень связан с насыщением геном O_2 всех компонентов гибридов, легко представить всю сложность и трудоемкость процесса селекции, а также семеноводства «лизиновых» гибридов. Неожиданные трудности производственного использования гибридов на основе техасского типа стерильности возникли в связи с их поражением гельминто-спориозом (*Helminthosporium maydis*) [4].

При характеристике мутантного материала следует отметить, что наряду с положительными качествами ему присущи и недостатки. Зерно типа ораче-2 сильнее поражается грибковыми заболеваниями в почве и початках, медленнее созревает, урожай сильнее портится в период хранения. Лизиновые гибриды по урожаю зерна уступают своим нормальным аналогам [5, 6]. Следовательно, необходимо разработать другие, относительно простые и в то же время эффективные приемы

Самоопыление початки кукурузы гибрида $O_2 \times$
 \times Рисовая с расщеплением на роговидное и мучнистое зерно.



селекции по биохимическим признакам. Усилия многих исследователей направлены на поиск и создание новых мутантов-доноров [7, 8]. Особое внимание уделяется маркированным мутациям. Предпринимаются попытки модифицировать существующую схему селекции гибридов на лизин на основе мутации ораче-2. Так, Ковач с соавторами разработал схему селекции на лизин по формуле тройных гибридов (обычная кукуруза $\times O_2$) \times Syn A* [5], по которой в гибриде требуется менять лишь компонент обычной кукурузы, оставляя неизменными две лизиновые формы. Этот метод несколько упрощает селекцию на лизин, однако наличие 50% семян типа ораче-2 снижает урожай, кроме того, сохраняется и трудоемкость схемы селекции на основе гибридов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД

Разработанный нами метод основан на экспериментальном материале, полученном в лаборатории гетерозиса Института цитологии и генетики СО АН СССР. Предлагается в селекции по биохимическим признакам предпочтение отдавать не гибридам, а популяциям. В отличие от стандартных «лизиновых» гибридов и сортов с однородным эндоспермом зерна, а именно мучнистым, структура урожая зерна нового типа популяций может быть либо смешанной (смесь кремнистых и мучнистых семян), либо однородной (только кремнистые семена), что обусловлено морфологией эндосперма компонентов, участвующих в формировании популяций. Принципы селекции высоколизиновой популяции со смешанной структурой урожая зерна рассмотрены ниже. В работе использованы образцы из коллекции ВИР, а также линии рисовой кукурузы нашей селекции. Донором лизина являлась форма кукурузы, мутантная по гену ораче-2, растения которой в скрещиваниях участвовали в качестве материнских компонентов.

В настоящей работе обсуждаются результаты исследований, проведенных на двух гибридах $O_2 \times$ Рисовая, различавшихся линиями-опылителями. При самоопылении гибридных растений поколения F_1 на початках наблюдалось расщепление на роговидное и мучнистое зерно в соотношении 3:1 (см. рисунок). Образцы роговидных и мучнистых семян, взятые с одного и того же початка, были подвергнуты биохимическому анализу на белок и аминокислотный состав. Результаты анализа приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что по содержанию белка обе фракции семян гибридного происхождения превышают контроль (ораче-2), причем у роговидных семян белка оказалось больше, чем у мучнистых. Отмечено также, что роговидные и мучнистые семена различаются процентным

* Syn A несет мутацию O_2 (по Ковачу).

Таблица 1

Содержание белка и аминокислот* в зерне гибридов кукурузы (ораче-2 × рисовая) поколения F₂

Аминокислоты, белок	Тип аминокислот	Содержание аминокислот в % к белку										Общее содержание аминокислот в белке								
		Гибрид 1					Гибрид 2					Гибрид 1		Гибрид 2		ораче-2 (контроль)		Прибавка к контролю в среднем		
		фракции зерна		среднее			фракции зерна		среднее			всего	в сравнении с ораче-2		всего	в сравнении с ораче-2		ораче-2 (контроль)	в %	
		рого-видная	мучнистая	рого-видная	мучнистая	рого-видная	мучнистая	рого-видная	мучнистая	абсолютная прибавка	прибавка в %		абсолютная прибавка	прибавка в %		абсолютная	в %			
Лизин	из***	2,51	4,30	2,95	2,04	3,90	2,50	3,70	33,48	+0,18	0,5	34,37	+1,07	3,21	33,30	0,62	1,86			
Гистидин	—	2,90	3,50	3,05	2,89	3,12	2,95	2,83	34,62	+9,13	35,81	40,56	+15,07	59,12	25,49	12,10	47,47			
Аргинин	—	4,15	6,48	4,73	4,57	5,75	4,86	5,63	53,68	+3,01	5,94	66,82	+16,15	31,87	50,67	9,58	18,90			
Аспарагиновая кислота	—	6,81	11,97	8,10	6,48	10,76	7,55	8,96	91,93	+11,29	14,0	103,81	+23,17	28,73	80,64	8,61	10,67			
Треонин	из	3,80	4,14	3,88	3,46	3,09	3,37	3,37	44,04	+13,71	45,20	46,34	+16,01	52,78	30,33	14,86	48,99			
Серин	—	5,39	5,30	5,37	4,52	3,21	4,19	4,39	60,95	+21,44	54,26	57,61	+18,10	45,81	39,51	19,77	50,04			
Глутаминовая кислота	—	22,02	19,66	21,43	25,30	18,06	23,49	19,59	243,46	+67,15	38,08	322,98	+146,67	83,18	176,31	106,91	60,64			
Пролин	—	9,16	8,59	9,0	8,98	6,72	8,41	8,31	102,15	+28,06	37,51	115,64	+40,85	54,61	74,79	34,10	45,59			
Глицин	—	3,28	4,64	3,62	3,10	4,40	3,42	4,01	41,09	+5,0	13,85	47,02	+10,93	30,28	36,09	7,96	22,05			
Аланин	—	9,36	7,99	9,01	10,94	7,04	9,96	7,47	102,26	+35,03	52,10	136,95	+69,72	103,70	67,23	52,37	77,89			
Валин	из	5,22	5,75	5,35	5,75	5,24	5,62	4,72	60,72	+18,24	42,93	77,27	+34,79	81,89	42,48	26,51	62,40			
Изолейцин	из	3,60	3,80	3,65	4,68	3,35	4,35	2,72	41,43	+16,95	69,24	59,81	+35,33	144,32	24,48	26,14	106,78			
Лейцин	из	16,31	12,19	15,28	18,39	8,28	15,84	8,92	173,43	+93,15	116,23	217,80	+137,52	171,30	80,28	115,33	143,66			
Тирозин	—	4,96	4,60	4,87	4,38	3,13	4,07	3,64	55,27	+22,51	68,71	55,96	+23,20	70,82	32,76	22,85	69,75			
Фенилаланин	из	6,27	5,81	6,15	5,87	4,22	5,45	4,27	69,80	+31,37	81,62	74,94	+36,51	95,00	38,43	33,94	88,31			
Белок	—	11,80	10,00	11,35	14,20	12,40	13,75	9,00												

* Содержание аминокислот определено на аминокислотном анализаторе Вестман, модель 121 в химико-технологической лаборатории Ии-та цитологии и генетики СО АН СССР.
 ** Форма ораче-2 (№ 721) получена из Всесоюз. селекционно-генетического ин-та (Одесса).
 *** Незаменимая аминокислота.

содержанием аминокислот. Гибриды 1 и 2 неравноценны по белковости и процентному содержанию аминокислот в зерне. Так, мучнистые семена гибрида 1 по аминокислотам превосходят контроль и аналогичные семена гибрида 2. Наличие подобных явлений свидетельствует о возможности создания популяций с требуемым качеством урожая зерна путем подбора необходимых компонентов. Семена с консистенцией типа ораче-2, взятые с гибридных початков и показавшие улучшенные по сравнению с контролем, биохимические признаки (в частности, повышенное содержание белка) могут быть использованы как доноры лизина для формирования новых популяций.

Расчеты по общему выходу аминокислот с учетом белковости показали, что смесь роговидного и мучнистого зерна превышает контроль. По таким незаменимым аминокислотам, как треонин, валин, изолейцин, лейцин и фенилаланин, прирост составил 48,99; 62,40; 106,78; 143,66 и 88,31% соответственно. По содержанию лизина гибридные семена оказались на уровне контроля. Такое превышение по аминокислотам смеси гибридных семян над ораче-2 обусловлено более высокой белковостью, а также взаимодополняющим балансом аминокислот роговидных и мучнистых семян. Это вызвано участием в гибридизации рисового компонента и его взаимодействием с донором. Исследования по белку и лизину, выполненные на гибридном материале с участием других кремнистых компонентов кукурузы, подтвердили основную принцип характера проявления биохимических признаков в зерне, отмеченный на материале O₂ × Рисовая.

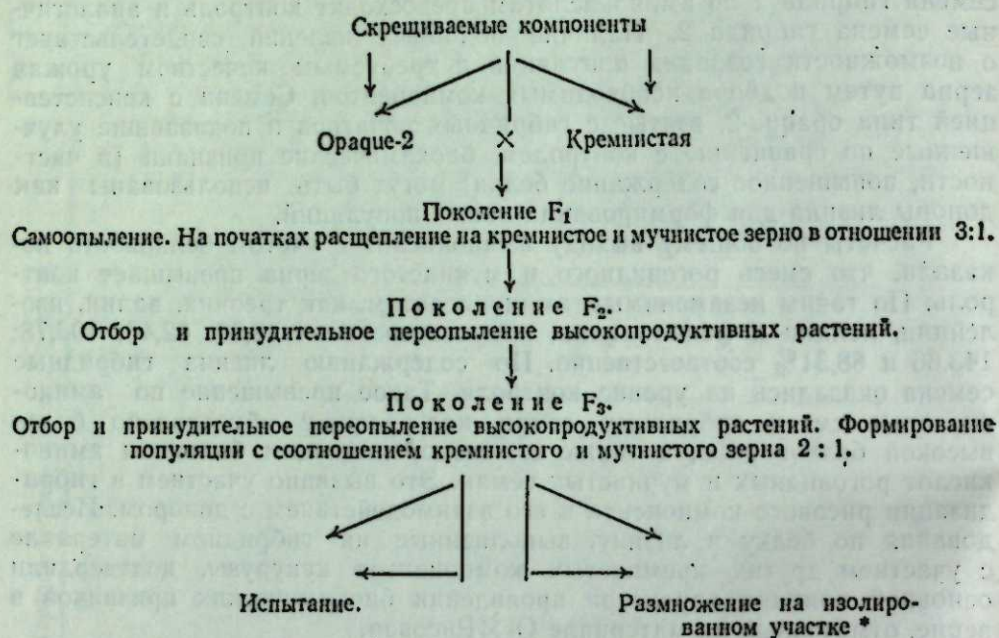
Учитывая факт биохимического эффекта, возникающего в результате генетического взаимодействия донора лизина и селекционной линии, целесообразно изучить вопрос о возможности организации селекции по биохимическим признакам на базе формирования популяций. В случае использования мутаций типа ораче-2 их компонентами в исходных скрещиваниях должны быть кремнистые и иные, немучнистого типа, линии, обладающие хорошей комбинационной способностью и повышенным содержанием белка в зерне.

Рассматривая генетическую структуру такой популяции, следует отметить, что частота гена O₂ здесь не подчиняется принципу равновесия генных концентраций в популяциях [9, 10]. Главная причина этого явления — частичная элиминация гена O₂ в гомозиготном состоянии, начиная с момента посева, вследствие чего в популяции может наблюдаться постепенное снижение его концентрации. В зависимости от почвенно-климатических особенностей района возделывания отсев из популяции семян типа ораче-2 будет проходить разными темпами. На основе изучения динамики частоты гена O₂ можно рассчитать продолжительность производственного использования популяции с желательным соотношением кремнистых и мучнистых семян.

Наиболее простым вариантом построения лизиновой популяции кукурузы является схема с участием двух компонентов — донора лизина и селекционной формы. Осуществив их скрещивание, необходимо, начиная с поколения F₂, вести отбор высокопродуктивных растений на основе принудительного переопыления смесью пыльцы этих же растений. Продолжительность отбора может быть различной и зависит главным образом от используемого в работе материала. Однако двукратный отбор, по-видимому, является минимальной обязательной программой селекции (см. схему). Необходимо, чтобы созданная популяция характеризовалась не только повышенными биохимическими показателями урожая, но и высокой продуктивностью в целом.

Чрезвычайно важно, чтобы популяция имела обеспечивающее это требование соотношение кремнистых и мучнистых (типа ораче-2) семян. Крайний вариант в ту или иную сторону нежелателен, так как может привести к частичной потере одного из упомянутых выше ка-

Схема селекции высоколизиновой популяции кукурузы с использованием ораque-2 в качестве донора лизина



* При необходимости отбор может быть продолжен.

чество популяции. Действительно, резкое возрастание в популяции кремнистых семян будет благоприятствовать повышению урожайности по зерну, но отрицательно скажется на выходе лизина. И, наоборот, высокая частота в популяции генотипов увеличит «урожай» лизина в ущерб урожаю зерна. На примере результатов биохимического анализа семян поколения F_2 гибрида $O_2 \times$ Рисовая установлено, что смесь кремнистых и типа ораque-2 семян в соотношении 3:1 обеспечивает выход лизина на уровне контрольного ораque-2. Такая семенная структура данной популяции является наиболее оптимальной для обеспечения требуемого качества урожая.

Известно, что срок эффективного использования сорта в производстве имеет важное значение для процесса семеноводства. При формировании популяции необходимо иметь в виду, что генотипы ораque-2 элиминируются из популяции, и желательное соотношение кремнистых и мучнистых семян будет изменяться в сторону увеличения доли кремнистых семян. С целью продления срока «работы» популяции в производственных условиях, по-видимому, целесообразно изменить соотношение кремнистых и мучнистых семян в пользу мучнистой части популяции. Осуществить это желательно на заключительных этапах формирования популяции.

Расчеты, произведенные в соответствии с законом Харди — Вейнберга, показали, что при допущении ежегодной элиминации из популяции по 10% генотипов ораque-2 и при условии исходного соотношения кремнистых и мучнистых семян 2,3:1 в популяции через пять лет ее эксплуатации соотношение кремнистых и мучнистых семян станет 4,1:1 (табл. 2). Основные перемещения в общем генетическом балансе популяции наблюдаются по гомозиготам мучнистых (q^2) и кремнистых (p^2) генотипов, тогда как гетерозиготные по гену O_2 генотипы ($2pq$) практически остаются на одном уровне, составляя 50% от численности популяции. Приведенные соотношения типов семян в начальном и конечном состоянии популяции отклоняются от оптимального отношения

Таблица 2

Динамика частоты генотипов с разным эндоспермом зерна в лизиновой популяции кукурузы *

Генерация	Частота					Соотношение генотипов		
	генотип		генотипов			кремни- стые	в %	в долях
	q	p	q ²	p ²	2pq			
I	0,546	0,454	0,298	0,206	0,496	0,702 0,298	70,2 29,8	≈2,3 : 1
II	0,518	0,482	0,268	0,232	0,500	0,732 0,268	73,2 26,8	≈2,7 : 1
III	0,491	0,509	0,241	0,259	0,500	0,759 0,241	75,9 24,1	≈3,1 : 1
IV	0,466	0,534	0,217	0,285	0,498	0,783 0,217	78,3 21,7	≈3,6 : 1
V	0,442	0,558	0,195	0,312	0,493	0,805 0,195	80,5 19,5	≈4,1 : 1

* Условно принято, что в течение одной генерации из популяции элиминируется 10% генотипов, гомозиготных по гену ораque-2.

3:1, однако эти крайние характеристики популяции не должны существенно изменить показатели ее уровня. В то же время решается важная задача технического порядка — продляется срок производственного использования популяции до пяти генераций. Однако в зависимости от условий возделывания кукурузы, а также от генетических особенностей кремнистого компонента структура популяции по соотношению семенных групп может отклоняться от теоретически рассчитанных параметров.

В заключение следует отметить, что в ходе обсуждения экспериментального материала, а также изучения вариантов структуры популяции нового типа в качестве донора биохимического признака фигурировала мутантная форма ораque-2, которая имеет и отрицательные качества. Именно последнее обстоятельство вносит определенные сложности в селекционный процесс, в том числе и при создании популяций. Известно, что в настоящее время мутант ораque-2 уже не является единственным донором лизина кукурузы, имеются и другие доноры биохимических признаков. Число доноров непрерывно растет. Реально и то, что в недалеком будущем серьезные селекционные недостатки мутантными формами, лишенными серьезных селекционных недостатков. В этом случае значение популяций существенно возрастает. Действительно, используя, например, кремнистый донор биохимического признака, селекционер освобожден от необходимости учета степени элиминации соответствующих генотипов из популяции, так как естественный отбор будет одинаково распространяться на все компоненты популяции. К достоинствам предложенной схемы следует также отнести возможность использования в работе любых мутантов, в том числе и немаркированных, тогда как существующая схема селекции гибридов, в силу технических причин, позволяет применять в работе только маркированные мутации.

Необходимо отметить, что степень сложности структуры схемы селекции может быть различной, вплоть до синтетиков. В ее формировании можно использовать одновременно несколько доноров, в том числе по разным биохимическим признакам. Предлагаемая схема селекции популяции открывает реальные возможности для создания

гетерозисных сортов с высокими биохимическими показателями урожая, а простое семеноводство будет способствовать активному внедрению их в производство.

ВЫВОДЫ

1. Самоопыление растений гибрида $O_2 \times$ Рисовая поколения F_1 дало на початках расщепление на роговидное и мучнистое (типа opaque-2) зерно с соотношением 3:1. Биохимический анализ показал увеличенное содержание белка и аминокислот в смеси гибридного зерна по сравнению с контролем (opaque-2). Это обусловлено генным взаимодействием скрещиваемых компонентов.

2. На основании изучения экспериментального материала предложена схема селекции кукурузы по биохимическим признакам на основе популяций. В отличие от лизиновых гибридов и сортов, имеющих только мучнистое зерно в урожае, зерно новых популяций может быть представлено либо смесью кремнистых ($\approx 75\%$) и мучнистых ($\approx 25\%$) семян, либо полностью кремнистыми, в зависимости от типа используемых доноров и селекционных линий. В скрещивании рекомендуется вовлекать кремнистые и иные (немучнистого типа) формы с хорошей комбинационной способностью и повышенным содержанием белка, что обуславливает гетерозис и высокое качество урожая популяции.

3. В подобной популяции могут быть одновременно использованы доноры одинаковых или различных биохимических признаков, независимо от наличия или отсутствия маркеров. Популяции могут быть разной степени сложности, вплоть до синтетиков.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/11 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Mertz E. T., Bates L. S., Nelson O. E. Mutant Gene that Changes Protein Composition and increases lysine content of Maize Endosperm.— Science, 145, p. 297.
2. Хаджинов М. И., Будная М. В., Потехин С. А., Зима К. И. Питательная ценность мутантной формы кукурузы opaque-2.— Вести. с.-х. науки, 1969, 6, с. 11—17.
3. Галеев Г. С. и др. К проблеме селекции кукурузы на качество белка в зерне.— С.-х. биология, 1971, 1, с. 6—15.
4. Брежнев Д. Д., Шмараев Г. Е. Селекция растений в США. Кн. 2. М., Колос, 1976.
5. Kovacs J., Herczegh M., Gaspar M. Protein modositó genek hatásának vizsgálata kukoricában.— Agrartudományi Közlemények, 1970, XXIX, p. 309—314.
6. Зима К. И., Хаджинов М. И., Нормов А. А. Изменение веса семян, содержания в них протейна и лизина у линий опейк-2 при насыщающих скрещиваниях.— Генетика, 1972, 7, с. 5—8.
7. Мусийко А. С., Соколов В. М., Трофимов В. А. Улучшение консистенции эндосперма зерна высоколизиновой кукурузы.— Вести. с.-х. науки, 1976, 10, с. 28—34.
8. Соловецкая Е. В., Щелокова З. И., Дмитриева А. Н., Матющенко Л. В. Появление мутаций типа опейк-2 при отдаленной гибридизации кукурузы.— С.-х. биология, 1977, XII, 2, с. 189—193.
9. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., Наука, 1967.
10. Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М., Мир, 1972.

A. N. Sidorov

ON THE SCHEME OF SELECTION OF CORN FOR BIOCHEMICAL CHARACTERS

The self — pollination of F_1 plants of $O_2 \times$ Rice hybrids resulted in a segregation of kernels on a single corn cob into corniculate and mealy ones in 3:1 ratio. The biochemical analysis of these kernels for protein and amino acid content showed their superiority to the control (opaque-2), the protein content in corniculate kernels being higher than in mealy ones. The content of essential amino acids in the kernels of these hybrid corn cobs was also higher than in the control. The lysine content in the experimental material and in opaque-2 was the same.

The superiority of hybrid kernels to the control ones for amino acid content is due to increased protein content and balanced amino acid content in corniculate and mealy grains which is due, in turn, to the rice component and its genic interaction with opaque-2 under hybridization.

A scheme is proposed for selection of corn for its biochemical characters on the basis of a population of a new type, using donor and lines with flinty and non — meal type of kernels, which are characterized by high combining ability and high protein content in kernels.

The scheme permits to produce heterotic populations using simultaneously different mutants, including non — marked ones. Depending on the material employed the kernel endosperm of the population will be either of homogenous (flinty) or mixed character.

УДК 575.22 : 577.15+528.475.2

А. Я. ЛАРИОНОВА

ДИНАМИКА ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ ФЕРМЕНТОВ ХВОИ ЛИСТВЕННИЦЫ

Успешное использование метода электрофоретических спектров ферментов в сравнительных генетических исследованиях популяций древесных растений, в частности хвойных, в значительной степени зависит от знания уровня внутривидовой изменчивости, обусловленной как особенностями роста и развития растений, так и влиянием условий окружающей среды. Несомненный интерес представляет изучение динамики электрофоретических спектров в течение суток, вегетационного сезона и в зависимости от возраста дерева. Однако подобные исследования, проведенные на хвойных, сравнительно немногочисленны [1—7]. Весьма ограничен набор анализируемых ферментных систем. Почти отсутствуют сведения об изменчивости электрофоретических спектров ферментов в многолетнем цикле, что крайне важно для выявления характера влияния периодически изменяющихся условий среды на состав молекулярных форм ферментов.

Цель данной работы — изучение динамики состава электрофоретических форм пероксидазы и эстеразы хвои брахибластов лиственницы в течение трехлетнего периода.

Исследования проводили в популяции лиственницы даурской (*Larix gmelinii*) в географических культурах на экспериментальной базе Института леса и древесины СО АН СССР «Погорельский бор» в 1975—1977 гг. Сбор образцов хвои осуществляли отдельно с каждого из 30 выбранных деревьев этой популяции в одну и ту же фазу (прекращение роста хвои и побегов). Хвою тщательно измельчали и растирали с анионитом Дауэкс 1×8 (200—400 меш.) в трис-глицериновом буфере [8], содержащем 1%-ный твин-20 и 1%-ный трион X-100. Полученную вытяжку ферментов разгоняли с помощью метода диск-электрофореза в полиакриламидном геле. Окраску зон пероксидазы и

эстеразы хвои производили по методике В. И. Сафонова и М. П. Сафоновой [9] с небольшими модификациями.

Анализ электрофоретических спектров ферментов хвои отдельных деревьев в изученной популяции лиственницы показал, что в составе молекулярных форм пероксидазы и эстеразы наблюдаются различия, иногда значительные. Так, общее число зон с ферментативной активностью в спектрах как пероксидазы, так и эстеразы варьирует в зависимости от года, причем характер этой изменчивости неодинаков для исследованных ферментных систем. Для пероксидазных спектров характерно постепенное увеличение числа зон с ферментативной активностью. Ниже показано среднее число зон ферментов в спектрах в 1975—1977 гг.

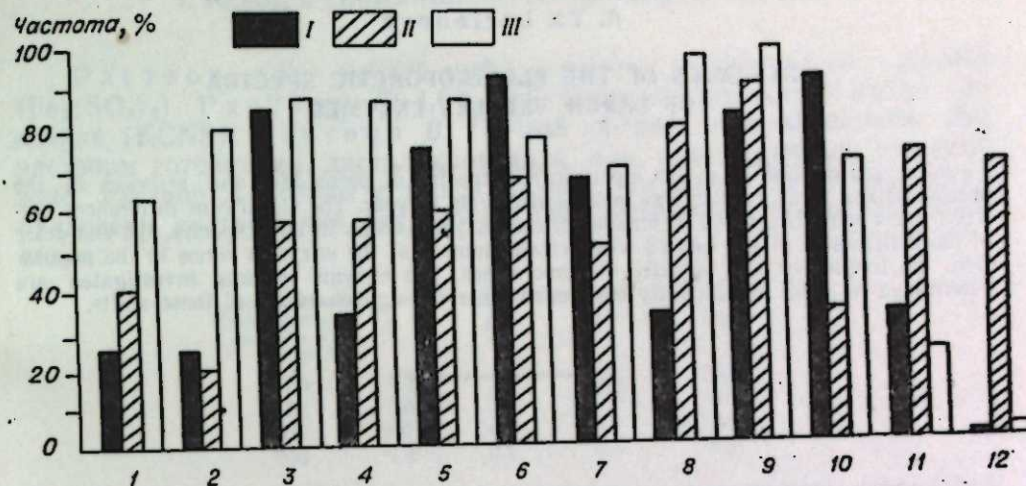
Ферменты	1975 г.	1976 г.	1977 г.
Пероксидаза	6,59±0,32	9,77±0,40	12,20±0,20
Эстераза	3,97±0,23	4,86±0,28	4,23±0,24

Таким образом, среднее число зон пероксидазы на спектр в 1976 г. было значительно выше, чем в 1975 г., а наибольшее число зон пероксидазы наблюдалось в 1977 г. Существенные различия между годами обнаружены и по числу зон эстеразы в спектрах отдельных деревьев. Однако, в отличие от спектров пероксидазы, среднее число зон этого фермента практически стабильно по годам, так как имеющиеся небольшие различия статистически недостоверны. Характер распределения в популяции спектров с определенным числом зон ферментов также варьирует в зависимости от года. Наиболее резкие сдвиги в характере распределения спектров свойственны пероксидазе. Частоты спектров с одним и тем же числом зон эстеразы хотя и обнаруживают некоторые изменения по годам, но эти изменения менее значительны.

Не остаются стабильными в течение трех лет и частоты отдельных зон ферментов. Сравнение частот пероксидазных зон показало, что различные зоны обладают разным уровнем изменчивости. Некоторые зоны пероксидазы, например зоны с относительной электрофоретической подвижностью (ОЭП), равной 0,15—0,17; 0,21—0,23; 0,24—0,26; 0,27—0,29; 0,33—0,35, имеют близкие значения частот во все годы исследований. В то время как у других зон (0,09—0,11; 0,12—0,14; 0,18—0,20; 0,30—0,32; 0,36—0,38; 0,39—0,41; 0,42—0,44) отмечены значительные различия в частотах по годам (см. рисунок). Следует заметить, что характер изменения встречаемости разных зон неодинаков. Частоты зон с ОЭП, равной 0,09—0,11; 0,18—0,20; 0,30—0,32; 0,33—0,35, имеют вполне определенную тенденцию к повышению. Ряд зон не обнаруживает какой-либо закономерности в изменении своих частот. Значительные колебания в частотах установлены и для отдельных зон эстеразы. Различные зоны эстеразы, так же как и пероксидазы, обладают разным уровнем и характером варьирования частот.

Активность большего числа зон в спектрах ферментов, главным образом зон с высокой активностью, не изменяется в течение трех лет. Однако в активности некоторых зон наблюдаются значительные различия по годам.

Таким образом, изучение состава электрофоретических форм пероксидазы и эстеразы хвои брахибластов лиственницы в 1975—1977 гг. выявило существенные различия по числу зон ферментов в спектрах деревьев, характеру распределения в популяции спектров с определенным числом ферментов, частотам и активности отдельных зон в разные годы. Установлено, что изученные ферментные системы в значительной степени гетерогенны по характеру этих различий. Пероксидаза является более лабильным ферментом. Она обнаруживает как количественные, так и качественные изменения в составе электрофоретических форм. Состав молекулярных форм эстераз, по-видимому, в меньшей



Частоты зон пероксидазы хвои лиственницы в 1975—1977 гг.
 Зоны с ОЭП—0,09—0,11 (1); 0,12—0,14 (2); 0,15—0,17 (3); 0,18—0,20 (4); 0,21—0,23 (5); 0,24—0,26 (6); 0,27—0,29 (7); 0,30—0,32 (8); 0,33—0,35 (9); 0,36—0,38 (10); 0,39—0,41 (11); 0,42—0,44 (12).
 I—1975 г. II—1976 г. III—1977 г.

степени подвержен влиянию условий того или иного года, поскольку наблюдаются в основном только количественные изменения. Среднее число зон эстеразы, характерное для популяции в целом, стабильно в течение трех лет.

Значительная вариабельность электрофоретических спектров свидетельствует о связи уровня гетерогенности ферментов с условиями среды. Поэтому при сравнительных исследованиях древесных растений методом электрофореза ферментов необходимо прежде всего определить изменчивость, обусловленную действием различных факторов среды.

Институт леса и древесины
 и.м. В. Н. Сукачева,
 Красноярск

Поступила в редакцию
 10/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Bartels H. Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophytes of *Picea abies* (L) Karst.— *Planta*, 1971, 99, N 1, 283—289.
- Feret P. P. Isoenzyme variation in *Picea glauca* (Moench) Voss. seedling.— *Silvae Genetica*, 1971, 20, 1—2, 46—50.
- Esterbauer H., Grill D., Zotter M. Peroxidase in Nadeln von *Picea abies* (L) Karst.— *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 1978, 72, N 1-2, 155—159.
- Kelley W. A., Adams R. P. Seasonal variation of isozymes in *Juniperus scopulorum*: systemic significance.— *The American Journal of Botany*, 1977, 64, N 9, 1092—1096.
- Ларнонова А. Я. Изменчивость изоэнзимов в хвое лиственниц. Оперативные информ. материалы. Иркутск, 1977, с. 27—29.
- Духарев В. А. Сравнение изоэнзимного спектра эстераз кедра сибирского в разном возрасте. Науч. основы селекции хвойных древесных пород. М., Наука, 1978, с. 121—124.
- Мамаев С. А., Семкина Л. А. Использование изоферментативного спектра пероксидазы для внутривидовой систематики *Pinus silvestris*. Тез. докл. делегатского съезда всесоюз. бот. общества. Л., Наука, 1978, с. 342.
- Едрева А., Чолакова Н. Некоторые ошибки при определении белковых веществ методом Лоурн.— *Физиол. растений*, 1975, 22, вып. 1, 204—207.
- Сафонов В. И., Сафонова М. П. Исследование белков и ферментов растений методом электрофореза в полиакриламидном геле.— В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., Наука, 1971, с. 113—136.

DYNAMICS OF THE ELECTROFORETIC SPECTRA
OF LARCH NEEDLES ENZYMES

The reproducibility of the electroforetic spectra of peroxidase and esterase in the brachiblasts of larch needles was investigated from to year. The significant differences between years were discovered in number of the enzymes zones in trees spectra, the character of the distribution of the spectra with certain number of the enzymes zones in the population, the frequencies and activity of some zones. The enzyme systems investigated are determined to differ significantly from each other through character of these shifts.

УДК 577.164.2 : 581.192 : 543.242

Г. М. СКУРИДИН

ЭКСПРЕСС-МЕТОДЫ ПОЛУКОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ
АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Существует большое число способов определения аскорбиновой кислоты [1—4]. Многие методы обладают достаточно высокой точностью и специфичностью [5], однако рассчитаны на анализ в лабораторных условиях и требуют стационарного лабораторного оборудования.

Иногда возникает необходимость в полевых экспресс-методах определения аскорбиновой кислоты. В условиях экспедиции, в селекционной практике требуется портативность оборудования, простота выполнения анализа и надежность метода. Желательно использовать легкодоступные реактивы и оборудование.

Предлагаемые два способа определения аскорбиновой кислоты пригодны как для полевых, так и для лабораторных условий и позволяют быстро оценить содержание витамина в растительных тканях — мякоти плодов и ягод, листьях и т. д.

Методы основаны на реакциях восстановления различных окислителей аскорбиновой кислотой [6, 7] и заключаются в следующем: заранее готовят растворы реактивов, которые, будучи герметично закрытыми, могут храниться в течение нескольких месяцев. Перед началом анализа смешивают растворы в определенных пропорциях для различных предполагаемых концентраций витамина и точно измеренное количество этой смеси разливают по пробиркам. В полевой сумке можно разместить до сотни пробирок в штативах. В таком виде комплект удобен для переноски.

При анализе из исследуемого материала получают сок и точно отмеренное количество добавляют к реакционной смеси в пробирках. По изменениям в окраске судят о количестве витамина.

Рассматриваемые составы растворов подобраны для измерения концентраций аскорбиновой кислоты в плодах облепихи (от 50 до 300 мг%). Для объектов, содержащих иные количества витамина, составы легко подобрать, изменив соответствующим образом количество или концентрацию растворов А и Б. Готовые смеси маточных растворов необходимо использовать в течение дня.

I. МЕТОД С ТИОЦИАНАТОМ (РОДАНИДОМ) ЖЕЛЕЗА

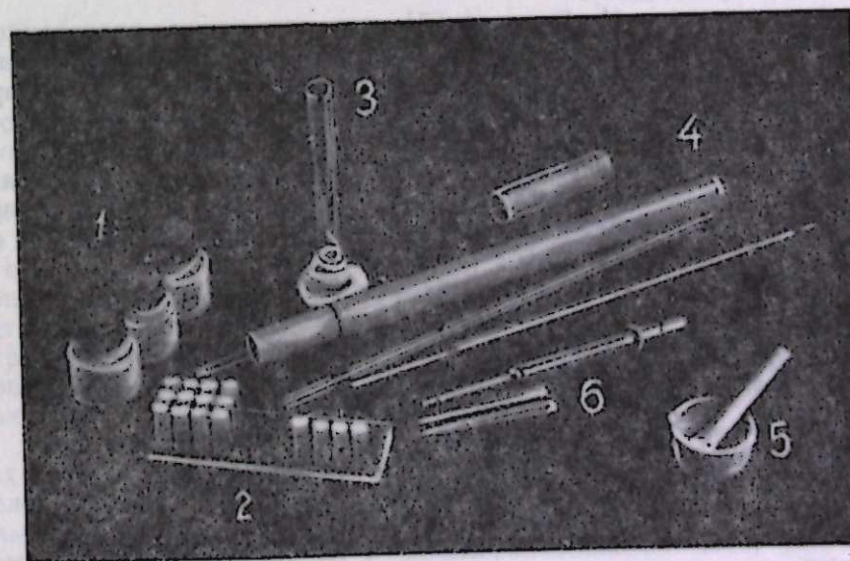
Раствор А: 0,460%-ный раствор сернокислого железа ($\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$). Раствор Б: 1,6%-ный раствор роданистого калия или натрия (KCNS). Раствор В: 7%-ный раствор соляной кислоты. Все растворы готовят на дистиллированной или прокипяченной питьевой воде. Раствор А делают с максимально возможной точностью. Ниже приведены соотношения растворов для приготовления реакционной смеси:

Концентрация аскорбиновой кислоты в соке, мг %	Раствор, мл			вода
	А	Б	В	
50	1,0	1,0	2,0	16,0
100	2,0	2,0	2,0	14,0
200	4,0	4,0	2,0	10,0
300	6,0	6,0	2,0	6,0

В каждую из четырех серий пробирок с различным сочетанием исходных растворов наливают по 1,0 мл реакционной смеси и герметично закрывают. Особенно удобны для этой цели полиэтиленовые пробирки емкостью 1,5 мл с крышечками производства Ялтинского УПП УТОС (см. рисунок). Разлитые растворы пригодны в течение суток. При анализе в пробирки наливают по 0,20 мл исследуемого сока с помощью автоматической или обычной пипетки, или откалиброванной капельницы и энергично встряхивают.

Аскорбиновая кислота восстанавливает железо (III) до железа (II). При этом тиоцианат железа (III), имеющий красную окраску, обесцвечивается в той или иной пробирке, что определяет концентрацию аскорбиновой кислоты в соке. Например, концентрация менее 50 мг% — если обесцвечивания нет ни в одной из пробирок, или концентрация лежит в области между 50 и 100 мг% — если первая пробирка обесцветилась, а вторая — нет и т. д.

Этот способ малоприменим для соков, имеющих красную окраску, из-за маскирующего влияния пигментов сока на роданид железа.



Комплект оборудования.

1 — флаконы с маточными растворами, 2 — штатив с пробирками, 3 — цилиндр для приготовления рабочих растворов, 4 — стеклянные пипетки с футляром, 5 — фарфоровая ступка с пестиком, 6 — автоматическая пипетка с накопчиками.

2. МЕТОД С СЕРНОКИСЛОЙ МЕДЬЮ

Раствор А: 0,465%-ный раствор сульфата меди ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$). Раствор Б: 10%-ный раствор иодистого калия (KI). Раствор В: 1,5%-ный раствор крахмала (1,5 г обычного картофельного крахмала, взбалтывая с 100 мл воды, довести до кипения и кипятить 3—5 мин. Раствор сохраняется до 3 сут. Желательно для консервации добавить несколько кристалликов тимола или фенола).

Поступают аналогично способу 1. Ниже приводятся составы реакционной смеси:

Концентрация аскорбиновой кислоты в соке, мг %	Раствор, мл			вода
	А	Б	В	
50	1,0	1,0	4,0	14,0
100	2,0	2,0	4,0	12,0
200	4,0	4,0	4,0	8,0
300	6,0	6,0	4,0	4,0

В результате реакции сернистой меди с иодистым калием выделяется свободный иод, образующий синий иодокрахмальный комплекс. Аскорбиновая кислота, восстанавливая иод, вызывает обесцвечивание раствора. Этот способ пригоден для экстрактов и соков различной окраски, поскольку их окраска теряется на фоне темно-синего иодокрахмального комплекса.

Порог чувствительности первого способа составляет 10—15 мг% (20—30 мкг витамина на пробирку), второго способа — 3—5 мг% (6—10 мкг на пробирку) аскорбиновой кислоты в соке. Чувствительность можно повысить, увеличив долю сока в пробирках с соответствующим увеличением концентрации реагентов.

Необходимо отметить, что аскорбиновая кислота неустойчива в растворах и довольно быстро разрушается кислородом воздуха при нагревании и на свету. Поэтому при анализе сок из исследуемого материала получают по возможности быстрее, измельчая материал в фарфоровой ступке, растирая на пластмассовой терке, размельчая ножом из нержавеющей стали и т. п. (см. рисунок), все процедуры проводят на неярком свету.

Согласно данным М. Баракат [7] и в результате проведенного нами исследования, на определение аскорбиновой кислоты не влияет присутствие сахаров (сахароза, фруктоза, глюкоза) и белка (сывороточного альбумина). В предлагаемых способах на точность анализа не влияет наличие мякоти и незначительная окраска сока.

Методы определения аскорбиновой кислоты были опробованы на плодах облепихи и показали результаты, согласующиеся с данными лабораторных анализов (ранговые коэффициенты корреляции составляют 0,836—0,874).

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/VI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Асатнани В. С. Биохимический анализ. Ч. 1. Тбилиси, Грузмедгиз, 1953, с. 335—342.
2. Методы биохимического исследования растений. /Ред. А. И. Ермаков. Л., Колос, 1972, с. 88—92.
3. The Vitamins. Chemistry, physiology, pathology, methods. London, Acad. Press, 1967.
4. Березовский В. М. Химия витаминов. М., Пищепромиздат, 1959, с. 43—49.

5. El-fouly M. M. Uber die Spezialitat der "TEE-Metode" zur quantitativen Bestimmung von Ascorbinsaure und Gesamt-Vitamin-C im frischen Pflanzenmaterial.—Experientia, 1966, 22, 12, p. 854—855.
6. Справочник химика. Т. 4. Л., Химия, 1967, с. 349.
7. Barakat M. Z., Shehab S. K., Darwish N., El-Zohiery A. A new titrimetric method for the determination of Vitamin C.—Anal. Biochem., 1973, 53, 1, p. 245—251.

G. M. Skuridin

THE RAPID AND SEMIQUANTITATIVE ASCORBIC ACID FIELD ASSAY

The two rapid ascorbic acid assays available for field conditions are described. They are based on reactions with free iodine or ferric rhodanide. The reaction mixtures were calculated for certain vitamin concentrations and were packed in test tubes. Then a certain volume of plant extract or juice was added in each tube and the coloration disappearance defined the ascorbic acid content. The sensitivities of the iodine and ferric rhodanide methods are equal to 6—10 and 20—30 micrograms per probe respectively. The assays offered are rather specific and are in good agreement with the data obtained by means of usual assays. The slight turbidity and coloration do not interfere with the assays.

УДК 582.26

Н. А. ТЕРСКОВ, Р. П. ТРЕНКЕНШУ, В. Н. БЕЛЯНИН

СВЕТОЗАВИСИМЫЙ РОСТ ВОДОРОСЛИ *PLATYMONAS VIRIDIS* В НЕПРЕРЫВНОЙ КУЛЬТУРЕ

Световые зависимости роста и фотосинтеза морских микроводорослей в условиях непрерывной культуры — малонизученная область экологии. Сравнительный анализ литературных данных по этому вопросу затруднен тем, что в аналогичных опытах применены разные методы культивирования и питательные среды, различные источники света и условия адаптации клеток и интенсивности действующего потока.

Наиболее четкие зависимости роста и фотосинтеза водорослей от их освещенности можно получить при непрерывном и равновесном процессе выращивания в питательных средах, не лимитирующих рост клеток, и при стабилизации на оптимальном уровне важнейших параметров культуры. Плотностатный способ культивирования позволяет проводить исследования в неизменных световых (и других) условиях [1].

Мало изучен рост морских водорослей при высоких интенсивностях света. Хотя зависимости роста и фотосинтеза морских микроводорослей указаны для многих видов [2], но величины освещенности культур в опытах, как правило, не превышают 15—20 клк, что в несколько раз ниже значений максимальной освещенности, при которой могут находиться водоросли в естественных условиях.

Характеристики роста при больших облученностях культуры в основном приводятся для термофильных видов. Учитывая, что морские одноклеточные водоросли являются мезофиллами, изучение количест-

венных закономерностей роста и фотосинтеза морских видов при высокой интенсивности действующего света представляет особый интерес, так как в этом случае могут наиболее четко выявиться световые особенности, тесно связанные с температурными условиями.

В настоящей работе сообщаются результаты экспериментального изучения роста и фотосинтеза одноклеточной водоросли *Platymonas viridis* Rouch sp. n. [3] в зависимости от освещенности культуры в непрерывном плотностатном процессе выращивания. Эта флагеллята устойчиво растет в непрерывной хеостатной культуре [4] и рассматривается как перспективный объект массового культивирования для кормовых целей [5].

МЕТОДИКА

В опытах использовали полупрозрачные суспензии платимонаса, полученного из Института биологии южных морей АН УССР из коллекции культур Л. А. Ланской. Экспериментальная установка включала 2 колбы объемом 1 л с освещаемой площадью 126,7 см² каждая. Объем и толщина освещаемого слоя суспензии составляли соответственно 380 мл и 3 см.

Водоросли выращивали на питательной среде с добавкой макро- и микроэлементов [6], которую готовили на искусственной морской воде [7]. Соленость среды 27–28‰, температуру поддерживали в диапазоне 26–28°C. Эти величины являются оптимальными для платимонаса [5]. Слой суспензии непрерывно продували воздухом, обогащенным углекислым газом до 3–4% объема, что обеспечивало достаточное углеродное питание и перемешивание клеток. Расход смеси составлял 6–7 л/мин на 1 л суспензии. По результатам предшествующих опытов при таком расходе смеси рост платимонаса не лимитируется углеродом.

Суспензию снизу освещали кварцевыми лампами накаливания с йодным циклом типа КИ 22-1000-4. Энергетическую освещенность (область ФАР) в опытах измеряли пиранометром Янишевского по методике Б. И. Гуляева [8]. Освещенность варьировали от 10 до 500 Вт·м⁻² ФАР.

В эксперименте применяли плотностатный метод культивирования [1]. Прирост водорослей измеряли по величине оптической плотности в красной области спектра (D_{680}), характеризующей поглощение хлорофиллом *a*. Запись спектра производили через 1–2 ч на регистрирующем спектрофотометре СФ-14. Затем часть суспензии сливали и доливали соответствующий объем питательной среды, чем обеспечивалась стабилизация оптической плотности на заданном уровне. Величина оптической плотности 3-сантиметрового слоя суспензии D_{680} , измеренная относительно D_{735} , составляла в опытах $D_{680} = 0,36 \pm 0,03$, что соответствует поглощению клетками 39–40% от действующего потока ФАР с учетом распределения энергии в спектре источника света. Поддержание оптической плотности суспензии на заданном уровне в стационарных условиях культивирования обеспечивает стабилизацию основных параметров роста и фотосинтеза [9].

После достижения стационарного роста определяли концентрацию сухой биомассы в суспензии, в каждом опыте производили от 8 до 14 измерений. Перед измерением биомассу дважды промывали дистиллированной водой. Содержание хлорофилла рассчитывали по методике, описанной в работе [10]. Продолжительность отдельного опыта на установленной освещенности составляла 48–96 ч. Калорийность сухой биомассы водоросли определяли прямым сжиганием в калориметрической бомбе прибора Б-8. В результате семи измерений было найдено,

что калорийность промытой сухой биомассы платимонаса равна $4,8 \pm 0,1$ ккал/г.

Удельную скорость роста определяли по отношению прироста биомассы за определенный отрезок времени к среднему количеству биомассы, функционирующей в культиваторе в это же время.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из факторов, определяющих характер световых зависимостей роста водорослей в культуре, является степень предварительной адаптации клеток к световым условиям [2]. В непрерывном процессе выращивания предыстория культуры сказывается на динамике роста в начальный (переходный) период. Это проявляется в уменьшении или увеличении скорости деления клеток, которая в дальнейшем выходит на стационарный уровень, зависящий от задаваемых условий. В наших опытах равновесный процесс устанавливается через 12–36 ч культивирования. На рис. 1 представлена динамика удельной скорости роста (μ) платимонаса при освещенности культуры (E_0) 50 Вт/м² ФАР. Стационарный процесс установился примерно через сутки непрерывного роста, после чего колебания значений μ не выходили за пределы точности измерения этой величины. Сходные по характеру динамические кривые получены и в остальных опытах.

Зависимость удельной скорости платимонаса от величины энергетической освещенности поверхности культуры в стационарном процессе роста показана на рис. 2. В диапазоне относительно низких освещенностей клеток с увеличением E_0 происходит линейное увеличение μ , которое затем достигает максимальных значений при освещенности 50–80 Вт/м² ФАР. Однако плато светового насыщения неширокое и μ начинает довольно резко снижаться при освещенностях, больших 100 Вт/м². Максимальные значения μ в опытах не превышали 0,12 ч⁻¹. В литературе имеются сведения о максимальном темпе деления платимонаса, достигающем 0,15 ч⁻¹ [11]. Темп деления и скорость роста μ в наших опытах однозначны в условиях стационарного процесса роста. В отдельных опытах мы получали в переходные периоды результаты, близкие к указанным в литературе.

Сравнение характера световой зависимости удельной скорости роста платимонаса и водорослей, имеющих более высокую оптимальную температуру, показывает, что положение максимума удельной скорости

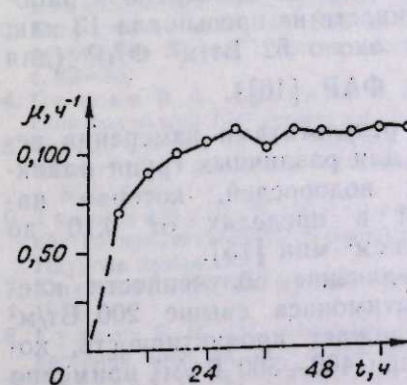


Рис. 1. Динамика удельной скорости роста (μ) непрерывной культуры *Pl. viridis* при освещенности $E_0 = 50$ Вт·м⁻² ФАР.

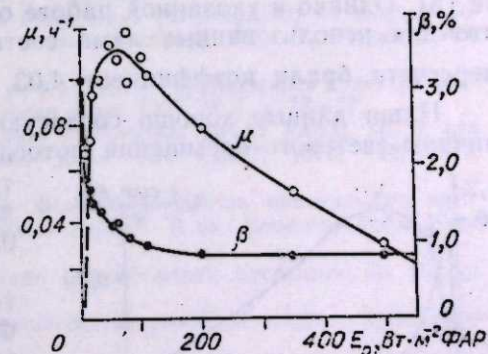


Рис. 2. Зависимость μ и относительного содержания хлорофилла *a* в сухой биомассе (β) *Pl. viridis* от E_0 непрерывной культуры.

роста на световой кривой зависит от величины температуры, оптимальной для роста. Так, у платимонаса, имеющего оптимальную температуру $26 \div 28^\circ\text{C}$, максимальная удельная скорость роста наблюдается при освещенности $50\text{--}80 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$, а у термофильного штамма хлореллы ($T_{\text{опт}} = 37 \div 38^\circ\text{C}$) достигает максимальных значений при освещенности $200\text{--}250 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$ [12]. Аналогичные соотношения зависимостей можно отметить и для синезеленых водорослей — спирулины и синехоккокуса. Эти водоросли имеют температурный оптимум $34 \div 37$ и $53 \div 58^\circ\text{C}$, а положение μ_{max} на световой кривой при освещенности $150\text{--}200$ и $500\text{--}700 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$ соответственно [13, 14].

Невысокие значения освещенности, при которых наблюдается световое насыщение, характерны для подавляющего числа видов морских водорослей [15].

Низкая фотоустойчивость мезофильных водорослей, обусловленная расположением максимума удельной скорости роста в области небольших значений освещенности, проявляется и в более резком снижении содержания пигментов в биомассе клеток при увеличении освещенности по сравнению с термофильными видами. На рис. 2 показана полученная в опытах зависимость относительного содержания хлорофилла a в сухой биомассе платимонаса (β) от поверхностной облученности культуры. Максимальные значения β у платимонаса наблюдаются при помещении клеток в темноту при оптимальной температуре и составляют $3,0 \pm 0,4\%$. Под действием света β неуклонно падает с увеличением освещенности до минимальных значений, равных $0,85\text{--}0,95\%$ (при освещенности $150\text{--}200 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$). При более высоких освещенностях содержание хлорофилла a в сухой биомассе клеток практически не изменяется, в отличие от хлореллы, у которой уменьшение β с увеличением освещенности наблюдается вплоть до освещенностей, равных $700\text{--}800 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$. Минимальные величины β у этих двух видов близки по значениям [12].

Снижение содержания пигментов в клетках с увеличением освещенности в условиях плотности увеличивает количество биомассы на единицу клеточного хлорофилла в суспензии, что определяет сдвиг максимума абсолютной скорости (продуктивности, P) в сторону более высокой освещенности по сравнению с положением максимума удельной скорости роста. Зависимость продуктивности платимонаса от поверхностной облученности культуры показана на рис. 3. При невысоком освещении, достигая наибольших значений $0,50\text{--}0,55 \text{ г (сух. б.) / м}^2 \text{ сут}$ при $80\text{--}200 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$. Сходная по характеру зависимость скорости роста платимонаса от освещенности приведена в работе [5]. Однако в указанной работе освещенность не превышала 13 клк , что для использованных ламп составляет около $52 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$ (для пересчета брали коэффициент $4,03 \frac{\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}}{\text{клк}} \text{ ФАР}$ [16]).

Наши данные хорошо согласуются с результатами измерения величины светового насыщения фотосинтеза для различных групп планктонных водорослей, которая находится в пределах от $0,10$ до $0,28 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$ [15].

Увеличение облученности клеток платимонаса свыше $200 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$ снижает продуктивность, которая при $400\text{--}500 \text{ Вт/м}^2$ примерно

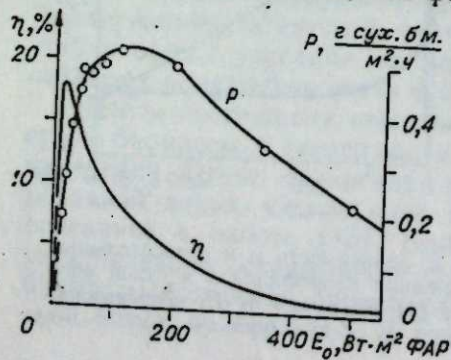


Рис. 3. Зависимость продуктивности (P) и энергетического КПД фотосинтеза (η) *Pl. viridis* от E_0 непрерывной культуры.

вдвое меньше максимальной. Предполагая, что зависимость фотосинтеза и продуктивности морских планктонных водорослей от освещенности имеет характер, сходный с найденным для платимонаса, на основе ингибирования роста большинства видов водорослей высокими освещенностями можно объяснить, что максимум фотосинтеза фитопланктона в море располагается тем ниже, чем больше света проникает в воду [17].

На рис. 3 показана зависимость эффективности утилизации ФАР от облученности клеток платимонаса. Как видно из рисунка, энергетический КПД фотосинтеза платимонаса имеет довольно узкий максимум при освещенностях $10\text{--}30 \text{ Вт/м}^2 \text{ ФАР}$. Наибольшее значение КПД фотосинтеза для платимонаса может достигать 18% , т. е. выше, чем у хлореллы [12] и синехоккокуса [13] при их непрерывном освещении. Более высокие значения энергетического КПД фотосинтеза платимонаса по сравнению с другими водорослями указывают на высокую фотосинтетическую активность хлорофилла у этой водоросли в условиях пониженной освещенности. У хлореллы и синехоккокуса подобные значения КПД могут быть получены при прерывистом освещении, которое снижает количество пигментов в клетке и повышает ассимиляционное число хлорофилла a [12, 18].

Более высокие значения КПД фотосинтеза у платимонаса, найденные в непрерывной культуре в сравнении с термофильными водорослями, вероятно, характерны для мезофильных фотосинтезирующих организмов в целом и соответствуют особенностям их световых зависимостей роста и фотосинтеза: низкому уровню насыщения предшествует больший угол наклона световой кривой при малых освещенностях.

Представленные результаты могут быть интересны для энергетической оценки непрерывных и интенсивных культур морских микроводорослей в управляемых условиях.

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

Поступила в редакцию
12/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Терсков И. А., Гительзон И. И. Применение непрерывного плотностатного процесса для управляемого культивирования микроорганизмов.— В кн.: Непрерывное управляемое культивирование микроорганизмов. М., Наука, 1967, с. 3—13.
2. Финенко З. З., Ланская Л. А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, Наукова думка, 1971, с. 22—50.
3. Роухийнен М. И. Новый вид рода *Platymonas* (*Chlorophyta*) из зеленых водорослей.— В кн.: Новости систематики низших растений. М.—Л., Наука, 1966, с. 82—85.
4. Силкин В. А., Белянин В. Н., Паутова Л. А. Непрерывная культура морской водоросли *Platymonas viridis*.— Биология моря, 1977, № 1, с. 73—77.
5. Спекторова Л. В. Морская флагалята *Platymonas viridis* Rouch. sp. n. как объект для массового культивирования.— Докл. АН СССР, 1970, 192, № 3, с. 662—665.
6. Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н. Влияние элементов минерального питания на продуктивность водоросли *Platymonas viridis*.— В кн.: Биология моря. Киев, Наукова думка, 1978.
7. Хлебович В. В. Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974.
8. Гуляев Б. И. Об измерении фотосинтетически активной радиации.— Физиология растений. 1963, 10, № 3, с. 318—424.
9. Терсков И. А., Гительзон И. И., Сидько Ф. Я. и др. Интенсивное непрерывное культивирование хлореллы в плотностатном режиме при различной освещенности.— В кн.: Управляемое культивирование микроводорослей. М., Наука, 1964, с. 55—84.
10. Терсков И. А., Сидько Ф. Я. Некоторые вопросы спектрофотометрии светорассеивающих суспензий.— Изв. АН СССР, 1961, 9, с. 78.

11. Ланская Л. А. Культивирование водорослей.— В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, Наукова думка, 1971, с. 5—21.
12. Терсков И. А., Тренкеншу А. П., Сидько Ф. Я., Белянин В. Н. Рост и эффективность фотосинтеза хлореллы при прерывистом облучении.— Докл. АН СССР, 1976, 230, № 4, с. 998—1001.
13. Beljanin V. N., Trenkenšiu A. P. Growth and spectrophotometric characteristics of the blue-green alga *Synechococcus elongatus* under different temperature and light conditions.— *Algological Studies*, 1977, 18, p. 46—66.
14. Белянин В. Н., Тренкеншу Р. П. Управляемое культивирование микроводорослей как способ оценки продукционных возможностей массовой культуры.— В кн.: Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве. Ташкент, ФАН, 1977, с. 17—19.
15. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море. Автореф. докт. дис. М., 1976.
16. Леман В. М. Культура растений при электрическом свете. М., Колос, 1971, 300 с.
17. Финенко З. З. Адаптация планктонных водорослей к основным факторам океанической среды.— В кн.: Биология океана, т. I, М., Наука, 1977, с. 9—18.
18. Trenkenšiu A. P., Beljanin V. N., Sidko F. Ja. Photobiosynthesis of microalga *Synechococcus elongatus* upon exposure to intermittent light.— *Algological Studies*, 1976, 15, p. 176—184.

I. A. Terskov, R. P. Trenkenshu, V. N. Belyanin
LIGHTDEPENDENT GROWTH OF PLATYMONAS VIRIDIS
IN CONTINUOUS CULTURE

Results of experimental study of growth, productivity and efficiency of the sea unicellular alga *Platymonas viridis* photosynthesis are presented in the paper. Strong light inhibition of growth has been found at light intensity more than $200 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ Phar. Maximal value of specific growth rate is 0.12 h^{-1} and occurs at light intensity $50\text{--}80 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ Phar. Maximal photosynthesis efficiency is in the range of $10\text{--}30 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ Phar and can reach 18%. Chlorophyll *a* content in dry cells biomass decreases from 2.6—3.4% (in darkness) to 0.85—0.95% at light intensities $150\text{--}500 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ Phar. Comparison of growth characteristics *Platymonas* and other algae in similar experiments allowed to make the following conclusion: the position of maximum of growth rate on the light curve is dependent on temperature optimal for this algae species.

УДК 551.46.01 : 551.463.8

И. И. ГИТЕЛЬЗОН, А. П. ШЕВЫРНОГОВ, С. Л. МОЛВИНСКИХ,
В. В. ЧЕПИЛОВ

БЕСКОНТАКТНАЯ РЕГИСТРАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА
В ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДАХ НА ХОДУ СУДНА

Осуществление глобального контроля за состоянием биоценозов моря и суши может стать возможным благодаря развитию аэрокосмической техники в сочетании с дистанционными методами изучения природной среды. В соответствии с комплексной программой СО АН СССР «Хлорофилл в биосфере» Институт физики им. Л. В. Киренского ведет разработку экспресс-методов определения зон с повышенной биологической продуктивностью в океане и внутренних водоемах. Это исследование имеет принципиальное значение для адекватного отражения состояния и динамики биоценозов. Регистрация количества хлорофилла важна для оценки динамики биологической продукции и выявления наиболее продуктивных зон в океане.

Один из наиболее перспективных методов — дистанционная регистрация спектров рассеянного назад солнечного излучения, изменяющихся в зависимости от состава и распределения частиц и веществ в воде [1]. Дистанционная регистрация спектров позволяет устанавливать аппаратуру на носителях, движущихся с высокими скоростями (корабли, самолеты), что дает принципиальную возможность изучения распределения жизни на больших пространствах в короткое время [2].

Авторы использовали метод регистрации спектров восходящего излучения на ходу судна и интерпретации деформаций спектра, зависящих от гидробиологических и метеорологических условий. Регистрация спектров отражения водной поверхности в режиме мониторинга имеет ряд особенностей и требует применения специальной аппаратуры [3].

Нами разработан корабельный вариант системы сбора и обработки спектрофотометрических данных. Комплекс аппаратуры состоит из фотометрической части — бортового многоканального спектрофотометра МКС-12, установленного в носовой части судна, и комплекса сбора и обработки информации «Поиск», собранного на базе двух мини-ЭВМ.

МКС-12 имеет два оптических канала, с помощью которых регистрируется спектральный состав оптического излучения, восходящего от поверхности моря (спектральная яркость B_λ), и спектральный состав падающего света (E_λ). Регистрация ведется непрерывно на ходу судна со скоростью ≈ 1 спектр/с.

Организация системы сбора и обработки информации основана на параллельной работе двух мини-ЭВМ. Управляющие функциональные связи регистрирующей части комплекса, включая блок накопления первичной информации, определяются одним процессором. Вторая мини-ЭВМ занята текущей выборочной обработкой данных и выдачей на печать ряда параметров, которые определяют состояние анализируемого объекта, его пространственную динамичность.

Ввод в эксплуатацию комплекса «Поиск» осуществлен в 18-м рейсе НИС «Дм. Менделеев», проходившем в начале 1977 г. в западной части Тихого океана. Комплекс действовал в сложных условиях морской экспедиции, работал непрерывно в дневное время на ходу судна почти 2 мес на протяжении более 10 тыс. миль. Собран массовый статистический материал по спектральным характеристикам океанской поверхности в различных биогеографических условиях. Измерения проводили при состоянии поверхности от 0 до 4 баллов, облачности от 0 до 10 баллов, высотах солнца $h_\odot = 0\text{--}90^\circ$. Набор такого широкого диапазона условий возможен только при непрерывных автоматизированных измерениях в течение длительного времени.

Группа исследователей под руководством О. И. Кобленц-Мишке в продолжение всего рейса проводила систематические прямые измерения концентрации хлорофилла в поверхностном слое, результаты которых заложены в основу привязки дистанционных оптических измерений. 18-й рейс НИС «Дм. Менделеев» проходил по олиготрофным районам. Концентрация хлорофилла была крайне низка, в основном от $0,04$ до $0,42 \text{ мг/м}^3$, ее максимум составил всего $0,86 \text{ мг/м}^3$. Низкие концентрации хлорофилла серьезно затрудняют корректные количественные измерения дистанционным способом. Возможность этих измерений обусловлена тем, что прибор регистрирует спектральный состав восходящего света, измененный комплексом сопутствующих факторов, таких как концентрация взвеси неорганического и органического происхождения, растворенные вещества и т. д.

Результат проведенных измерений представляет собой набор интенсивностей восходящего и падающего излучений в 11 участках спек-

ра с шириной $\Delta\lambda=12$ нм с λ_i в 402, 434, 461, 485, 520, 592, 643, 665, 674, 705, 805 нм.

Для обработки применялись получивший неоднократное экспериментальное подтверждение метод изучения ковариаций спектров отражения и расчет на основе корреляционных соотношений уравнений регрессии для определяемой величины — концентрации хлорофилла ($C_{хл}$). В качестве элементов исходной матрицы для расчета коэффициентов уравнения регрессии использовалось отношение интенсивностей восходящего излучения на λ_n к $\lambda_5=525$ нм. Такой переход к «относительным спектрам» позволяет оценивать деформацию спектра и частично ликвидировать влияние неселективных изменений излучения, обусловленных изменениями интенсивности падающего света. В расчетах применены 9-мерные векторы из отношений интенсивности излучения на $\lambda_n=402, 434, 461, 485, 592, 643, 665, 674, 705$ нм. $\lambda_5=525$ нм исключена; так как используется в отношении.

В связи с тем, что оптические дистанционные измерения проходят значительно быстрее, чем взятие биологических проб и определение концентрации хлорофилла стандартной методикой, проводилось осреднение дистанционных измерений и с соответствие одной биологической пробе ставилось ≈ 50 9-мерных векторов-спектров. Всего в исходном массиве использовано ≈ 3500 измерений. Спектры, полученные на рейде Сингапура и соответствующие концентрации хлорофилла $0,86$ мг/м³, использовались для проверки работоспособности регрессионной модели на независимой выборке.

Данные, использованные в «обучающей» выборке, получены в различные дни от 20. III. 77 до 30. III. 77 г. и различное время суток (ограниченное первой половиной дня) от 8 до 13 ч местного времени, при изменениях облачности в пределах от 0 до 10 баллов и состоянии поверхности $0 \div 3$ балла.

Для этих условий рассчитаны средние по выборке всех отношений $I_{\lambda n}/I_{\lambda_5}$ их стандартные отклонения, матрица корреляционных коэффициентов (табл. 1), ковариационная матрица, собственные значения, собственные векторы ковариационной матрицы, Ψ_i , так как известно, что система статистически ортогональных функций Ψ_i может эффективно использоваться при решении обратных задач в виде $\alpha = \sum_i c_i \Psi_i$, а спектр собственных значений λ_i определяет статистически значимые координаты на базисе Ψ_i [4].

Таблица 1
Таблица коэффициентов корреляции между $I_{\lambda_n}/I_{\lambda_5}$ и концентрацией хлорофилла $C_{хл}$

n	$\lambda_1=402$ нм	$\lambda_2=434$ нм	$\lambda_3=461$ нм	$\lambda_4=485$ нм	$\lambda_5=592$ нм	$\lambda_7=643$ нм	$\lambda_8=665$ нм	$\lambda_9=674$ нм	$\lambda_{10}=705$ нм	$C_{хл}$
1	1,0	0,98	0,92	0,78	-0,23	-0,39	-0,45	-0,62	-0,32	-0,02
2	0,98	1,0	0,96	0,86	-0,24	-0,37	-0,43	-0,57	-0,32	-0,11
3	0,92	0,96	1,0	0,95	-0,33	-0,41	-0,47	-0,55	-0,34	-0,13
4	0,78	0,86	0,95	1,0	-0,43	-0,41	-0,44	-0,43	-0,3	-0,2
6	-0,23	-0,24	-0,33	-0,43	1,0	0,91	0,85	0,64	0,16	-0,58
7	-0,39	-0,37	-0,41	-0,41	0,91	1,0	0,99	0,88	0,24	-0,75
8	-0,45	-0,43	-0,47	-0,44	0,85	0,99	1,0	0,93	0,27	-0,76
9	-0,62	-0,57	-0,55	-0,43	0,64	0,88	0,93	1,0	0,31	-0,7
10	-0,32	-0,32	-0,34	-0,3	0,16	0,24	0,27	0,31	1,0	-0,06
$C_{хл}$	-0,02	-0,11	-0,13	-0,2	-0,58	-0,75	-0,76	-0,7	-0,06	1,0

Для каждого из рассчитанных коэффициентов уравнения множественной линейной регрессии

$$C_{хл} = \beta_0 + \beta_1 \frac{I_{\lambda_1}}{I_{\lambda_5}} + \dots + \beta_9 \frac{I_{\lambda_9}}{I_{\lambda_5}}$$

определена стандартная ошибка, t — отношение, дающее возможность оценить значимость каждого из элементов уравнения регрессии.

Коэффициент множественной корреляции для описанных условий 0,97. По коэффициентам уравнения множественной линейной регрессии проведен расчет предсказания концентрации хлорофилла по текущим значениям 9-мерных векторов, отражающих изменение спектрального состава света, зависящего от содержания хлорофилла в воде. При этом использовались исходные векторы.

Сравнение предсказанных значений концентрации хлорофилла и измеренных эталонным методом показало, что стандартная ошибка предсказания в нашем случае $4,4 \times 10^{-2}$ мг/м³ для диапазона концентраций $0-0,42$ мг/м³ (табл. 2).

Уравнение регрессии использовано для сравнения предсказанного значения концентрации хлорофилла с фактической концентрацией по независимой выборке, не использованной в исходной матрице. Для концентрации хлорофилла ($0,86$ мг/м³) ошибка предсказания составила 35% от фактической величины.

Таким образом, несмотря на формализованный подход к дифференциации спектров, наши результаты наряду с работами [2, 5] позволяют полагать, что разработанный комплекс сможет обеспечить определение концентрации хлорофилла в поверхностных водах океана и внутренних водоемов в режиме мониторинга с быстро движущихся носителей.

Данный метод обработки требует дальнейшего совершенствования для определения границ использования той или иной регрессионной модели, что сможет обеспечить автоматическое отслеживание работоспособности применяемых алгоритмов.

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

Поступила в редакцию
25/XII 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Clarke G. L. et al. Spectra of Backscattered Light from the Sea Obtained from Aircraft as a Measure of Chlorophyll Concentration. — 'Science' 1970, 167, № 3921.
2. Герсков И. А. и др. Регистрация хлорофилла в поверхностных водах с самолета. — ДАН СССР, 1976, 227, № 1, 224—227.
3. Космические исследования земных ресурсов. Под ред. Ю. К. Ходарева. М., Наука, 1976. 384 с.

Таблица 2
Сравнение концентрации хлорофилла, предсказанной по спектральным измерениям, и фактической, определенной биологами, мг/м³

Фактическая $C_{хл}$	Предсказанная $C_{хл}$	Фактическая $C_{хл}$	Предсказанная $C_{хл}$
0,04	0,07	0,2	0,21
	0,06		0,22
	0,05		0,22
	0,05		0,24
	0,06		0,22
	0,04		0,17
0,11	0,14	0,42	0,42
	0,1		0,38
	0,15		0,42
	0,16		0,43
	0,0		0,44
	0,14		0,37

4. Андрукович П. Ф. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. М., Изд-во МГУ, 1973. 254 с.
 5. Wezernak C. T. et al. Trophic State Analysis of Inland Lakes.— Remote Sensing of Environment, 1976, 5, p. 147—165.

I. I. Gitelson, A. P. Shevirnogov, S. L. Molvinskich,
 V. V. Chepilov

REMOTE SENSING OF CHLOROPHYLL CONCENTRATION IN SURFACE OCEAN WATER FROM BOARD A SHIP

The report discusses the problems of changes of upwelling radiance spectra, caused by the influence of hydrobiological properties of ocean water. The problems of devising algorithms of current data processing with a mini-computer which is on line with experiments and the main results obtained during the voyage of "Dm. Mendeleev" in the equatorial Pacific in 1977 are also discussed.

УДК 581.1+633.1

В. Л. ОСАКОВСКИЙ, В. Г. АЛЕКСЕЕВ

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ХЛОРОПЛАСТОВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

Одно из важных условий успешной адаптации растений к условиям существования — способность к оптимальному самообеспечению энергией. Энергообеспечение растений, обитающих в экстремальных условиях Севера, безусловно, имеет характерные особенности. На основании литературных и собственных данных В. П. Дадькин показал, что растения Севера для обеспечения нормальной жизнедеятельности требуют большего расхода энергии, чем растения умеренных широт [1]. Высокая энергоёмкость биологических процессов на Севере предполагает интенсивный синтез богатых энергией соединений. Растения на Севере находятся в исключительно благоприятных световых условиях, что, несомненно, способствует выработке у них соответствующих приспособлений к эффективному преобразованию световой энергии в химическую. Такова функциональная активность хлоропластов, их способность поддерживать достаточно высокий уровень фотохимической и фосфорилирующей активности. Однако многие аспекты энергетического обмена у растений Севера еще не изучены. Нами предприняты исследования энергетических особенностей функционирования хлоропластов у гексаплоидных яровых пшениц, выращиваемых в условиях Якутии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования выбраны сорта мягких пшениц: Якутянка 224 — сорт местной селекции, выведенный путем индивидуального отбора из местных популяций пшениц А. Н. Скалзубовой [2], и Саратовская 29 первой и одиннадцатой якутской репродукции. Семена проращивали в темноте, а на третий день — при искусственном освещении 2000 лк с 10-часовым фотопериодом.

Фотохимическую (ФХА) и фотофосфорилирующую активности (ФФА) хлоропластов определяли по прописям [3]. Для определения ФХА и ФФА хлоропласты одновременно извлекали из листьев обоих сортов, все измерения проводили параллельно. Выделяли хлоропласты в среде следующего состава: 0,4М сахара, 0,05М трис-НСl, рН 7,8, 0,01М NaCl. Навеску листьев 2 г измельчали в 20 мл среды выделения. Гомогенат фильтровали через восемь слоев марли, после чего фильтрат центрифугировали 10 мин при 1000 g. Осадок промывали и суспендировали в среде выделения и в дальнейшем использовали для определения функциональной активности. Степень интактности хлоропластов проверяли методом [4] по отношению E_{550}/E_{680} (оно в наших опытах было не менее 0,7) и контролировали визуально под микроскопом МБИ-6.

Фотохимическую активность хлоропластов определяли по скорости восстановления феррицианида калия в реакционной смеси следующего состава: 35 мМ трис-НСl, рН 7,8, 350 мМ сахара, 8 мМ NaCl, 0,9 мМ феррицианида (ФК) и хлоропласты из расчета 40—50 мкг хлорофилла. Реакцию проводили в мерных колбочках объемом 50 см³, содержащих по 5,5 мл реакционной смеси, экспозицию — на свету в течение 10 мин в термостатированных условиях при температуре 18—20° и освещенности 50 тыс. лк. Реакцию прекращали добавлением трихлоруксусной кислоты (ТХУ) до конечной концентрации 2,5%. Суспензию центрифугировали, и в надосадочной жидкости измеряли количество восстановленного ФК по разности оптических плотностей при 420 нм в контроле и опыте. Для расчетов использовали миллимолярный коэффициент экстинкции $E=1,04$. Фотохимическую активность выражали в микромолях ФК, восстановленного за 1 ч на 1 мг хлорофилла.

Фосфорилирующую активность хлоропластов определяли в 3 мл реакционной смеси состава: 15 мМ трис-НСl, рН 7,8, 20 мМ NaCl, 3,3 мМ MgCl₂, 3,3 мМ АДФ, 3,3 мМ K₂HPO₄, 0,03 мМ ФМС и хлоропласты из расчета 80—100 мкг хлорофилла. ФК (зависимое фосфорилирование хлоропластов) определяли также в 3 мл смеси состава: 15 мМ трис-НСl, рН 7,8, 20 мМ NaCl, 3,3 мМ MgCl₂, 3,3 мМ K₂HPO₄, 1,3 мМ АДФ, 0,9 мМ феррицианид и хлоропласты, эквивалентные 80—100 мкг хлорофилла, 3 мг альбумина.

Экспозицию на свету проводили в тех же условиях, что и определение фотохимической активности. Реакцию прекращали добавлением в реакционную смесь 1 мл 10%-ной ТХУ и 1 мл 1 М ацетата натрия. Суспензию центрифугировали и в надосадочной жидкости по убыли неорганического фосфора за время освещения определяли фосфорилирующую активность хлоропластов, которую выражали в микрограмматоммах (μАР) на 1 мг хлорофилла в 1 ч. Фосфор определяли по методу Лоурн, хлорофилл в ацетоновой вытяжке по Арнону.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимость ФХА хлоропластов от условий эксперимента у сортов пшеницы Якутянка 224 и Саратовская 29 показана на рис. 1. ФХА хлоропластов обоих сортов имеет существенные различия по оптимуму рН и температуры. Наибольшая ФХА для Якутянки 224 и Саратовская 29 проявляется при рН 8,1 и 7,9 соответственно. Температурный оптимум у местного сорта сдвинут в сторону более низких температур, но имеет довольно широкий диапазон. Для проявления ФХА хлоропласты не требуют магния, концентрация ФК > 0,15 мМ ингибирует ФХА хлоропластов.

ФФА хлоропластов обоих сортов в зависимости от условий эксперимента имеет те же отличия по оптимуму рН и температуры, как и в случае ФХА (рис. 2). Оптимум рН ФФА для Якутянки 224 составляет

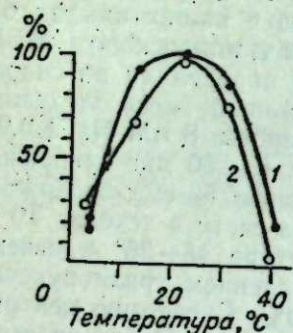
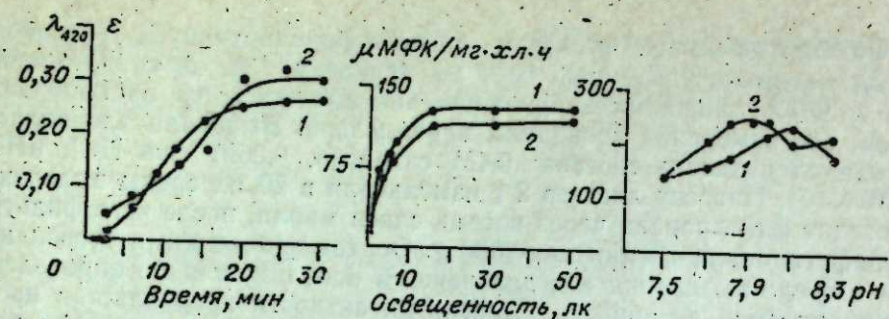


Рис. 1. Зависимость ФХА хлоропластов от времени инкубации, освещенности, рН и температуры инкубации.
ФХА хлоропластов Якутянки 224 (1), Саратовской 29 (2).

7,9, для Саратовской 29—7,7. А температурный оптимум у местного сорта также ниже, чем у интродуцируемого. ФХА хлоропластов требует в качестве кофактора ФМС, при его отсутствии активность не проявляется. Добавление альбумина существенно не влияет на уровень фосфорилирующей активности хлоропластов.

Зависимость фосфорилирования от концентрации АДФ и фосфора (см. таблицу) показывает, что максимальная фосфорилирующая активность ($\mu\text{AP}/\text{мг}\cdot\text{хл}\cdot\text{ч}$) проявляется при соотношении АДФ:Р=1:1.

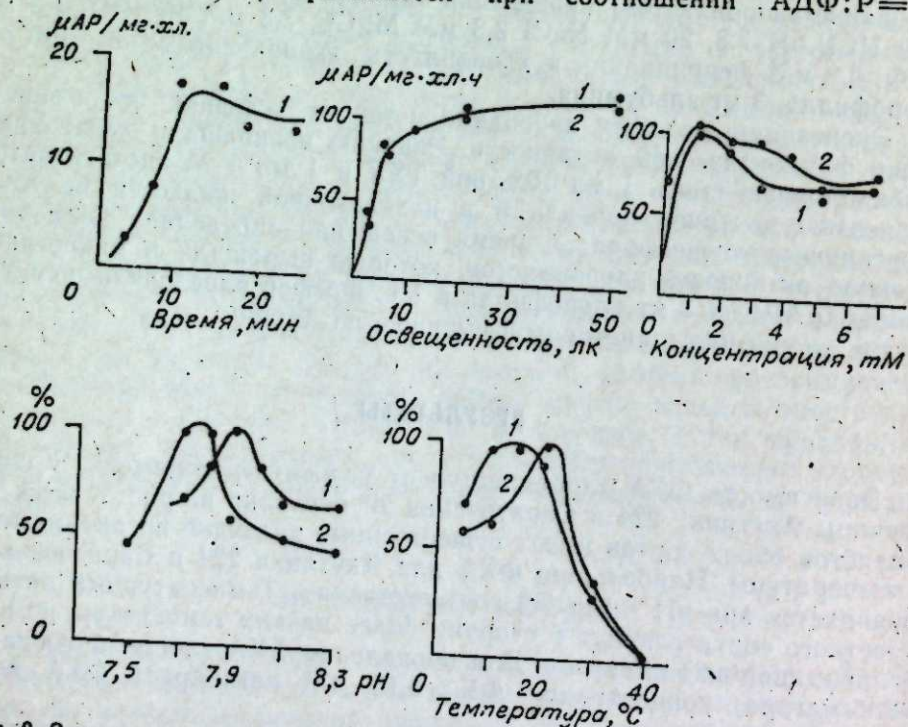


Рис. 2. Зависимость уровня ФХА от времени инкубации, освещенности, концентрации магния, рН и температуры инкубации.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Таким образом, более приспособленный местный сорт в начале роста характеризуется максимальными ФХА и ФФА хлоропластов при более низких температурах и высоких значениях рН.

Нами прослежена также динамика фосфорилирующей и фотохимической активностей хлоропластов в проростках изучаемых пшениц в зависимости от их возраста. Из рис. 3 видно, что ФФА хлоропластов пшениц в условиях нашего эксперимента выявляется значительно позднее, чем ФХА. Заметны сортовые особенности и в сроках появления ФФА: у Якутянки 224 ФФА хлоропластов обнаруживается на 3—4 дня раньше, чем у Саратовской 29 обоих репродукций. Необходимо отметить, что эта разница в сроках появления ФФА хлоропластов сохраняется и при выращивании растений в производственных условиях (рис. 4). Отсутствие влияния многолетней репродукции в условиях Центральной Якутии на сроки появления ФФА хлоропластов у сорта Саратовская 29 указывает на генетическую обусловленность этого признака.

Р, мм	АДФ, мм					
	0	2,0	2,7	3,3	4,0	5,0
0	—	—	—	—	—	—
3,7	0	408	597	676	676	587
4,6	—	—	—	467	—	—
5,0	—	—	—	187	—	—

ОБСУЖДЕНИЕ

Значительная часть работ по изучению изменения функциональной активности хлоропластов в связи с их дифференциацией проводилась при зеленении этиолированных продолжительное время растений, где достигалась синхронизация основных процессов формообразования и развития хлоропластов [5, 6]. Однако развитие хлоропластов в клетках листьев растений, выращиваемых на свету с первых же дней появления проростков, имеет существенные отличия от зеленеющих листьев этиолированных растений. Возрастные изменения в формообразовании и накоплении хлоропластов развивающихся листьев у растений, выращенных с самого начала на свету, изучались рядом авторов. J. Possin-

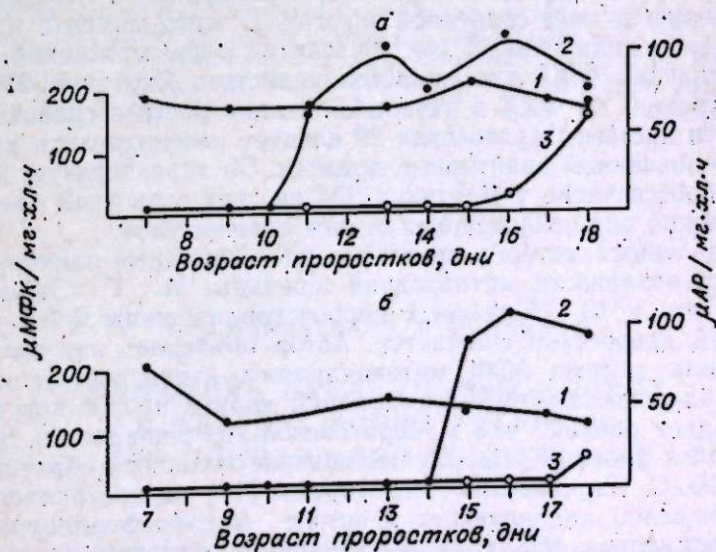


Рис. 3. Динамика ФХА и ФФА хлоропластов проростков Якутянки 224 и Саратовской 29.

1 — динамика ФХА, 2 — динамика ФМС зависимой ФФА, 3 — динамика ФК зависимой ФФА. Каждая точка есть средняя из двух—трех значений.

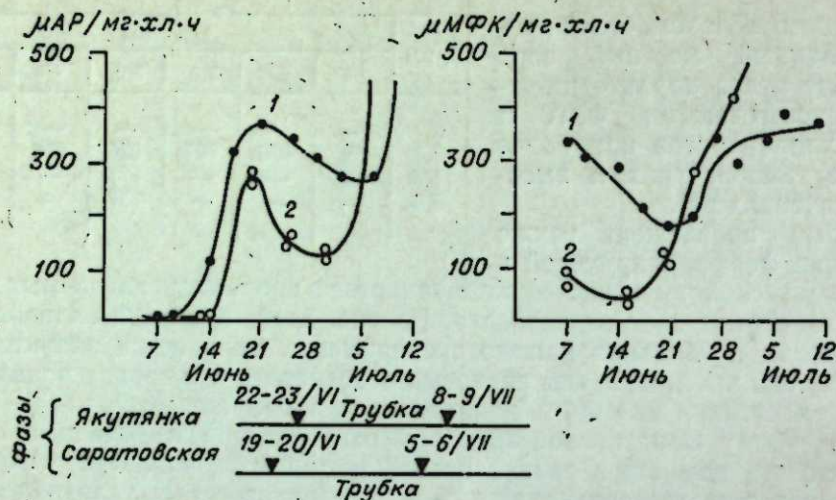


Рис. 4. Динамика ФХА и ФФА хлоропластов растений, выращенных в естественных условиях.

Динамика ФХА и ФФА хлоропластов Якутянки 224 (1), Саратовской 29 (2). Двойные точки на кривой 2 — значения для растений первой и одиннадцатой репродукции. Семена растений высевали 27 мая.

gham, W. Saurer [7] обнаружили резкое увеличение числа хлоропластов на одну клетку в развивающихся листьях шпината 10-20-дневного возраста. Усиление накопления хлоропластов в этом возрасте характерно и для других видов растений [8].

В это время происходит и дальнейшая дифференциация структуры хлоропластов, ведущая к их максимальной функциональной активности. Так, J. Heyes, J. Dale [9] наблюдали значительное увеличение фосфорилирующей активности на один хлоропласт у листьев фасоли 10-30-дневного возраста. Очевидно, существует определенный период для созревания полноценного в функциональном отношении хлоропласта, зависящий от возраста листа и биологических особенностей растения. По-видимому, это необходимый этап созревания и накопления хлоропластов в клетках первых листьев для осуществления перехода к энергообеспечению за счет солнечной энергии. С этого момента и начинается собственно полноценный рост и развитие зеленых растений. Факт раннего проявления ФФА хлоропластов у листьев Якутянки 224 и более высокий уровень их ФХА в начальной стадии роста в сравнении с хлоропластами листьев Саратовская 29 следует рассматривать как генетически обусловленный адаптивный признак. Он характеризует более раннее энергообеспечение у Якутянки 224 за счет солнечной энергии, что, видимо, важно для последующих этапов органогенеза.

Определенный интерес представляют возрастные изменения функциональной активности митохондрий пшеницы. М. Г. Зайцева [10] показала, что у 13-15-дневных проростков пшеницы ФФА митохондрий корней проростков снижается. Автор объясняет это явление сменой функции синтеза АТФ митохондриями — транспортом ионов. По нашим наблюдениям, ФФА митохондрий корней проростков у Якутянки 224 падает раньше, чем у Саратовской 29, совпадая со сроком появления ФФА хлоропластов. Существование подобных обратных связей отмечено Ю. С. Карпиловым с соавторами [11] на протопластах проса. Им установлено подавляющее действие фотофосфорилирования на скорость гликолиза, при этом действующим фактором явилось снижение концентрации АДФ и фосфора.

Институт биологии
ЯФ СО АН СССР,
Якутск

Поступила в редакцию
18/IV 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Дадькин В. П. Вопросы энергетики растений Севера.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Материалы VII симпозиума, 1976, с. 56—59.
2. Скалозубова Н. А. Как получить высокий урожай яровой пшеницы в Якутии. Якутск, 1940. 40 с.
3. Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. Большой практикум по физиологии растений. М., 1975.
4. Karlmann B., Albertsson P. A.—Biochem. Biophys. Acta, 1970, 216, 220.
5. Shen J. K., Hung J. C. The development of photophosphorylation activity in etiolated wheat seedling during greening.—Scientia sinica, 1964, 13, N 10, 1667—1674.
6. Gyldenholm A. O., Whatley F. R. The onset photophosphorylation in chloroplasts isolated from developing bean leaves.—The New phytologist, 1968, 67, N 3, 461—468.
7. Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in Spinach.—Planta, 1969, 86, N 2, 186—194.
8. Honda S. J. Hongladaron-Honda, Kwanyuen P., Wildman S. Interpretation on chloroplast reproduction derived from correlation between cell and chloroplasts.—Planta, 1971, 97, N 1, 1—15.
9. Heyes J. K., Dale J. E. A virescens mutant of Phaseolus vulgaris. photosynthesis and metabolic changes during leaf development.—The New phytologist, 1971, 70, N 2, 415—426.
10. Зайцева М. Г. Изменения свойств митохондрии корней пшеницы, связанные с возрастом растений.— Физиология растений, 1974, 21, вып. 6, 1154—1160.
11. Карпилов Ю. С., Новицкая И. Л., Белобродская Л. К. Влияние фотофосфорилирования на реакции гликолиза в клетках ассимиляционных тканей листьев проса.— Биохимия, 1977, 42, вып. 12, 2131—2139.

V. L. Osakovski, V. G. Alekseev

THE FUNCTION ACTIVITY OF THE CHLOROPLASTS OF WHEAT GROWN IN CONDITIONS OF YAKUTIA

The function activity of the chloroplasts of wheat of the sorts Yakutyanka 224 and Saratovskaya 29 of the first and eleventh reproduction in conditions of Yakutia was studied. It has been demonstrated that the chloroplasts of more acclimatized sort Yakutyanka 224 are characterised by the most photochemical and photophosphoric activity at lower temperatures and higher values of pH compared to the Saratovskaya sort. Studying of dynamic of phosphorylation activity of the leaves chloroplasts has revealed sort difference in time show up this activity by tested sorts. For many years reproduction of the sort Saratovskaya in conditions of Yakutia does not affect greatly the level of photochemical and phosphorylation activity of the chloroplasts.

УДК 581.19.036

Э. А. МАРИЧЕВА, О. П. РОДЧЕНКО

ДИНАМИКА НУКЛЕИНОВЫХ КИСЛОТ В КЛЕТКАХ КОРНЯ КУКУРУЗЫ ПРИ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ

Существенным фактором нормального протекания процессов роста растений является температура. В последние годы предприняты попытки экспериментально изучить степень влияния низкой температуры на рост корней растений и слагающие его процессы — деление и растяжение клеток [1—4]. Показано, что у корней проростков кукурузы при

резком снижении температуры до 10°C значительно тормозится митотическая активность, замедлен переход меристематических клеток к растяжению, а относительная скорость самого растяжения снижается в 10—12 раз [2, 3, 5]. Замедление скорости роста более сильное, чем скорости накопления белкового азота, приводит к увеличению содержания его в клетках охлажденных корней по сравнению с контрольными [6]. Очевидно, низкая температура влияет на внутреннюю регулируемую рост систему, связанную с изменениями биосинтеза белков и метаболизма нуклеиновых кислот.

Динамика нуклеиновых кислот — один из важных показателей нуклеинового обмена [7], она рассмотрена нами на уровне клетки в связи со сменой типа ее роста в условиях нормальной и пониженной температуры, а также в связи с изменившейся при 10° скоростью растяжения клеток и темпом накопления в них белкового азота.

МЕТОДИКА

На корни двухсуточных проростков кукурузы гибрид Буковинский 3 наносили несмываемой тушью метки на расстоянии 2,4 и 12,17 мм от кончика корня. Отрезки между этими метками включали последовательно меристематические, начинающие растяжения и дифференцирующиеся клетки. В чашках Петри с дистиллированной водой проростки с отмеченными корнями помещали в термостат с температурой +27° на 6 ч (контроль) и в холодный шкаф с температурой +10° на 72 ч (опыт). Через каждые 2 ч корни контрольных и через 24 ч опытных проростков измеряли по всей длине и фиксировали изменение длины отрезка между метками, включающими растягивающиеся клетки. За 6 ч роста при 27° и 72 ч при 10° клетки зоны начального растяжения достигали своих окончательных размеров. В указанные сроки корни нарезали, вычлняя участки между метками. В выделенных участках корня определяли содержание нуклеиновых кислот, разделяя РНК и ДНК по методу Шмидта и Тангаузера в модификации Е. Б. Нечаевой [8]. Количество РНК и ДНК измеряли спектрофотометрически [9]. Белковый азот определяли с реактивом Несслера после сжигания спиртонерастворимого остатка. Расчет производили на одну клетку. Число клеток в отмеченных участках представлено ранее [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что в осевых органах проростков наряду с использованием запаса нуклеиновых кислот семян уже с самого начала прорастания создаются собственные механизмы синтеза нуклеиновых кислот [10]. Наши опыты показали, что при переходе клетки от деления к растяжению содержание ДНК возрастает, а в зрелых клетках накопление ДНК прекращается. В течение 6-часового роста при 27° в меристематических, растягивающихся и зрелых клетках отмечено постоянство в содержании ДНК (табл. 1). Замедление роста при 10° не повлияло на содержание ДНК в клетках всех исследуемых зон. Очевидно, только низкие повреждающие температуры влияют на накопление и содержание ДНК в клетках растений [11].

По мере роста клетки в ней увеличивается содержание РНК: растягивающиеся клетки исходных корней содержат РНК больше, чем меристематические (см. табл. 1). Рост растяжением связан с усилением общего метаболизма клетки [12, 13]. Увеличение количества белка на этом этапе объясняется существенными изменениями в строении клеточных структур и перестройкой обмена веществ клетки в первую очередь

Таблица 1
Влияние низкой температуры на содержание нуклеиновых кислот в клетках корня кукурузы (в г · 10⁻¹² на клетку, указана квадратичная ошибка среднего)

Зона	Нуклеиновая кислота	Исходное содержание	Контроль при 27°			Опыт при 10°		
			2 ч	4 ч	6 ч	24 ч	48 ч	72 ч
М	РНК	63,9 ± 7,0	64,2 ± 7,7	67,5 ± 5,4	71,0 ± 6,4	73,7 ± 4,3	53,5 ± 5,3	67,7 ± 5,1
	ДНК	11,1 ± 1,4	14,4 ± 1,7	14,2 ± 1,0	13,4 ± 2,7	15,7 ± 1,6	11,6 ± 2,1	15,4 ± 1,5
	Сумма	75,0	78,6	79,9	84,4	89,4	65,1	83,1
	РНК/ДНК	5,7	4,4	4,7	5,3	4,6	4,6	4,3
Р	РНК	80,5 ± 5,4	101,8 ± 6,5	107,8 ± 9,0	64,8 ± 3,7	138,6 ± 8,6	62,7 ± 5,5	69,1 ± 4,7
	ДНК	19,1 ± 1,7	15,1 ± 1,3	18,3 ± 1,2	17,0 ± 3,4	15,9 ± 1,6	14,8 ± 1,0	17,1 ± 1,5
	Сумма	99,6	116,9	126,1	81,8	154,5	87,5	86,2
	РНК/ДНК	4,2	6,7	5,8	3,8	8,7	4,2	4,0
Д	РНК	66,5 ± 6,1	100,0 ± 8,1	122,3 ± 2,2	115,7 ± 2,9	187,5 ± 14,4	76,5 ± 5,8	73,8 ± 5,9
	ДНК	16,8 ± 1,7	19,3 ± 0,9	17,3 ± 2,3	18,8 ± 1,8	16,9 ± 2,0	17,7 ± 1,6	17,3 ± 1,8
	Сумма	83,3	119,3	132,6	134,5	204,4	94,2	91,1
	РНК/ДНК	3,9	5,1	7,0	6,1	11,0	4,3	4,2

Таблица 2

Содержание белкового азота, скорость его накопления и относительное обогащение растягивающихся клеток РНК при разной скорости растяжения в зависимости от температуры

Вариант	Исходное содержание	Контроль +27°			Опыт +10°		
		2 ч	4 ч	6 ч	24 ч	48 ч	72 ч
Скорость растяжения, мм/ч	—	0,45	0,68	0,69	0,03	0,03	0,02
Содержание белкового азота, г·10 ⁻¹¹ /кл	29,2	35,7	43,0	43,0	32,5	53,7	70,0
Скорость накопления белкового азота, % на кл/ч	—	11,1	11,8	7,8	4,7	1,7	1,9
РНК/белковый азот	0,27	0,28	0,25	0,15	0,42	0,11	0,09

нуклеинового обмена. Сам процесс растяжения клетки складывается из 3 этапов: медленного, более быстрого и, наконец, вновь медленного [14]. Считают [15], что содержание в клетках РНК, белка и углеводов различно на этих этапах. В ходе онтогенеза клетки также закономерно изменяется соотношение РНК/белок [16].

В наших опытах скорость накопления белкового азота (синтез минус распад), подсчитанная по данным для этой зоны содержания белкового азота и продолжительности роста, максимальна в первые 4 ч растяжения (11,8% на клетку в 1 ч), к 6-му часу она снижается (7,8% на клетку в 1 ч) (табл. 2). Абсолютное содержание РНК в расчете на среднюю клетку также продолжает увеличиваться в течение 4 ч, а в конце растяжения уменьшается (см. табл. 1). Это связано с прекращением удлинения клетки и возрастанием активности рибонуклеазы [17]. Максимум относительного обогащения клетки РНК (РНК/белковый азот) наблюдается через 2 ч роста растяжением, т. е. предшествует более интенсивному синтезу белка (см. табл. 2).

В дифференцирующихся клетках с увеличением возраста проростка содержание РНК меняется следующим образом: возрастает через 2 ч опыта и остается на одном уровне через 4 и 6 ч. Скорость накопления белкового азота и отношение РНК/белковый азот несколько падают в связи с завершением дифференциации клеток в этой зоне (табл. 3).

Таким образом, в процессе растяжения и дифференциации клеток кукурузы происходят возрастные изменения в белковонуклеиновом обмене. В конце 6-часовой экспозиции замедление темпов удлинения клетки и старение клеток сопровождается падением скорости накопления белкового азота и содержания рибонуклеиновой кислоты. Соотношение количества РНК и белкового азота также меняется с возрастом клетки; увеличение отношения РНК/белковый азот происходит непосредственно перед возрастанием скорости накопления белка. Для меристематической зоны отмечено неизменное содержание РНК и отношения РНК/белковый азот (табл. 4).

Таблица 3

Динамика содержания белкового азота, скорость его накопления и относительное обогащение дифференцирующейся клетки РНК в зависимости от температуры

Вариант	Исходное содержание	Контроль +27°			Опыт +10°		
		2 ч	4 ч	6 ч	24 ч	48 ч	72 ч
Содержание белкового азота, г·10 ⁻¹¹ /кл	39,9	41,0	46,6	51,0	50,7	45,4	57,6
Скорость накопления белкового азота, % на кл/час	—	10,4	9,4	8,4	5,4	0,7	0,9
РНК/белковый азот	0,19	0,24	0,26	0,22	0,36	0,16	0,12

Таблица 4

Динамика содержания белкового азота и относительное обогащение меристематической клетки РНК в зависимости от температуры

Вариант	Исходное содержание	Контроль +27°			Опыт +10°		
		2 ч	4 ч	6 ч	24 ч	48 ч	72 ч
Белковый азот, г·10 ⁻¹¹ /кл	15,9	19,3	20,3	20,3	20,5	22,5	26,0
РНК/белковый азот	0,40	0,33	0,33	0,34	0,35	0,24	0,26

Замедление температурой +10° скорости роста корня сказалось и на динамике количества РНК и на времени наступления возрастных изменений. Как видно из табл. 1, через 24 ч воздействия холодом наблюдается увеличение содержания РНК, отчетливо проявляющееся в растягивающихся и особенно в дифференцирующихся клетках. Через 48 и 72 ч количество РНК в этих клетках падает. Накопление нуклеиновых кислот при пониженной температуре — явление, рассматриваемое рядом авторов как результат активации защитных реакций растений к действию неблагоприятного температурного фактора [18, 19]. По данным З. В. Титовой и С. С. Андресенко [20], исследовавших включение Р³² в органические соединения фосфора, при 8—10° синтез нуклеиновых кислот замедлен. Накопление нуклеиновых кислот при видимом подавлении роста под влиянием высоких доз физиологически активных веществ объясняют не усилением их новообразования, а ослаблением реализации их в тех или иных процессах [21].

В наших опытах при резком снижении температуры менее замедляются процессы передвижения продуктов ферментативного расщепления РНК семени и ее синтез в клетках корня, чем процессы, связанные с расходом РНК. Отмеченное в контроле уменьшение к концу растяжения количества РНК, в опыте происходит через 48—72 ч температурного воздействия в связи с замедленными темпами растяжения. Абсолютная скорость растяжения, как видно из табл. 2, составляет 0,03—0,02 мм/ч при 10° против 0,45—0,69 мм/ч при 27°. Прямой корреляции между темпом растяжения клеток и содержанием в них РНК не обнаружено.

В меристематических, растягивающихся и зрелых клетках корней на холоде, как это и показано ранее [6], увеличивается по сравнению с контрольными клетками содержание белкового азота при сниженной скорости его накопления (табл. 2—4). Отношение РНК/белковый азот максимально через 24 ч экспозиции на холоде, затем это соотношение сдвигается в сторону белка.

Таким образом, видно, что при торможении роста корня в условиях пониженной температуры в его клетках значительно изменяется динамика содержания нуклеиновых кислот. Первоначальное увеличение содержания РНК в результате подавления темпов удлинения и цитодифференцировки сменяется относительным уменьшением, стабилизацией ее количества. Низкая температура изменяет также обычное соотношение РНК и белкового азота. Содержание ДНК менее подвержено действию низкой температуры. Отношение РНК/ДНК, как косвенный показатель функциональной активности ДНК, с возрастом клетки снижается, в контрольных и опытных клетках это отношение одинаково.

Сибирский институт
физиологии и биохимии
растений СО АН СССР, Иркутск

Поступила в редакцию
31/VII 1978

1. Гриф В. Г., Валович Е. М. Митотический цикл клеток растений при минимальной температуре митоза.— Цитология, 1973, 15, 12, с. 1510—1514.
2. Родченко О. П., Тарлинская Б. П. Деление и растяжение клеток при различной скорости роста корня кукурузы.— В кн.: Рост и клеточная дифференцировка растений. М., Наука, 1967, с. 7—16.
3. Скворцова Р. Г., Родченко О. П., Пыжьянова О. А. Пути приспособления к действию низкой температуры различных по устойчивости сортов кукурузы в ювенильный период роста. Оперативные информ. материалы СИФИБР. Иркутск, 1976, с. 34—35.
4. Burholt D. R., Van't-Hof J. Quantitative thermal-induced changes in growth and cell population kinetics of Helianthus roots.— Amer. J. Bot., 1971, 68, 5, p. 386—393.
5. Родченко О. П. Влияние пониженной температуры на рост делением клеток.— В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., Наука, 1969, с. 39—44.
6. Родченко О. П., Маричева Э. А. Влияние низкой положительной температуры на рост и содержание белкового азота в клетках корня кукурузы.— Физиол. растений, 1973, 20, вып. 3, с. 597—602.
7. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты, их состояние и роль в обмене веществ у растений.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. М., Наука, 1964, с. 5—31.
8. Нечаева Е. Б. К методике определения нуклеиновых кислот в молодых зеленых растениях.— Физиол. растений, 1966, 13, вып. 5, с. 919—922.
9. Спири А. С. Спектрофотометрическое определение суммарного количества нуклеиновых кислот.— Биохимия, 1958, 23, 5, с. 656—662.
10. Ingle T., Hageman R. H. Metabolic changes associated with the germination of corn. II Nucleic acid metabolism.— Plant Physiol., 1965, 40, 1, p. 48—53.
11. Елсакова Т. Н., Чекин И. Ф. Влияние низкой температуры на ДНК зародышей семян ржи и пшеницы.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. М., Наука, 1964, с. 126—129.
12. Обручева Н. В. Физиология растущих клеток корня. М., Наука, 1965. 109 с.
13. Хавкин Э. Е. Обмен веществ растущих клеток корня. Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. Серия «Физиология растений», т. 1, «Физиология корня». М., 1973, с. 58—106.
14. Burström H. Mechanism of cell elongation.— In: Plant growth substances, Wisconsin Univ., Wisconsin Press, 1951, p. 43—52.
15. Jensen W. A. The nucleic acid and protein content of root tip cells of Vicia faba and Allium cepa.— Exp. Cell. Res., 1958, 14, 3, p. 575—583.
16. Иванов В. Б. Цитохимическое изучение отношения РНК/белок в протоплазме растущих клеток корня.— Ж. общ. биологии, 1961, XXII, № 2, с. 100—107.
17. Robinson E., Cartwright P. M. Nucleolitic enzymes in growing root cells.— J. Exp. Bot., 1958, 9, 27, p. 430—434.
18. Мишустина П. С. и др. Методические процессы у растений кукурузы при закаливании и охлаждении.— В кн.: Устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям среды, Киев, Наукова думка, 1976, с. 45—76.
19. Ангелова Ст. Влияние на ниска положителна температура върху обмяната на нуклеиновите киселини и белтъчините в коренчета от царевични покъл нещи.— Изв. на Ин-та по физиология на растенията «Методий Попов», Българска Акад. на науките, 1964, XIV, с. 185—202.
20. Титова З. В., Андреев С. С. Поглощение P^{32} и включение его в органические соединения при различной температуре.— Сельхоз. биология, 1968, 3, 1, с. 84—87.
21. Елсакова Т. Н. Влияние физиологически активных веществ на нуклеиновый обмен растений.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. М., Наука, 1964, с. 169—182.

Е. А. Maricheva, О. Р. Rodchenko

THE DYNAMICS OF NUCLEIC ACIDS IN MAIZE ROOT CELLS
UNDER THE CONDITIONS OF GROWTH RATE DELAY
BY DECREASED TEMPERATURE

The content of nucleic acids in the cells of maize seedling roots (hybrid Bukovinsky 3) of various age was studied at 27 and 10°C. Significant increase of absolute and relative RNA content is shown to precede an increased protein accumulation in the cells growing at 10°C. The temperature of 10°C does not effect DNA content.

Л. И. БАТЕНКО

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОЧКИ
ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ
(*MICROTUS OECONOMUS PALL.*)

Существование вида в меняющихся условиях среды обеспечивается многими адаптивными реакциями, среди которых важное место занимают реакции выделительной системы. Структурные адаптивные перестройки почек касаются главным образом развития концентрирующего аппарата [1—4]. Ранее [5, 6] описаны почки полуводных грызунов (ондатры и водяной полевки). В настоящей работе представлено описание морфологии почек близкой к ним по систематике полевки-экономки, которая обитает в лесной зоне, питается сочными побегами осики мезофильных злаков, корневыми частями этих растений [7].

ОБЪЕКТ И МЕТОДИКА

Исследовались почки 30 животных, отловленных в конце лета на берегах реки Оби (среднее течение) в Томской области. Животные забивались декапацией. Вес животных 27—36 г вес почек 182—230 мг. Почки фиксировали 12%-ным нейтральным формалином, затем заливали в парафин. Срезы окрашивали общегистологическими методами, ставились реакции на кислые и нейтральные мукополисахариды (окраска по Хэйлу, алциановым синим, ШИК-реакция, гиалуронидазный и диастазный контроль). В почках животных производился подсчет клубочков в суспензии, полученной путем щелочной мацерации [8]. В почках 20 животных измерялись толщина почечных зон, диаметры 10 поверхностных и 10 юкстамедуллярных клубочков в каждой почке. Аналогично измерялись диаметры отделов нефрона и собирательных трубок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Почка полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.), как и у большинства мелких млекопитающих, простая, мозговое вещество в ней представлено одной пирамидой, спускающейся в лоханку (рис. 1).

Корковое вещество занимает приблизительно 26% ($1,53 \pm 0,1$ мм) толщины почки и состоит из мозговых лучей и коркового лабиринта. В корковом лабиринте центральное положение занимают междольковые сосуды и клубочки. По периферии лабиринта распределены извитые части нефронов — проксимальные и дистальные канальцы и начальные отделы собирательных трубок. Всего в корковом лабиринте находится до 18 тыс. клубочков, клубочки распределены неравномерно. В поверхностной полосе коры (шириной до 100 мкм) клубочков нет. В наружной полосе коры клубочки распределены с большей плотностью, чем в юкстамедуллярных клубочков и $3,7 \pm 0,3$ пойдется в среднем $1,3 \pm 0,2$ юкстамедуллярных клубочков и $58,77 \pm 2,45$ мкм, поверхностных. Диаметр поверхностных клубочков $61,14 \pm 2,27$ мкм. Мозговые лучи глубоко проникают в корковый лабиринт и состоят из прямых проксимальных и дистальных канальцев и широких собирательных трубок.



Рис. 1. Продольный срез почки полевки-экономки, демонстрирующий полную толщину почечных зон.
На рис. 1-2 окраска по Маллори. $\times 10$.

Мозговое вещество занимает около 74% толщины почки. Внешняя зона его составляет 30% ($1,77 \pm 0,2$ мм), внутренняя примерно 44% ($2,6 \pm 0,2$ мм). Отношение толщины зон коры, внешней зоны мозгового вещества и его внутренней зоны составляет 1,00:1,16:1,69 (если толщину коркового вещества принять за единицу). Во внешней зоне можно выделить две полосы: наружную и внутреннюю. Внутренняя полоса со-

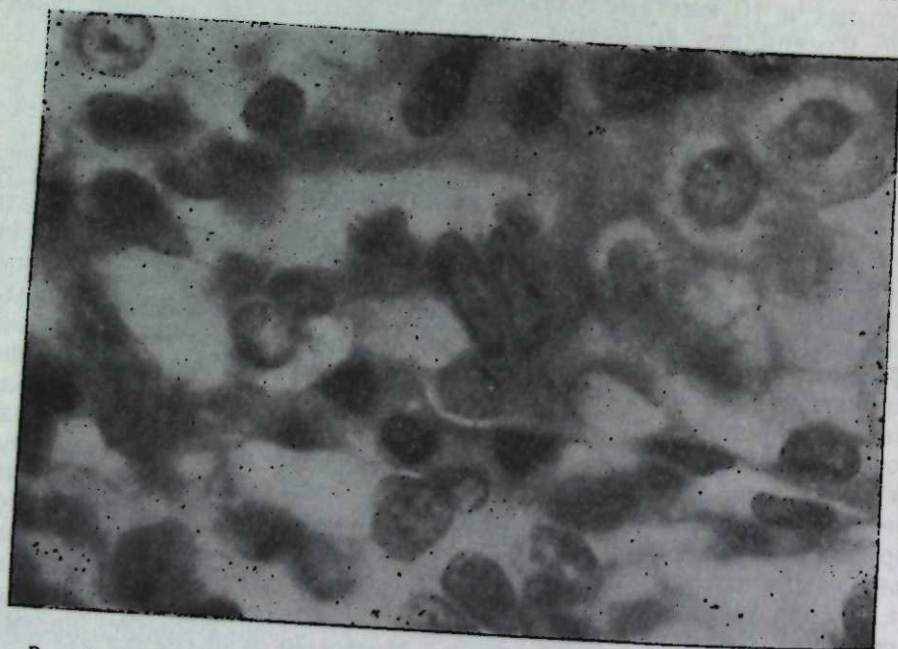


Рис. 2. Интерстициальные клетки в интерстициальной ткани внутренней зоны мозгового вещества. $\times 400$.

ставляет около 1/3 толщины внешней зоны. Наружная полоса содержит сосудисто-канальцевые пучки. Толстые отделы петель Генле здесь имеют слабоизвитой ход. По мере приближения к внутренней полосе встречаются многочисленные повороты толстых отделов. Граница между полосами определяется по самым глубоким поворотам толстых отделов петель Генле. Во внутренней полосе сосудисто-канальцевые пучки истончаются, толстые отделы петель Генле имеют прямой ход, и на границе между внешней и внутренней зонами наблюдаются переходы от тонких восходящих колен петель Генле к толстым.

Внутренняя зона мозгового вещества формирует широкий в основании и резко суживающийся к вершине сосочек. В основании сосочка встречаются сосудистые пучки, главным структурным компонентом зоны являются широкие собирательные трубки. Число тонких отделов петель Генле резко уменьшается в средней трети сосочка, где формируются протоки Беллини. Следовательно, лишь в небольшой части длиннопетлистых нефронов их тонкие отделы петель Генле достигают вершины сосочка. Во внутренней зоне прослойки интерстициальной ткани больше, чем во внешней. Заметное увеличение прослоек интерстициальной ткани отмечается в дистальной трети сосочка. Кислые мукополисахариды в них гистохимически не выявляются, на срезах видны небольшие (2-5 шт.) группы интерстициальных клеток в основании и в средней трети сосочка. На вершине сосочка встречаются единичные клетки. Интерстициальные клетки представлены отростчатыми клетками, содержащими овальное крупное ядро с мелкими глыбками хроматина на периферии (рис. 2). Ядра ориентированы перпендикулярно направлению хода канальцев.

СТРУКТУРА НЕФРОНА

Юкстамедуллярные клубочки крупнее поверхностных. В большинстве клубочков есть субкапсулярное пространство, в просветах капилляров видны скопления форменных элементов крови и плазменные пространства. Между сосудистыми петлями выявляются крупные ядра подоцитов. Базальные мембраны капилляров и наружный листок капсулы интенсивно окрашиваются при шик-реакции. В межкапиллярных промежутках видны значительные количества кислых мукополисахаридов. Диастазный и гялуронидазный контроль не снимает шик- и Хэйл-позитивной окраски.

Диаметр извитых проксимальных канальцев равен $34,1 \pm 0,9$ мкм. Эпителий кубический, каемчатый. Межклеточные границы неразличимы. В базальной цитоплазме клеток есть палочковидная исчерченность, апикальная цитоплазма широкими языками выбухает в канальцевый просвет. Под высокой щеточной каемкой видны мелкие вакуоли. Ядра лежат апикально, содержат округлое ядрышко и мелкие хроматиновые глыбки.

Диаметр прямых проксимальных канальцев равен $26,1 \pm 1,2$ мкм. Клетки крупные, куполовидные, с намечающимися межклеточными границами и низким базальным лабиринтом. Цитоплазма выглядит зернистой, ядра расположены центрально, в них есть ядрышко. На всем протяжении канальцев в цитоплазме клеток выявляются мелкие шик-позитивные гранулы, часть из которых исчезает после диастазного контроля. Апикальная щеточная каемка интенсивно окрашивается при шик-реакции и слабо по Хэйлу. Диастазный и гялуронидазный контроль не снимает окрасок.

Тонкие отделы петель Генле неодинаковы по диаметру. Канальцы, выявляющиеся между толстыми отделами петель Генле, имеют диаметр $10,0 \pm 1,2$ мкм, в сосудистых пучках $9,5 \pm 0,9$, в сосочке $12,1 \pm 0,8$ мкм. Тонкие отделы выстланы плоским эпителием, ядросодер-

жащие участки клеток выбухают в канальцевый просвет, клетки характеризуются довольно обильной цитоплазмой и округлым ядром, содержащим мелкие глыбки хроматина. Цитоплазма выглядит «бесструктурной». В сосудистых пучках тонкие отделы выстланы более плоским эпителием. Во многих тонких отделах петель Генле сосочка выявляются внутриканальцевые отложения кислых мукополисахаридов.

Диаметр толстых отделов петель Генле равен $31,9 \pm 1,1$ мкм. Эпителий кубический, межклеточные границы неразличимы. В базальной цитоплазме отчетливо виден базальный лабиринт. Апоикальная цитоплазма выбухает в канальцевый просвет, выглядит «бесструктурной» и вакуолизирована. Ядра занимают центральное положение, содержат мелкие глыбки хроматина. В короткопетлистых нефронах повороты петель Генле совершаются на разных уровнях наружной полосы внешней зоны мозгового вещества. Повороты выполняются толстыми отделами. Длиннопетлистые нефроны имеют тонкую петлю, и переход от тонкого восходящего к толстому отделу происходит на межзональной границе мозгового вещества.

Дистальные канальцы имеют диаметр $34,9 \pm 1,1$ мкм. В прямых канальцах эпителий кубический, едва намечены межклеточные границы, клетки крупные с высоким отчетливым базальным лабиринтом. Апоикальная цитоплазма вакуолизирована, в ней выявляются мелкие шик-позитивные гранулы. Крупные ядра занимают центральное положение, содержат ядрышко и мелкие глыбки хроматина. В извитых канальцах апоикальная цитоплазма отдельных клеток языками выбухает в просвет. На апоикальной поверхности клеток выявляются следы кислых мукополисахаридов.

Диаметр начальных отделов собирательных трубок равен $30,9 \pm 1,9$ мкм. В начальных сегментах собирательных трубок эпителий кубический с тонкими межклеточными границами. Цитоплазма выглядит мелкозернистой, крупные ядра расположены центрально, содержат ядрышко и глыбки хроматина. Встречаются клетки с крупнозернистой темноокрашивающейся цитоплазмой. В таких клетках ядра содержат крупное ядрышко. В собирательных трубках мозговых лучей эпителий выглядит «набухшим». В основной массе клеток цитоплазма «бесструктурная», ее апоикальные участки слабо выбухают в канальцевый просвет. В «темных» клетках мелкозернистая цитоплазма интенсивно окрашивается красителями.

Диаметр собирательных трубок внешней зоны мозгового вещества равен $41,6 \pm 2,4$ мкм. Трубки становятся шире, эпителий — крупнее, с широкими межклеточными пространствами. Цитоплазма мелкозернистая, светлыми «языками» выбухает в просвет трубок. На апоикальной поверхности эпителия есть высокая ворсинчатая бахромка. Встречаются «темные» клетки, цитоплазма в них зернистая, ядра также содержат ядрышко, но хроматин, в отличие от ядер большинства клеток, собран в плотные глыбки. Апоикальная бахромка выглядит плотной. Диаметр собирательных трубок основания сосочка равен $50,0 \pm 1,1$ мкм. Трубки в сосочке становятся шире, эпителий в них выше, межклеточники выглядят широкими. Встречаются единичные «темные» клетки. Эпителий «набухший». Клетки характеризуются зернистой цитоплазмой, ядра расположены базально, ядрышко неотчетливое, мелкие глыбки хроматина рыхлые. На апоикальной поверхности клеток есть высокая бахромка из микроворсинок.

Со средней трети длины сосочка трубки начинают сливаться между собой и рано формируют протоки Беллини. Диаметр протоков равен $88,6 \pm 2,5$ мкм. Протоки выстланы крупными цилиндрическими клетками с широкими межклеточными пространствами. Иногда встречаются «темные» клетки. Ядра расположены базально, содержат неотчетливое ядрышко и мелкие хроматиновые глыбки. Околоядерное простран-



Рис. 3. ШИК-позитивные клетки в собирательных трубках почки-экономки. $\times 400$.

ство цитоплазмы выглядит оптически «пустым». На апоикальной поверхности клеток есть высокая редкая микроворсинчатая бахромка.

При шик-реакции в эпителии собирательных трубок видны многочисленные мелкие гранулы, они беспорядочно распределены в цитоплазме. Цитоплазма «темных» клеток дает шик-позитивное окрашивание (рис. 3). Интенсивную шик-позитивную реакцию имеет апоикальная бахромка и внутриклеточный материал. При диастазном контроле зна-

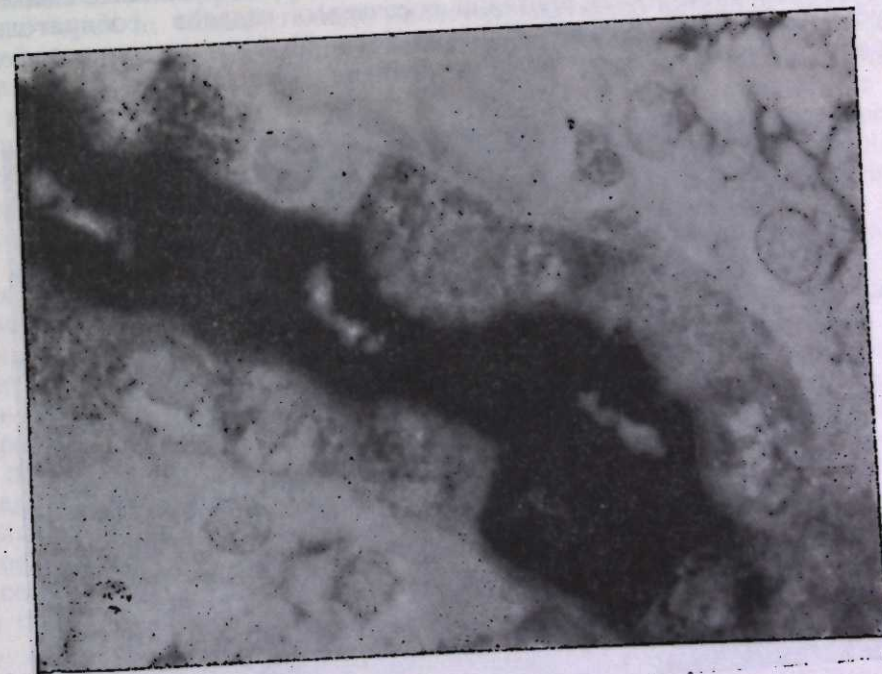


Рис. 4. Уромуконд в собирательных трубках внешней зоны мозгового вещества.

На рис. 4—6 окраска по Хэйлу с докраской гематоксилином Эрлика. $\times 400$.



Рис. 5. Уромуконд в собирательных трубках основания сосочка.

чительно уменьшается интенсивность окрашивания цитоплазматических гранул, шик-позитивное окрашивание «темных» клеток и бахромки не снимается ферментативным контролем.

На всем протяжении собирательных трубок выявляются значительные внутриканальцевые отложения кислых мукополисахаридов (уромуконда). Просветы трубок часто заполнены уромукондом. Уромуконд выявляется и внутриклеточно. В эпителии начальных отделов трубок и в трубках мозговых лучей встречаются немногочисленные гранулы в отдельных клетках. В трубках внешней зоны мозгового вещества многие клетки в околоядерном пространстве имеют значительные скопления уромуконда (рис. 4). В эпителии сосочковых отделов собирательных трубок (рис. 5) и протоков Беллини (рис. 6) большинство клеток содержит уромуконд.



Рис. 6. Уромуконд в собирательных трубках средней трети сосочка.

По содержанию уромуконда можно выделить клетки, находящиеся на разных стадиях его накопления. В начальные этапы накопления уромуконд выявляется в околоядерном пространстве и в апикальной цитоплазме в виде отдельных мелких глыбок либо распылен (см. рис. 4). В завершающей стадии накопления уромуконд конденсируется вокруг ядра, часто заполняет большую часть клеток (см. рис. 5, 6). При гиалуронидазном контроле окрашивание уромуконда не снимается.

Базальные мембраны нефрона и собирательных трубок интенсивно окрашиваются при шик-реакции и при окраске по Маллори, дают слабую метакромазию при окраске толуидиновым синим (рН 6,0—6,2).

ОБСУЖДЕНИЕ

В корковом веществе почек полевки-экономки, так же как и у полуводных форм (ондатра, водяная полевка) [5], нет отчетливого пространственного разделения между юкстамедуллярными и среднекортикальными клубочками, характерного для видов засушливых мест обитания [9]. К юкстамедуллярным клубочкам у полевки-экономки можно отнести около 1/4 всех клубочков. Они расположены в глубоких слоях коркового вещества вблизи дуговых кровеносных сосудов. Следовательно, у полевки-экономки примерно 1/4 часть нефронов можно отнести к длиннопетлистым.

Найденные морфологические особенности связаны с мозговым веществом и отражают главным образом степень развития и сформированность концентрирующего аппарата почек. В почке полевки-экономки наблюдается дальнейшее увеличение толщины мозгового вещества по сравнению с почками полуводных грызунов. Толщина мозгового вещества в процентах от толщины почки у полевки-экономки составляет около 74%, тогда как у водяной полевки и ондатры 64 и 60% соответственно. По данным ряда авторов [1—4], увеличение толщины мозгового вещества коррелирует с нарастанием концентрирующей способности почек и, следовательно, является индексом почечной адаптации к дефициту воды в местах обитания. Аналогичная корреляция прослеживается в ряду ондатра, водяная полевка, полевка-экономка. Ондатра в течение всего года живет у водоемов, водяная полевка — в весенне-летний период, полевка-экономка обитает среди лугов лесной зоны. В этом ряду грызунов отчетливо прослеживается такая тенденция: отход грызунов от жизни у водоемов сопровождается утолщением мозгового вещества в почках.

Во внешней зоне мозгового вещества у экономки, как и у полуводных видов, есть некрупные сосудисто-канальцевые пучки. Развитие мозгового вещества у экономки происходит за счет увеличения его внутренней зоны (сосочка). Известно, что нарастание максимальной концентрирующей способности почек сопровождается удлинением петель Генле и «прямых» сосудов во внутренней зоне мозгового вещества, нарастанием числа этих структур на единицу поперечного сечения зоны. В почке полевки-экономки на поперечных срезах от основания до средней трети длины сосочка выявляются многочисленные тонкие отделы петель Генле и небольшие пучки «прямых» сосудов, тогда как у ондатры и водяной полевки система умножителей «прямых» сосудов в сосочке в значительной мере редуцирована. «Прямые» сосуды сосочка не собираются в пучки, а образуют широкопетлистую сеть [5, 6, 10].

Для сосочка почек полевки-экономки, а также почек ондатры и водяной полевки характерно незначительное содержание интерстициальных клеток и отсутствие гистохимически выявляемых кислых мукополисахаридов, содержащих гиалуроновую кислоту («гелевого фильтра») в основном веществе интерстициальной ткани. С деятельностью

интерстициальных клеток связывается формирование «гелевого фильтра» [10], разделяющего функциональные элементы сосочка. Интерстициальные клетки, по-видимому, продуцируют белково-мукополисахаридный комплекс и в значительной мере определяют степень его деполлимеризации. Незначительное содержание интерстициальных клеток в сосочках полевки-экономки, водяной полевки и ондатры согласуется с отсутствием в них гистохимически выявляемого белково-мукополисахаридного комплекса интерстициальной ткани и свидетельствует о значительной редукции этого механизма у обитателей влажных мест.

Структура нефрона у полевки-экономки в основном не отличается от структуры нефрона у других грызунов. Найденные особенности касаются собирательных трубок. Для собирательных трубок полевки-экономки, как и для трубок некоторых других полевок (водяная и узкочерепная полевки [5, 11]), характерен довольно сложно организованный эпителий. Апикальная мембрана клеток несет бахромку из микроворсинок и покрыта толстым слоем кислых мукополисахаридов (уромукоида). Внутриклеточно выявляются скопления уромукоида. Количество уромукоида в трубках неодинаково у разных видов [10]. Минимальное содержание уромукоида отмечается в просветах трубок ондатры, сусликов, песчанок, умеренное — у серой и пластинчатозубой крыс, максимальное — у водяной и узкочерепной полевок, полевки-экономки и пеструшек. По-видимому, содержание уромукоида в просветах собирательных трубок не зависит от содержания воды в корме. У полевки-экономки в эпителии трубок обнаружены большие внутриклеточные скопления уромукоида, чем у водяной и узкочерепной полевок [5, 11]. Различное содержание уромукоида в цитоплазме клеток, вероятно, отражает цикличность их работы в составе эпителиального пласта. Поскольку высокая продукция уромукоида обнаружена у видов, адаптированных к дефициту солей, было высказано предположение [10], что у таких видов в самых дистальных отделах почечных канальцев существует специальный механизм реабсорбции катионов, основанный на продукции палианнона с активными карбоксильными группами, способными связывать катионы.

Шик-позитивные клетки, найденные в эпителии собирательных трубок у полевки-экономки, морфологически близки шик-позитивным клеткам, обнаруженным в конечных участках дистальных канальцев и в начальных отделах собирательных трубок у водяной полевки. Природа и функциональная роль этих клеток пока неясны.

Институт физиологии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/XI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Sperber I. Studies on the mammalian kidney.— Zool. Bidr. Uppsala., 1944, 22, p. 249—431.
2. Schmidt-Nielsen B., O'Dell R. Structure and concentrating mechanism in the mammalian kidney.— Amer. J. Physiol., 1961, 200, p. 1119—1124.
3. Heisinger J. F., Breitenbach R. P. Renal characteristics as indexes of renal adaptation for water conservation in the genus *Sylvilagus*.— Physiol. Zool., 1969, 42, 2, p. 160—172.
4. Heisinger J. F., King T. S., Halling H. W., Fields B. L. Renal adaptations to micro- and macrohabitats in the family Cricetidae.— Comp. Biochem. Physiol., 1973, 44a, p. 767—774.
5. Батенко Л. И. Некоторые морфологические особенности почек ондатры и водяной полевки.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 97—103.
6. Гетманова Т. Н. Ангиоархитектоника почки водяной полевки.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 104—107.
7. Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. Млекопитающие фауны СССР, ч. I, М.—Л., 1963, 630.

8. Коган М. Е., Белов Л. Н., Леонтьева Т. А. Определение количества клеток в различных органах и тканях после щелочной диссоциации.— Арх. пат., 1976, 33, вып. 1, 77—80.
9. Батенко Л. И. Некоторые морфогистохимические особенности почек желтой и степной пеструшек.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 80—86.
10. Виноградов В. В., Гетманова Т. Н., Батенко Л. И., Храмова Г. М. Структура внутренней мозговой зоны почки у грызунов различной экологии.— В кн.: 5 Всесоюз. конф. по физиологии почек и водно-солевому обмену. Л., 1977, с. 197—199.
11. Батенко Л. И. Морфогистохимия почек узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.).— Изв. СО АН СССР, 1973, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 131—137.

L. I. Batenko

THE STRUCTURAL ORGANIZATION OF THE *MICROTUS OECONOMUS* PALL. KIDNEY

The structural organization of the *Microtus oeconomus* Pall. kidney has been investigated by means of standard histological procedures. The cortical zone averages 26 ($1,53 \pm 0,1$ mm), outer medullary zone is about 30% ($1,77 \pm 0,2$ mm) and inner medullary zone is about 44% ($2,60 \pm 0,2$ mm) the kidney thickness. Each kidney involves approximately 75% short looped and about 25% long looped nephrons. The small tubular—vascular bundles were found in the outer medullary zone. In the papillary interstitium a few interstitial cells were observed. Abundant accumulations of acid mucopolysaccharides were observed in the collecting tubular epithelium and lumens. PAS-positive cells were found in the collecting tubules, function of these cells is unknown. Morphohistochemical features peculiar to the *Microtus oeconomus* were revealed in connection with ecological adaptation of the species.

УДК 595.7—11

Г. В. ЛАРИОНОВ, В. И. БАРАНОВСКИЙ

ВЛИЯНИЕ ВИРУСНОЙ ИНФЕКЦИИ НА ЛИТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ГЕМОЛИМФЫ *OCNERIA DISPAR* L. И *DENDROLIMUS SIBIRICUS* TSCHETW.

Усилившийся в последнее время интерес к сравнительной иммунологии вызвал закономерное внимание исследователей к изучению вопросов устойчивости представителей класса насекомых по отношению к болезнетворным микроорганизмам. Существование и возможности гуморальных реакций насекомых против инсектицидных паразитов очевидно, однако природа их исследована очень слабо. Установлено, что иммунитет насекомых к большинству грамположительных бактерий определяется наличием в кишечнике и гемолимфе бактерицидного или бактериостатического компонента [1—11]. В 1965 г. [12] впервые высказано мнение, что этим компонентом является лизоцим, а в 1969 г. В. Мориг и Б. Меснер [13] доказали правильность этого предположения. В затронутой проблеме весьма интересен вопрос об иммунном ответе насекомых на вирусное заражение. К сожалению, исследований, касающихся антивирусных механизмов в организме насекомых, проведено очень мало. Существует всего несколько работ, которые затрагивают одну сторону этого вопроса — роль желудочного барьера в защите насекомого от вируса [14—17].

В предлагаемой публикации приводятся результаты исследования бактериолитической активности гемолимфы гусениц непарного и сибирского шелкопряда в период вирусного заболевания. Цель работы — поиск гуморальных ответов организма насекомого при вирусной инфекции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бактериолитическую активность гемолимфы непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) и сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetw.) при вирусных заболеваниях исследовали на культуре *Micrococcus lysodeicticus* (штамм 2665, получен из Института стандартизации и контроля медицинских биологических препаратов им. Л. А. Тарасевича). Для опытов использовали суспензии суточной культуры микрококка. Маточную суспензию (титр 400 млн) готовили на физиологическом растворе.

Гемолимфу гусениц непарного шелкопряда IV—V возрастов тувинской, алтайской и краснодарской популяций, искусственно зараженных вирусом ядерного полиэдрома, и гемолимфу гусениц сибирского шелкопряда IV—V возрастов тувинской популяции, искусственно зараженных вирусом гранулеза, брали в динамике вирусного заболевания у непарного шелкопряда через каждые 24 ч после заражения в течение 20 сут, а у гусениц сибирского шелкопряда через каждые 48 ч в течение 30 сут наблюдения после заражения. Заражение осуществляли через корм. В каждом случае гемолимфу брали не менее чем из 30 особей. Одновременно по такой же методике брали гемолимфу из контрольных партий гусениц, не подвергавшихся заражению. Для предупреждения меланизации в гемолимфу добавляли раствор лимонной кислоты, добиваясь снижения pH гемолимфы до значения 3,5—4,0. Образцы хранили под слоем вазелинового масла при температуре —1°C.

Перед постановкой реакции на бактериолитическую активность образцы гемолимфы помещали на 45 мин в термостат при температуре +56°C для удаления ингибирующих веществ и белков, не участвующих в литическом процессе. Коагулировавшие белки и гемоциты осаждали центрифугированием, надосадочную жидкость отсасывали, доводили pH ее до нейтрального значения добавлением КОН, после чего использовали в опыте. Реакции ставили с разведением гемолимфы от 1:2 до 1:2048. В 1 мл приготовленной суспензии микрококка добавляли 0,1 мл соответствующего разведения гемолимфы. Смесь встряхивали и ставили в термостат при температуре 37°C на 3 ч, после чего читали результаты реакций. Интенсивность лизиса оценивали по четырехбалльной системе. Опыты ставили в трех повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований выявили определенные изменения бактериолитической активности гемолимфы изучаемых насекомых в процессе развития вирусной инфекции. Эти изменения имели свои особенности в зависимости не только от вида насекомого, но и от различных популяций внутри вида. Бактериолитическая активность гемолимфы у контрольных (условно здоровых) партий гусениц, принадлежащих к этим популяциям, также имела разные показатели.

Литическая способность гемолимфы гусениц непарного шелкопряда краснодарской популяции после заражения вирусом ядерного полиэдрома увеличилась в 4 раза по сравнению с контролем (рис. 1, а). Если бактериолитическая активность гемолимфы контрольных гусениц отмечалась до разведения 1:8 то у опытной партии на четвертый день после

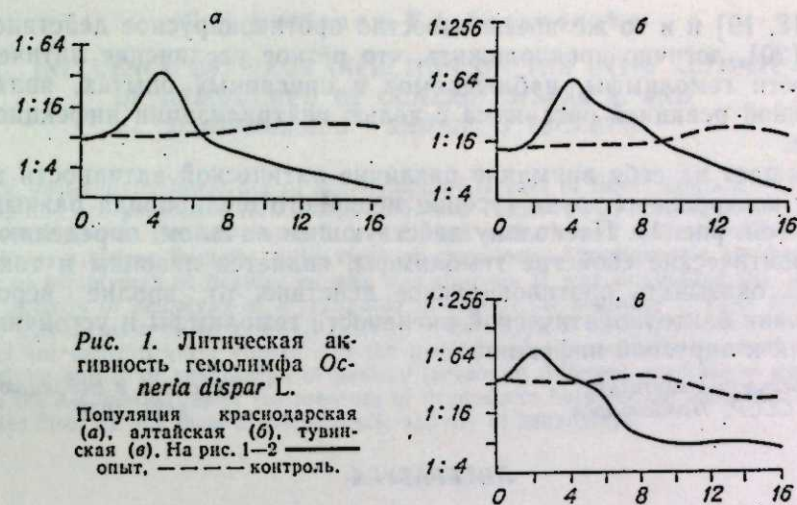


Рис. 1. Литическая активность гемолимфы *Ocneria dispar* L.

Популяция краснодарская (а), алтайская (б), тувинская (в). На рис. 1—2 — опыт, — — — контроль.

заражения лизис микрококка происходил до разведения 1:32, после чего шло снижение до разведения 1:2 к концу опыта.

Гемолимфа здоровых гусениц непарного шелкопряда алтайской популяции на протяжении опыта вызывала лизис микрококка в разведении 1:16 (рис. 1, б). Гемолимфа опытной группы насекомых этой популяции увеличила литическую активность на четвертый день после заражения до разведения 1:64, т. е. в 4 раза, как и гусеницы краснодарской популяции. Снижение литической активности в динамике развития заболевания происходило достаточно плавно до разведения несколько выше 1:4.

Динамика изменения литической способности гемолимфы гусениц непарного шелкопряда тувинской популяции имела свои отличия. Литическая активность гемолимфы опытной группы гусениц увеличивалась через 48 ч после заражения в 2 раза по сравнению с контролем, достигая разведения 1:64, после чего начиналось ее снижение до разведения 1:8 (рис. 3). Следует отметить, что гемолимфа контрольной группы гусениц этой популяции вызывала лизис микрококка в разведении 1:32, что значительно выше, чем у ранее описанных популяций.

Нарастание литической активности гемолимфы гусениц сибирского шелкопряда после заражения вирусом гранулеза происходило достаточно плавно. Максимальное значение ее наблюдалось на 11-й день после инфицирования и было несколько выше разведения 1:64. Снижение активности происходило до уровня 1:4 на 21—22-й день после заражения (рис. 2).

Анализ полученных результатов показывает, что инфицирование гусениц непарного и сибирского шелкопряда возбудителем вирусного заболевания вызывает в их организме реакцию, аналогичную той, которую мы наблюдаем при введении насекомым убитых или живых бактериальных культур [13]. Как в том, так и в другом случае увеличиваются бактериолитические свойства гемолимфы. Но при заражении бактериальными культурами усиление этих свойств идет в течение нескольких часов [5], тогда как при вирусном заражении литическая активность гемолимфы у подопытных насекомых нарастает в течение нескольких суток. Так как у насекомых не обнаружено интерфероподобных ве-

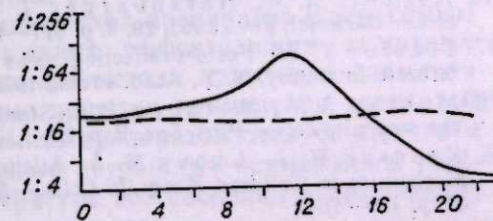


Рис. 2. Литическая активность гемолимфы *Dendrolimus sibiricus* Tschetw.

ществ [18, 19] и в то же время известно противовирусное действие лизоцима [20], логично предположить, что резкое увеличение литической способности гемолимфы, наблюдаемое в описанных опытах, является естественной реакцией организма с целью нейтрализации инфекционного агента.

Обращает на себя внимание различие литической активности гемолимфы у контрольных групп гусениц непарного шелкопряда разных популяций (см. рис. 1). Поскольку действующим началом, определяющим бактериолитические свойства гемолимфы, является лизоцим и так как он может оказывать противовирусное действие, то вполне вероятно связь уровня бактериолитической активности гемолимфы и устойчивости популяции к вирусной инфекции.

Биологический институт
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
8/XI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Metalnikov S. Immunité de la chenille contre divers microbes.— Compt. rend. soc. biol., 1920, 83, p. 119—121.
2. Duncan J. T. On a bactericidal principle present in the alimentary canal of insects and arachnids.— Parasitology, 1926, 18, p. 238—252.
3. Briggs J. D. Humoral immunity in lepidopterous larvae.— J. exp. Zool., 1958, 138, p. 155—188.
4. Briggs J. D. Physiology of insects.— In: Immunological responses. V. 3. N. Y., Acad. Press., 1964, p. 259—283.
5. Stephens J. M. Immune responses of some insects to some bacterial antigens.— Can. J. Microbiol., 1959, 5, p. 203—228.
6. Stephens J. M. Immunity in insects.— In: Insects pathology. V. 1. N. Y., Acad. Press., 1963, p. 273—297.
7. Jettmar H. M. Über bakteriostatische Stoffe im Darm der Hypderma larvae.— Z. J. Hyg., 1953, 137, p. 61—66.
8. Landi S. Bacteriostatic effects of haemolymph of various botflies.— Can. J. Microbiol., 1960, 6, p. 115—119.
9. Hink W. F., Briggs J. D. Bactericidal factors in haemolymph from normal and immune max moth larvae, *Galleria mellonella*.— J. Insect Physiol., 1968, 14, 7, p. 1025—1034.
10. Johnson P. T., Chapman F. A. Comparative studies on the in vitro response of bacteria to invertebrate body fluids. I. *Dendrostomum zosterocolum*, a sipunculid worm. II. *Aplysia californica* (see here) and *Ciona intestinalis* (Tunicate).— J. Invert. Pathol., 1970, 16, p. 127—138, 259—267.
11. Serczynska H. Reakcje obronne u owadów.— Kosmos (PRL), 1976, A 25, 3, p. 252—257.
12. Malke H. Über das Vorkommen von Lysozym in Insekten. Leitschr. allgem.— Mikrobiol., 1965, 5, p. 42—47.
13. Мориг В., Месснер Б. Значение лизоцима в антибактериальном иммунитете насекомых.— Ж. общей биологии, 1969, т. 30, 1, с. 62—71.
14. Vago C., Croissant O. Recherches sur la pathogenese des viroses dans d'insectes. La liberation des virus le tube digestif de l'insecte a partir des corps d'inclusion ingeres.— Ann Epiphyties., 1959, 10, p. 5—18.
15. Aizawa K. The nature of infections caused by nuclear — polyhedrosis viruses.— In: Insect Pathology. V. 1, N. Y., Acad. Press., 1963, p. 382—412.
16. Heimell A. M., Harshbarger J. Immunity in insects. Symposium on Microbiol.— Bacterial. Rev., 1965, 29, 3, p. 397—405.
17. Tinsley T. W. Factors affecting virus infection of insect gut tissue.— In: Invertebrate Immunity. N. Y., Acad. Press., 1975, p. 55—63.
18. Murray A. M., Morahan P. S. Studies of interferon production in *Aedes albopictus* mosquito cell.— Pros. Soc. Exp. Biol. Med., 1973, 142, p. 11—15.
19. Kasesak R. J., Lyons M. J. Attempts to Demonstrate the Interferon Defense Mechanism in Cultured Mosquito Cells.— Archiv für die gesamte virusforschung, 1974, 45, p. 149—154.
20. Ермольева З. В. Антибиотики, интерферон, бактериальные полисахариды. М., Медицина, 1965. 383 с.

G. V. Larionov, V. I. Baranovsky INFLUENCE OF VIRUS INFECTION ON THE LYTIC ACTIVITY OF HEMOLYMPH OF *OCNERIA DISPAR* L. AND *DENDROLIMUS SIBIRICUS* TSCHETW.

The bacteriolytic properties of hemolymph of larvae of three populations of *Ocneria dispar* L. and one population *Dendrolimus sibiricus* Tschetw. was investigated in the dynamic of virus disease. *Ocneria dispar* L. was infected with virus of nuclear polyhedrosis and *Dendrolimus sibiricus* Tschetw. with virus of granulosis. Simultaneously the bacteriolytic activity of hemolymph of healthy larvae was studied. It was established the increasing of lytic activity of hemolymph of investigated insects in the beginning of virus diseases. It is assumed, that increase of bacteriolytic activity of hemolymph is natural reaction of organism of insect for neutralization viruses. On the grounds of differences between of levels of bacteriolytic ability of hemolymph of healthy larvae of different populations gypsy moth is made the assumption about the presence of dependence between the resistance of insects to viruses diseases and level of bacteriolytic activity of hemolymph.

УДК 632.937.632.934

В. М. САХАРОВ, Е. И. КИРОВ, К. П. КУЦЕНОГИЯ, Г. В. ЛАРИОНОВ,
В. Н. ЖИМЕРИКИН, Л. А. ЛИТВИНА, С. А. БАХВАЛОВ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРМОМЕХАНИЧЕСКИХ АЭРОЗОЛЕЙ ДЛЯ ДИСПЕРГИРОВАНИЯ ВИРУСНЫХ ПРЕПАРАТОВ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ВРЕДНЫХ НАСЕКОМЫХ

Расширяется практическое использование биопрепаратов для защиты растений. Необходимо разработать эффективную технологию внесения их в природу с учетом биологических особенностей препарата и вредных насекомых. Технология должна быть рентабельной высокопроизводительной и обеспечивать оптимальное распределение инфекционного начала на кормовом растении и вредном насекомом.

Аэрозольный метод защиты растений обладает высокой производительностью и малым удельным расходом действующего вещества, что обеспечивает низкую стоимость обработки. Так, при применении мощного аэрозольного генератора МАГ-3 достигается производительность до 15 тыс. га за ночную смену на один генератор при стоимости обработки, включая стоимость ядохимиката, 0,7—1,1 руб/га [1, 2].

Плотность осадка зависит от дисперсного состава аэрозолей. Обычно при термомеханическом способе образования аэрозоль характеризуется весьма высокой дисперсностью. Например, для МАГа средний массовый диаметр частиц равен 2 мкм. При этом плотность осадка на растительности оказывается весьма низкой, но вещество, находящееся в осадке, распределено на поверхности равномерно.

С точки зрения современных знаний [3—5] именно подбор дисперсного состава позволит резко сократить расход препаратов и тем самым стоимость защиты растений без снижения эффективности защитных мероприятий. Преимущества аэрозольного метода привлекли внимание и зарубежных исследователей. Первые попытки применения аэрозолей для нанесения вирусных и бактериальных препаратов следует отнести к 1969 г. [6]. В качестве диспергирующего устройства применялись генераторы «холодного» аэрозоля. В литературе нет сведений о применении термомеханических аэрозолей биопрепаратов.

Поскольку возможность применения биопрепаратов в форме термомеханических аэрозолей неизвестна, нами поставлены специальные экспери-

менты в лабораторно-стендовых условиях. На аэрозольном стенде лаборатории дискретных систем института химической кинетики и горения СО АН СССР проведены опыты по применению вируса ядерного полиэдроза против непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) с помощью термомеханических аэрозолей.

В качестве рабочих жидкостей использовали вирусную суспензию в дизельном топливе и в воде. Рабочую жидкость впрыскивали под давлением 0,25 атм в поток горячих газов с температурой 500°C. Испарительная камера имела диаметр 10 и длину 60 мм. Время пребывания вируса в испарительной камере составляло менее миллисекунды. Контрольный замер температуры осуществлялся на срезе испарительной камеры, где температура была в пределах 250—300°C при использовании суспензии в дизельном топливе и 100—150° при использовании водной суспензии. Расход рабочей жидкости 17—25 мл/мин. Титр вирусной суспензии составлял $16 \cdot 10^6$ полиэдров/мл.

Проведено два опыта с вирусной суспензией в дизельном топливе против гусениц 2-го возраста непарного шелкопряда (21 и 30/VI 1972 г.) и два опыта с вирусной суспензией в воде против гусениц 2-го возраста непарного шелкопряда в те же дни.

Опыты проводили следующим образом. После запуска генератора и подачи рабочей жидкости возникал факел термомеханического аэрозоля, ограниченный отводной камерой квадратного сечения 500×500 мм. Через боковой люк отводной камеры в этот факел помещалось 2—3 букета кормовых растений (для непарного шелкопряда — черемуха) на расстоянии 1,2—1,8 м от сопла генератора. Длительность экспозиции составляла 10—15 мин, в течение которых расходовалось 250 мл соответствующей суспензии. После экспозиции обработанные кормовые растения ставились в сосуды с водой в продезинфицированные садки в изолированной комнате. В эти садки подсаживали здоровых насекомых. Первые 18 дней наблюдения велись ежедневно, далее до выхода бабочек — периодически.

Контроль был двояким. Одна партия насекомых из маточных садков подсаживалась на кормовые растения, которые ничем не обрабатывались, фиксировался лишь естественный отпад. Другая партия насекомых подсаживалась на кормовые растения, которые обрабатывались соответствующим биопрепаратом обычным опрыскиванием, наблюдалась контрольная картина заболевания гусениц.

Вирусная суспензия в дизельном топливе в обоих опытах не вызывала заболевания гусениц. Причины могут быть различными и требуют специального исследования. Однако известно, что суспензия инсектина в дизельном топливе, нанесенная на кормовые растения, вызывает заболевание гусениц.

Применение водной суспензии вируса ядерного полиэдроза против непарного шелкопряда было успешным. Ниже приведены показатели смертности гусениц непарного шелкопряда 2—3-го возраста от вируса ядерного полиэдроза, выделенного в 1968 и 1972 гг. и нанесенного на кормовые растения термомеханическим аэрозодем.

Гусениц в опыте, экз.	Вирус 1968 г.		Вирус 1972 г.	
	экз.	%	экз.	%
Погибло от ВЯП, %	67	32	138	32
Окуклилось, %	33	68	30	68
Погибло куколок от ВЯП, %	21	39	21	39
Вышло бабочек, %	12	21	9	16
В т. ч. самок, %	4	7	2	4
Общая смертность, %	88	91	88	91

После инкубационного периода, который длился 10—12 дней, наблюдали интенсивную гибель гусениц от вирусного заболевания (67—

70%). Отмечалась значительная гибель от полиэдроза и в фазе куколки (21%). Из оставшихся живых куколок выход самок был незначителен (2—4%), причем все отложенные ими яйца были нежизнеспособными. Препараты свежего вируса (1972 г.) и многолетнего хранения (1968 г.) были одинаково эффективны.

Итак, лабораторно-стендовые опыты показали принципиальную возможность применения вирусных препаратов в форме термомеханических аэрозолей.

Следующий этап исследований — применение биопрепарата в форме термомеханических аэрозолей в природных условиях. Отчетливые результаты получены от применения вируса ядерного полиэдроза против личинок 1—2-го возрастов рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) в Томской области (с. Базой) с помощью термомеханических аэрозолей из генератора ТДА в 1974 г. Основные работы проведены в кедровом древостое, имеющем средние таксационные показатели: состав 10К, возраст 70—90 лет, высота 20 м, диаметр 28 см, бонитет 11, тип леса — кедр травяной, полнота 0,7—0,8, запас 200—280 м³/га.

В качестве рабочей жидкости применялась водно-глицериновая суспензия вируса (3% глицерина по объему) с титром $5 \cdot 10^6$ полиэдров/мл. Глицерин добавляли для обеспечения прилипания вируса к кормовым растениям. С этой точки зрения глицерин весьма удобен, так как дает истинный раствор с водой, обеспечивает крепкую прилипаемость и действует как среда, хорошо сохраняющая вирус.

Общая длина хода генератора 4,1 км, скорость движения 5 км/ч. Расход суспензии составил 7 л/мин. Температура в камере испарения была в пределах 690—720°C, температура на выходе 90°C. Время пребывания вируса в зоне высоких температур составило около 0,2 с. Поскольку численность пилильщика была низкой (несколько гнезд на дереве), количественный учет по расстояниям от линии хода генератора сделан лишь в одном из вариантов (табл. 1).

Первый учет (через 2 нед. после обработок) показал, что погибшие от вируса гнезда пилильщиков находились на расстоянии до 25 м от линии хода генератора, инфицированные — до 50 м. Второй учет (через 1 мес. после аэрозольных обработок) показал, что на расстоянии до 25 м погибли все гнезда, а инфицированные и погибшие, составлявшие 85—95%, находились в 50—100 м. Маршрутные учеты по обработанному массиву кедрового леса выявили, что инфицированные и погибшие гнезда пилильщика встречались на расстоянии до 200 м от хода генератора.

Определение дальней границы гибели пилильщика осложняется спонтанным проявлением болезни в контрольных участках леса, где ко-

Таблица 1

Смертность личинок рыжего соснового пилильщика от вируса ядерного полиэдроза после обработок кедровых древостоев термомеханическим аэрозодем ТДА (Томская обл., с. Базой, 1974 г.)

Расстояние от линии хода генератора, м	Количество гнезд пилильщика				Расстояние от линии хода генератора, м	Количество гнезд пилильщика			
	здоровые, %	инфицированные, %	погибшие, %	всего, экз.		здоровые, %	инфицированные, %	погибшие, %	всего, экз.
Первый учет 19—20/VI 1974 г. (через 2 нед. после обработки)					Второй учет 3—4/VII 1974 г. (через 1 мес. после обработки)				
0—5	4	67	29	100	0—5	0	1	99	108
25	44	48	8	80	25	0	1	99	81
50	75	25	0	79	50	5	16	79	99
100	100	0	0	77	100	14	14	72	51

личество погибших гнезд составляло при втором учете (через 1 мес) 10%, инфицированных — 9%. При первом учете (через 2 нед, после аэрозольных обработок) в контроле не было обнаружено больных гнезд.

Итак, применение термомеханических аэрозолей из водно-глицериновой суспензии вируса ядерного полиэдроза против личинок рыжего соснового пилильщика 1—2-го возраста показало, что даже в случае применения аэрозольного генератора небольшой мощности с расходом порядка 7 л/мин рабочей жидкости, дальность действия аэрозольного облака, на протяжении которого наблюдается гибель вредителя от внесенной инфекции, достигает 100—200 м.

Следующим этапом использования вирусов в природе с помощью термомеханических аэрозолей было успешное применение водно-глицериновой суспензии ВЯП против гусениц капустной совки (*Mamestra brassicae* L.) на полях Искитимского совхоза близ Новосибирска.

Опыт проведен 1/VIII 1975 г. Применен вирус ядерного полиэдроза, штамм ВВ, выделенный в 1965 г. в Биологическом институте СО АН СССР и накопленный в 1969 г. Основная масса гусениц в период обработки находилась в 3-м возрасте, численность их составляла 50—60 экз. на 100 кочанов капусты. Обработка проводилась в условиях сухой погоды в 23 ч. при температуре 16°C и западном ветре 1—2 м/с. Через 9 ч после обработки прошел сильный дождь, выпало около 10 мм осадков.

Рабочая жидкость состояла из водно-глицериновой суспензии вируса (глицерина 40% по объему) с титром $30 \cdot 10^6$ полиэдров/мл. Генератор перемещался под углом 90° к направлению ветра со скоростью 2,5—3 км/ч и в течение 4 мин прошел расстояние 160 м в том числе 60 м пройдено двойным следом, следовательно, часть участка подвергалась двойной обработке. Всего израсходовано 10 л раствора.

Термический режим работы аэрозольного генератора АГ-УД-2 измерялся с помощью хромелькопелевых термопар с регистрацией температуры до и после места подачи рабочего раствора. Температура газа до подачи рабочего раствора колебалась в пределах 450—550°C. Температура аэрозоля на срезе сопла генератора была в пределах 50—70°C. Аэрозольное облако наблюдалось на всей глубине обрабатываемого участка до 200 м (конец капустного поля). Экспозиция аэрозоля на расстоянии 100 м от линии хода генератора составила 50 с.

Капуста в период обработки уже образовала кочан, и обработка с помощью штанговых опрыскивателей, связанная с прохождением трактора по рядкам, вызвала бы большие механические повреждения растений.

Гибель гусениц капустной совки от вирусного заболевания составила через 12 дней после обработки 16%, через 10 дней — 58, через 20 дней — 40 и через 25 дней — 25%. Общая смертность (84%) рассчитана как разница между единичей и произведением выживаемостей за каждый учет без скидки на смертность в контроле. Всего обработано около 3 га капустного поля. Общий расход вируса составил 10^{11} полиэдров/га. При обычном опрыскивании ВЯП против гусениц капустной совки расходуется либо столько же патогенного начала [7], либо расход вируса составляет 10^{13} полиэдров/га [8], т. е. в 100 раз больше, чем при аэрозольной обработке. Смертность гусениц отмечалась на расстоянии до 200 м от хода генератора. Смертность гусениц капустной совки от вируса в лабораторных условиях на листьях капусты, взятых с обработанного поля на расстоянии 5, 10, 20, 50, 70 и 100 м от хода генератора, во всех вариантах составила 100%. На контрольном участке обследовано 730 гусениц и не обнаружено ни одной заболевшей или погибшей гусеницы капустной совки от вируса ядерного полиэдроза.

Итак, наилучших результатов удалось добиться с применением водно-глицериновой суспензии вируса (глицерина от 5 до 50% по весу).

По нашему мнению, препаративная форма для образования термоконденсационного аэрозоля ВЯП должна состоять из энергоемкого вещества для снижения температуры (в нашем случае вода), дешевого и доступного носителя с низкой упругостью паров (типа минеральных масел), прилипателя и эмульгатора для поддержания стабильности суспензии, вещества, защищающего биопрепарат от солнца, воды и воздуха, и вещества, способствующего развитию инфекции в организме вредного насекомого. Обычно об эффективности применения биопрепаратов судят по величине удельного расхода. Эта величина характеризует технико-экономические показатели защитных мероприятий и ничего не говорит об использовании самого препарата. Как правило неизвестно, какое количество биопрепарата поглощается насекомыми (например при поедании инфицированного корма) и вызывает их гибель. Поэтому количественной мерой инфекционного начала может служить плотность осадка полиэдров вируса на поверхности растений. Из-за сложности прямого определения самих вирусных частиц мы использовали методику введения метки.

В раствор добавляли люминесцентное вещество уранин или флуоресцен-натрия. В наших опытах 1 мкг уранина был эквивалентен 10^4 полиэдров вируса. Рабочий раствор в объеме 40 л состоял из воды, 16 л глицерина, 40 г уранина и 400 мл суспензии ВЯП с титром 10^9 полиэдров/мл. Этот раствор диспергировали на холодном режиме аэрозольным генератором с расходом газа 15 м³/мин и рабочей жидкости 5 л/мин.

В табл. 2 приведена плотность осадка уранина на растительности на различных расстояниях от генератора и расчетная плотность осадка ВЯП. Плотность осадка уранина определялась экспериментально путем смыва дистиллированной водой поверхности листьев капусты и последующего анализа на спектрофотометре «Спеколь». Проверка биологической эффективности показала, что гибель гусениц капустной совки от ВЯП наблюдалась на расстоянии до 300 м от линии хода генератора.

Из табл. 2 видно, что на расстоянии в 300 м плотность отложения ВЯП составляла примерно 10^3 полиэдров/см² поверхности листьев капусты. На основании этого можно принять в качестве оценки, что плотность осадка 10^{11} полиэдров на 1 га приводит к эффективному заражению гусениц. Однако эта косвенная оценка не учитывает сохранность вируса в процессе диспергирования, распространения и времени до попадания препарата в насекомое. Очевидно, перечисленные факторы могут лишь уменьшить количество полиэдров, способных вызвать заболевание.

В заключение отметим, что приведенные данные нельзя считать оптимальными. Показатели существенно могут быть улучшены при подборе дисперсного состава аэрозоля, в большей степени подходящего для

Таблица 2
Плотность отложения уранина на листьях капусты и рассчитанная плотность полиэдров ВЯП (Искитимский совхоз, 15/VII 1976 г.)

Расстояние от линии хода генератора аэрозолей, м	Плотность отложения уранина, мкг/см ² · 10 ⁻²	Рассчитанная по уранину плотность отложения ВЯП-РИН-ЭКС, полиэдров/см ² · 10 ³	Расстояние от линии хода генератора аэрозолей, м	Плотность отложения уранина, мкг/см ² · 10 ⁻²	Рассчитанная по уранину плотность отложения ВЯП-РИН-ЭКС, полиэдров/см ² · 10 ³
2	26—37	2,6—3,7	120	10	1
5	9—21	0,9—2,1	140	10	1
10	9—14	0,9—1,4	160	7	0,7
20	12—37	1,2—3,7	180	7	0,7
40	9	0,9	200	13	1,3
60	8—13	0,8—1,3	250	9	0,9
80	10	1	300	8	0,8
100	9	0,9			

процесса нанесения осадка нужной плотности. Тем не менее, уже полученные результаты свидетельствуют о перспективности аэрозолей для целей биологической борьбы. Для внедрения аэрозольных биопрепаратов в практику защиты растений, позволяющих в наибольшей степени механизировать технологию обработок и добиться наибольшего снижения трудозатрат, необходимы дальнейшие исследования на пути создания генераторов с регулируемой дисперсностью и приготовления специальных рецептур и форм рабочих жидкостей биопрепаратов.

ВЫВОДЫ

1. В лабораторно-стендовых условиях показана принципиальная возможность применения вирусных препаратов против непарного шелкопряда с помощью термомеханических аэрозолей.

2. В условиях леса и поля путем диспергирования вирусных препаратов методом термомеханических аэрозолей вызваны массовые заболевания рыжего соснового пилильщика и капустной совки.

3. Определенная по химической метке плотность осадка вирусного препарата на кормовом растении, вызывающая массовые заболевания насекомых, составила 10^{11} полиэдров/га.

Институт химической кинетики
и горения СО АН СССР
Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

- Сахаров В. М., Куценогий К. П., Загуляев Г. Н. Конструкция и опыт применения мощного аэрозольного генератора для борьбы с вредными насекомыми.— В кн.: Аэрозоли в сельском хозяйстве. М., Колос, 1973, с. 126—137.
- Сахаров В. М., Ковальский А. А., Куценогий К. П. и др. Аэрозольный метод борьбы с вредными насекомыми.— В кн.: VIII Международный конгресс по защите растений. М., 1975, с. 89.
- HimeI C. M., Moore A. D. Spray Droplet Size in the Control of Spruce Budworm, Boll Weevil, Bollworm and Cabbage Looper.— J. Econ. Entomol., 1969, v. 62, N 4, p. 916—918.
- Рукавишников Б. И. Сверхмалообъемные опрыскивания инсектицидами.— ВНИИТИ. Итоги науки. Защита растений, 1972, т. 1, с. 195—285.
- Ковальский А. А., Куценогий К. П., Сахаров В. М. и др. Применение аэрозолей для борьбы с вредными насекомыми. Новосибирск, Наука, 1978, 150 с.
- Falcon L. A., Sorensen A., Akesson N. B. Aerosol Application of Insect Pathogens.— California Agriculture, 1974, N 4, p. 11—13.
- Орловская Е. В. Вирусы ядерного полиэдроза в борьбе с вредными насекомыми. Биологические средства защиты растений. М., Колос, 1974, с. 335—345.
- Спиченко Л. Н., Северина Н. И. Результаты испытаний биологических препаратов против листогрызущих вредителей овощных культур.— Бюл. СибНИИ химизации сельск. хоз-ва, 1975, вып. 9, с. 8—11.

V. M. Sakharov, E. I. Kirov, K. P. Koutzenogii,
G. V. Larionov, V. N. Zhimerikin, L. A. Litvina,
S. A. Bahvalov

APPLICATION OF THERMOMECHANICAL AEROSOLS TO DISPERSE VIRUS COMPOUNDS FOR PEST CONTROL

The possibility to apply virus compounds to *Lymantria dispar* L. control with the help of thermomechanical aerosols has been shown in laboratory-bench experiments. Dispersing the virus compounds by the thermomechanical aerosol technique in the forest and field resulted in a high mortality rate of *Neodiprion sertifer* Geoffr. and *Mamestra brassicae* L. at distances up to 200—300 m from the aerosol generator running. The density of the virus compound residues leading to high mortality rates of *Barathra brassicae* L. detected on cabbage leaves by chemical labels was 10^{11} polyhedr per hectare.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Под ред. Э. Л. Климашевского. Новосибирск, Наука, Сиб. отд.-ние, 1977, 119 с.

Монография посвящена исследованию тепловых повреждений растений при их достаточной хорошей водообеспеченности. Постановка вопроса представляется весьма интересной. Трудности сравнительной оценки влияния засухи и жары, как справедливо отмечают авторы в кратком введении, состоят в том, что в естественной среде эти два фактора часто выступают совместно, да и свойства засухи и жароустойчивости совмещаются в одном растении. Однако засуха бывает и при оптимальной для растений температуре. Нередки случаи, когда растения подвергаются воздействию жары при полном обеспечении водой, например при орошении.

Авторами показано, что имеется определенная специфичность воздействия засухи и жары. Длительная засуха (обезвоживание) подавляет рост и значительно ограничивает адаптационные возможности растения, повышенная температура действует на растения в суточном ритме. В ночные часы, когда температура снижается, может происходить регуляция структур и функций на новом уровне. Эти особенности позволили в какой-то мере разграничить воздействие рассматриваемых факторов. Основная идея монографии заключается в том, что познание характера тепловых повреждений при водообеспеченности растений важно для уточнения программы селекции пшеницы в различных зонах страны, для сортоиспытания, районирования и разработки агротехники новых сортов, возделывания растений в условиях орошения.

В первой главе раскрыты принципы организации и регулирования жизнедеятельности у высших растений. На основании литературных данных и собственных работ показано, что разделение сфер питания между надземными и подземными органами ускорило их взаимодействие через транспорты соединений трофического и каталитического назначения, явлений коррекции, конкуренции за метаболиты. Авторы справедливо утверждают, что наиболее чувствительной реакцией на тепловое повреждение является рост растения, его прекращение или усиление определяет глубину повреждения, интенсивность репараций и пр. При этом большое значение имеет и продуктивность растений. Устойчивые к неблагоприятным условиям среды растения могут быть и высокопродуктивными. Материал этой главы интересен, он логически обуславливает переход к следующей главе, в которой рассматривается действие на растения в природной обстановке повышенной температуры и обезвоживания. Во второй главе авторы обосновывают необходимость изучения жароустойчивости растений в разных зонах страны, вскрывают причины преимущественного внимания исследователей к обезвоживающему действию засухи, подчеркивая, что такой односторонний подход приводит к противоречию суждений об истинных причинах функциональных перегревов при удовлетворительном водообеспечении, включая орошение. Приводится модель засухи и их условное районирование. Эта модель удачна для исследовательских целей и позволяет выключать действие обезвоживания или повышенной температуры, а также изучать их в комплексе.

Следует отметить, что снижение в отдельных случаях продуктивности культур на юге нельзя объяснить только действием повышенных температур. Уменьшение продуктивности может возникнуть при избыточной, недостаточной и несвоевременной подаче воды и при многих других условиях, которые не всегда правильно учитываются при орошении.

Особенности действия ритмов повышенной температуры на растение в среде обитания описаны в третьей главе. Показано, что выделение повышенной температуры среди других экологических факторов, неблагоприятно влияющих на растения, особенно важно в региональных условиях Сибири. Период действия повышенной температуры в течение вегетации длителен и ее изменения строго ритмичны в суточном цикле.

В четвертой главе освещаются вопросы функциональной устойчивости растений и ее использования в физиологических исследованиях. Особое внимание уделяется тепловым повреждениям, условиям адаптации и жароустойчивости растений. Дается обзорное изложение хорошо известных работ В. Ф. Альтергота и его сотрудников по данному вопросу. Показано, что при необратимых тепловых повреждениях выключаются последовательно рост, фотосинтез, дыхание, нарушается структура и функции мембран, снижается свободная энергия системы, нарушается и усиливается распад веществ, а в крайне

экстремальных условиях энергетические ресурсы исчерпываются и накапливаются токсические продукты обмена. Более низкие температуры и их кратковременные действия приводят к обратимости повреждений. Описываются защитные реакции организма и отдельных органов. Четко сформулированные выводы по повреждающему действию повышенных температур и по защитным реакциям организма важные не только для построения теории действия этого неблагоприятного фактора, но и для практического использования установленных закономерностей в различных областях растениеводства, селекции и защиты культурных растений. Авторы обосновывают направления физиологических исследований в континентальном климате Сибири (пятая глава), где важно учитывать наряду с оптимизацией процессов фотосинтеза, улучшение водообмена и других процессов, в том числе и адаптации к неблагоприятным условиям среды, формирования повышенной устойчивости. Функциональная устойчивость в континентальном климате с суточными амплитудами колебаний основных факторов жизни означает, как считают авторы, и способность в этих условиях формировать высокую продуктивность. Однако это положение имеет важное значение не только для условий континентального климата Сибири, но и для западных районов страны, где также бывают резкие колебания влажности воздуха и суточные перепады температур, суховей, пониженная влажность почвы в условиях богары, где адаптация и устойчивость сельскохозяйственных растений играют большую роль в их продуктивности. Большое значение авторы придают росту, как процессу, определяемому всей совокупностью и взаимосвязью жизненных процессов растений, в том числе и адаптации, устойчивости и продуктивности в континентальном климате с резкими и продолжительными отклонениями условий жизни от нормы.

В шестой главе приводятся экспериментальные данные по реакции пшеницы на повышенную температуру и обезвоживание. Это самая большая глава, в которой описаны экспериментальные модели природных комплексов при различных типах засух. Для создания модели использовались климакамеры, проводились вегетационные опыты. Из всех возможных в природе комбинаций факторов обезвоживания и перегрева избирались контрастные, позволившие выяснить их специфическое действие. Реакцию растений изучали при продолжительном и нарастающем действии факторов, а также в период последствий, что позволило выявить степень повреждения и репарации, приспособительные реакции как в физиологическом аспекте, так и по изменению морфологических признаков. В опыт привлекались контрастные по устойчивости к жаре и засухе сорта яровой пшеницы. Исследования выполнялись по фазам кущения, колошения, а также включались в отдельные эксперименты корневая система и надземные органы. Авторами изучались температура среды и органов растений, вымываемость из тканей органических и минеральных соединений, элементы водообмена органов у растений яровой пшеницы, динамика роста, проводились фенологические наблюдения, определялась продуктивность растений. Эксперименты проведены остроумно, оригинально, и поставленная задача успешно решена.

В результате анализа экспериментальных данных по реакции различных по устойчивости сортов яровой пшеницы на модельных опытах «засух» различных типов, присущих отдельным районам страны, выявлен характер влияния обезвоживания, перегрева и их комплексов на рост и продуктивность растений, установлены значительные отклонения в обмене веществ, в том числе водном режиме, росте и продуктивности при повышенной температуре и, что особенно интересно, в условиях оптимальной водообеспеченности, а также при недостатке влаги в почве (засуха южного типа).

Помимо теоретического интереса, эта работа имеет большое значение для сельского хозяйства. Понимание отличительных особенностей действия «обособленных» обезвоживания и перегрева позволяет уточнить методы диагностики засухо- или жароустойчивости растений, что важно для селекции. Выявленные авторами закономерности реакции пшеницы на действие обезвоживания (при нормальной температуре почвы и воздуха) или повышенной температуре воздуха (при нормальном водообеспечении) убеждают читателя в необходимости дифференцированного подхода к решению этих вопросов. Эти данные представляют интерес и для орошаемых полей, так как и в данном случае проявляются функциональные расстройства под действием избытка тепла. Следовательно, при создании технических средств орошения это должно предусматриваться. Книга читается с большим интересом.

Монография не лишена некоторых недостатков. Представляется не совсем удачным даже условно делить типы устойчивости на статический или «структурный» — на клеточном уровне и динамический или «функциональный» на организменном (с. 7—8). На клеточном уровне также проявляются функциональная адаптация и устойчивость, и, конечно же, реакции, обуславливающие это свойство, динамичны. Имеются отдельные редакционные упущения, повторения некоторых положений.

От устойчивости сельскохозяйственных растений к неблагоприятным условиям среды зависит продуктивность сельскохозяйственных районов не только Сибири, но и Запада (с. 22). Поэтому монография представляет интерес для многих районов нашей страны.

М. Д. Кушниренко

Н. И. Иголкин. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Томск, Изд-во ТГУ, 1978. 240 с.

В современных условиях профилактика природно-очаговых заболеваний человека и животных в Западной Сибири связана с изучением зоопаразитических комплексов кровососущих членистоногих, играющих роль передатчиков возбудителей болезней от диких животных к человеку. В ходе познания очагов ряда заболеваний в Западной Сибири возникла необходимость раскрытия структуры биоценозов в условиях различных как естественных ландшафтов, так и ландшафтов, видоизмененных и видоизменяемых хозяйственной деятельностью человека.

Этим вопросам посвящена рецензируемая монография Н. И. Иголкина. В ней подведен итог 23-летних полевых и лабораторных исследований автора на территории общей площадью миллион квадратных километров.

Н. И. Иголкин собрал и изучил более 100 тыс. экз. кровососущих эктопаразитов и паразитов-членистоногих, относящихся к 91 виду и обитающих более чем на 30 видах млекопитающих.

В книге основное внимание уделено зоопаразитическим комплексам кровососущих членистоногих, паразитирующих на мелких, преимущественно лесных млекопитающих, с учетом экологических особенностей этих млекопитающих-прокормителей. Заслугой автора является раскрытие связей между паразитическими и многочисленными фоновыми видами в биоценозе, которые могут определять в очаге эпизоотическую (эпидемиологическую) ситуацию.

Дальнейшее развитие получило новое направление в экологической паразитологии — паразитоценотические связи в поровых биоценозах.

Монография состоит из введения, шести глав, заключения и списка цитированной литературы (648 названий).

Гл. 1. «История изучения паразитических членистоногих мелких млекопитающих Западной Сибири» написана в историческом плане по отдельным систематическим группам членистоногих паразитического комплекса (иксодовые и гамазовые клещи, блохи и вши).

Автором показано, что значительное число опубликованных работ посвящено изучению отдельных групп или отдельных видов паразитов. Однако комплексного, системного изучения паразитов и установления паразитоценотических связей между ними не было сделано. К сожалению, в первой главе, а также в указателе литературы, имеется ряд ошибок и пропусков известных работ. Так, говоря о весьма важной работе М. Д. Рузского 1946 г. (с. 11), исправившей данные его же более ранней работы (1929), Н. И. Иголкин не приводит ее в списке литературы. Автор делает ссылку на работу А. В. Федюшина 1944 г. (с. 12), хотя в этом году А. В. Федюшин не опубликовал ни одной работы, имеющей отношение к рассматриваемому вопросу. Работы же А. В. Федюшина и А. В. Федюшина в соавторстве с Г. И. Нецким, о которых автору осталась с. 12 и 236, были опубликованы не в 1949, а в 1948 г. В то же время автору осталась неизвестной, имеющая принципиальное значение работа А. В. Федюшина — первая публикация о зоологических факторах омской геморрагической лихорадки 1947 г. Почемуму-то автор не обратил внимание на другие работы А. В. Федюшина: о роли травопольной системы земледелия в борьбе с пастбищными клещами и клещевыми болезнями человека и сельскохозяйственных животных (1949), об искусственных пастбищах в борьбе с клещами (совместно с Е. А. Москачевой, 1949) и две работы (1960), посвященные роли клеща *Ixodes crenulatus* Koch. в передаче возбудителя клещевого энцефалита в Западной Сибири. Об этих работах следовало бы упомянуть в гл. 4.

В исторический обзор монографии почему-то не вошла известная работа А. В. Федюшина «Полвека зоологических исследований, 1919—1969 гг.», в которой дан анализ пропущенных в монографии работ, написанных сотрудниками кафедры зоологии Омского сельскохозяйственного института им. С. М. Кирова.

В гл. 2 «Особенности природных условий юго-восточной части Западной Сибири, определяющие фаунистический состав и распределение мелких млекопитающих по биотопам» показано, что в распределении животных в Западной Сибири видовой состав и плотность населения животных непрерывно увеличивается при движении с севера на юг. В то же время в различных природных зонах одни и те же виды млекопитающих играют неодинаковую роль в прокормлении кровососущих эктопаразитов, поскольку численное их соотношение бывает различным из-за сезонных климатических условий.

В гл. 3 «Мелкие млекопитающие и их зараженность эктопаразитами» (в оглавлении (с. 240) эта глава имеет иное название!) дано подробное описание биологии 31 вида млекопитающих в связи с паразитированием на них кровососущих членистоногих. В это число не входят 11 видов летучих мышей, поскольку видовой состав эктопаразитов на них невелик (6 видов), что обусловлено слабыми контактными связями их с наземными млекопитающими. Для 28 видов млекопитающих приведены таблицы видовой состава эктопаразитов. Для врача-эпидемиолога третья глава может играть роль справочного пособия.

* См.: Научные труды Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова, т. 89. Омск, 1971, с. 112—143.

Гл. 4 «Эктопаразиты мелких млекопитающих» включает известные и вновь полученные автором материалы о 8 видах иксодовых клещей, 43 видах гамазовых клещей, 38 видах блох и 5 видах вшей, связанных с мелкими млекопитающими непосредственно гематофагией или опосредствованными биоценотическими связями. Эти данные автора наглядно представлены в таблице 42 (с. 178—180). Здесь исчерпывающе полно показано значение наиболее распространенных видов животных в прокормлении клеща *Ixodes persulcatus* в подзоне осиново-березовых лесов Западной Сибири (с. 143).

Гл. 5 «Зоопаразитарные связи (на примере фоновых видов млекопитающих)» посвящена проблеме происхождения и эволюции эктопаразитизма среди членистоногих, входящих в состав поровых биоценозов. Первым этапом этих явлений является возникновение тшнческой связи между членистоногим и позвоночным — хозяином гнезда. Со временем поровый сожитель может оказаться схизофагом, копрофагом, некрофагом, хищником или паразитом. Так, по данным автора, в группе гамазовых клещей происходят последовательные адаптации к паразитизму, а именно: факультативные кровососы → активно нападающие периодические кровососы → подстерегающие кровососы → постоянные эктопаразиты → эндопаразиты.

Как правило отмечает автор, «при этом наблюдается сужение круга возможных хозяев и увеличение специфичности паразита» (с. 185). Специфичность паразита есть всегда результат коэволюции сочленов системы паразит — хозяин.

Н. И. Иголкин, пытаясь раскрыть содержание паразитологии как экологической науки, отмечает, что она «...охватывает явления типичного паразитизма и отклонения от него, а взаимоотношения между симбионтами обозначаются терминами «паразитизм», «комменсализм», «мутуализм» и «хищничество» (с. 183). Ниже автор отмечает, что все эти формы взаимоотношений имеют переходы.

То, что Н. И. Иголкин объединяет понятием «паразитология», на самом деле составляет содержание нового, интегрального, направления в биологической науке — паразитологии. Паразитология как новая тенденция в науке изучает процессы и явления паразитизма не изолированно, а в их взаимосвязи и взаимодействии с целью раскрытия механизмов, определяющих взаимоотношения биоценологических группировок паразитов между собой и с хозяевами, а также их зависимость от условий окружающей среды.² По существу, все содержание этой главы является хорошей иллюстрацией развивающейся в настоящее время паразитологии. Прикладную ценность имеет анализ межвидовых связей клеща *Ixodes persulcatus* в Западной Сибири.

В небольшой, 6-й главе «Влияние антропогенных факторов на таежные зоопаразитические комплексы» наглядно показано, что в осваиваемой человеком местности формируются совершенно новые, не свойственные «дикой» местности биоценозы, обычно более разнообразные по видовому составу. Эти изменения под воздействием человека, с одной стороны, имеют отношение к охране и оздоровлению природы, с другой — к экологии человека, поскольку человек, включаясь сам в новый биоценоз (антропоценоз), вызывает вспышки ряда природно-очаговых заболеваний.

Книга снабжена многими оригинальными рисунками и схемами. Особо следует отметить научную ценность рисунков 47—54 в гл. 5.

Монография Н. И. Иголкина — ценный труд, нужный медицинским работникам санитарно-эпидемиологической службы, зоологам, преподавателям вузов, ветеринарным врачам, охотоведам и работникам природо-охранительной службы.

Е. Д. Логачев

ПАМЯТИ С. Н. СЕЛЯКОВА

28 апреля 1979 г. скончался один из старейших почвоведов Сибири, организатор первой почвенной лаборатории Западно-Сибирского филиала АН СССР — начальной ишейки Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, пенсионер Сергей Николаевич Селяков.

Сергей Николаевич родился 4 ноября 1907 г. в семье крестьянина Вологодской области. В 1934 г. он окончил Ленинградский государственный университет, в 1937 г. защитил кандидатскую диссертацию, в том же году переехал в Томск и стал преподавателем, а потом доцентом кафедры почвоведения Томского государственного университета. За 12 лет преподавания в университете, Сергей Николаевич подготовил большое число почвоведов, которые теперь работают в разных районах Сибири и за ее пределами.

С 1949 г. Сергей Николаевич работает в Новосибирске в Биологическом институте Западно-Сибирского филиала АН СССР, а затем с момента организации и до 1976 г. в Институте почвоведения и агрохимии СО АН СССР.

За период почти сорокалетней трудовой деятельности Сергей Николаевич многократно активно участвовал в экспедиционных исследованиях в Ленинградской и Томской областях, Казахстане, Узбекистане, Киргизии, Западной Сибири. Он являлся большим знатоком почвенного покрова Барабинской низменности и Кулундинской степи. За годы научной деятельности Сергей Николаевич написал около 90 статей и монографию «Генезис солончатых солончаков Средней Азии». В его работах освещены вопросы генезиса, свойств, классификации почв. Наибольшее внимание Сергей Николаевич уделял изучению засоленных и солонцовых почв Западной Сибири. Он выявил и описал корневой отмершей древесной растительности, составил оригинальные классификации засоленных почв, выполнил районирование Барабы и Кулунды. Он участвовал в составлении карты засоленности почв Западной Сибири, высказал много интересных идей по мелиорации засоленных и солонцовых земель.

Сергей Николаевич оказывал большую помощь научной молодежи, проводил исследования в комплексе с геологами и степных экспедициях, долгие годы являлся консультантом гидрогеологических и ботанических изысканий.

Трудовая деятельность С. Н. Селякова отмечена правительственными наградами и несколькими почетными грамотами.

Светлая память о Сергее Николаевиче навсегда останется в сердцах почвоведов-сибиряков.

Мелиораторы

* Маркевич А. П. Паразитология, ее задачи и основные проблемы. — Вестник зоологии, 1974, 1, 3—10; Логачев Е. Д. Первое Всесоюзное совещание по паразитологии. — Журнал общей биологии, 1978, 30, 2, 318—319.

Голубинская Н. С., Спиридонов В. Н. Влияние уплотнения почвы на микотрофность лесообразующих пород.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Рассмотрено влияние рекреационной нагрузки в лесопарках Новосибирского научного центра СО АН СССР на микотрофность основных лесообразующих пород: сосны, березы и осины. Установлено, что уплотнение почвы пешеходами оказывает отрицательное влияние на образование и жизнедеятельность микориз. Табл. 2, библиограф. 22.

УДК 577.4

Френч Н. Р., Рышковский Л., Титлянова А. А., Злотин Р. И. Сравнение структуры органического вещества в различных экосистемах.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Тип распределения органического вещества — фундаментальная характеристика экосистем. Проводилось сравнение запасов органического вещества, создаваемого первичными продуцентами за год и накопленного в биомассе животных, микроорганизмов и в гумусе, в отдельных экосистемах умеренного пояса (леса, травяные экосистемы и агроэкосистемы) на территории Польши, США и СССР. Ежегодная чистая первичная продукция этих экосистем меняется в трехкратном размере. Отношение биомассы животных к микробной биомассе, первичной продукции и к массе гумуса соответственно равно 1 : 10 : 100 : 1000. При сравнении агроэкосистем с лесами и травяными экосистемами видно, что в культивируемых полях снижается биомасса животных, но повышается доля травоядных форм. Для стабилизации продукции агроэкосистем очень важен скомпенсированный баланс органического вещества. Рис. 3, табл. 7, библиограф. 52.

УДК 631.48.484

Шатохина Н. Г., Тихомирова Н. А. Баланс растительного органического вещества и элементов питания в агроценозах пшеницы на обыкновенных и оподзоленных черноземах Западной Сибири.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Показано, что в агроценозах пшеницы, расположенных в разных почвенно-климатических районах (Бараба и Приобье) лесостепной зоны, годовая продукция и круговорот химических элементов характеризуется близкими величинами. Первичная продукция агроценозов составляла около 11 т/га · год, из них продукция корней — 3,0—3,6 т/га · год. Потреблялось элементов за сезон в агроценозах без удобрений: N — 117, P — 22—23 и K — 80—90 кг/га, с удобрениями — 153, 26 и 102 кг/га соответственно. Удалялось из агроценозов с урожаем до 60% первичной продукции, 70% потребляемого N, 50% P и 20% K. Внесение удобрений не столько повышало урожай зерна и общую продукцию, сколько делало их стабильнее, круговорот элементов питания более скомпенсированным. Табл. 2, библиограф. 6.

УДК 634.0.639

Пузанова Т. А., Кузьмичев В. В. Вычисление запасов ствольной древесины в молодняках сосны.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Статистическая проверка показала недостоверность различий объемов стволов в естественных молодняках и культурах сосны. Для определения объемов подобрана формула, дающая наименьшую ошибку, и проведено сравнение параметров уравнения для молодняков сосны в восьми пунктах нашей страны от Прибалтики до Приангарья. Рис. 2, табл. 1, библиограф. 11.

УДК 581.55(571.6)

Морозов В. Л. Продуктивность крупнотравья на Дальнем Востоке.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Представлены результаты изучения биологической продуктивности камчатско-сахалинского крупнотравья с доминированием *Angelica ursina*, *Anthriscus aemula*, *Filipendula camtschatica*, *Heracleum duce*, *Petasites amplus*, *Polygonum sachalinense*, *P. weyrichii*, *Senecio cannabifolius* в различных экотопах (пойма, надпойменные террасы, склоны горных увалов, предгорья). В естественных условиях произрастания запасы надземной фитомассы травостоев на Камчатке составляют 2,9—9,4, на Сахалине — 6,0—27,2 т/га абс. сух. веса. Общие запасы фитомассы ценозов на Камчатке при оптимальном водоснабжении достигают 56, а на Сахалине — 71 т/га. Продуктивность крупнотравья на севере о-ва Хонсю (Япония) значительно ниже (не более 16,1 т/га надземной фитомассы). Отношение надземной фитомассы к подземной у камчатско-сахалинского крупнотравья изменяется в зависимости от экологических условий от 1 : 0,4 до 1 : 10,4. Годичный прирост органической продукции сообществ на разных экотопах варьирует от 4,2 до 37,7 т/га. Сделан вывод о том, что наибольшей производительностью характеризуются ценозы сахалинского крупнотравья, запасы фитомассы сообществ на Камчатке и в Японии значительно ниже. Огромное количество органической продукции создается растениями за счет высокой активности их фотосинтетического аппарата и большой ассимиляционной поверхности не только в оптимальных условиях экотопа, но и при недостаточном водоснабжении. Табл. 2, библиограф. 19.

УДК 576.8 : 577.47

Решеткова Н. Б., Гукасян А. Б. Время удвоения и продукция бактериальной биомассы в малых реках хребта Хамар-Дабан.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Рассмотрены вопросы определения скорости размножения и продукции бактериальной биомассы малых рек, питающих оз. Байкал, в зависимости от степени облесенности площади водосбора. Отмечена зависимость скорости размножения от срока взятия образца и времени экспозиции. Медленное размножение и низкая продукция бактериопланктона исследуемых горных рек обусловлены низкой температурой воды, бедностью легкоусвояемым органическим веществом, слабым развитием фитопланктона. Интенсивные промышленные рубки повышают температуру воды, увеличивают количество легкодоступного органического вещества и могут стать фактором, влияющим на время удвоения численности микроорганизмов. Табл. 3, библиограф. 10.

УДК 56.017.2

Ревушкин А. С. О находке ископаемой древесины на хребте Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува).— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Приводятся описания и датировки абсолютного возраста ископаемой древесины, найденной в периледниковые г. Монгун-Тайга. Высказано предположение о возможности ее сохранения в течение более чем 25 тыс. лет.

УДК 578.089 : 581.192

Скуридин Г. М. Ускоренный метод комплексного анализа плодов облепихи.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Предложен метод одновременного анализа плодов облепихи по четырем параметрам: общей кислотности, аскорбиновой кислоте, маслу и каротиноидам, основанный на разделении определяемых веществ в системе хлороформ (хлористый метилен) — вода. Для анализа одного образца в трех повторностях достаточно 20—30 г материала. Метод позволяет силами двух лаборантов проводить анализ 16 образцов в день. Схема 1, библиограф. 3.

Шарапов В. М. Взаимоотношение гриба *Emmonsia crescens* Emmons et Jellison (1960) с фитонцидами высших растений.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Методом «опаривания» проверена способность фитонцидов 17 видов исследованных растений подавлять прорастание конидий гриба *E. crescens*. Летучие фракции 7 видов растений оказывают наиболее сильное ингибирующее действие (черемуха обыкновенная, ива длиннолистная, осока ложносытевая, дягиль низбегающий, мать-и-мачеха обыкновенная, лапчатка гусиная, вейник). Камыш лесной и хвощ луговой стимулируют прорастание конидий гриба. Остальные 8 видов растений либо слабо подавляют прорастание спор, либо полностью индифферентны. Обсуждается значение растений в жизненном цикле гриба *E. crescens*. Табл. 1, библ. 7.

УДК 591.51

Ердаков Л. Н., Рябко Б. Я. Статистическая структура поведения полевки.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Описание статистической структуры поведения полевки проведено с помощью анализа частот поведенческих событий. Суточная последовательность поведенческих событий одиночно живущей узкочерепной полевки записана на магнитную ленту. Доказано присутствие в повседневном поведении зверька парных последовательностей действий. Более длинные последовательности (состоящие из 3 и более действий) не обнаружены.

Тем самым обоснована мысль об ограниченной роли инстинктивных элементов в повседневном поведении высших позвоночных (на примере полевки). Табл. 1, библ. 7.

УДК 591.1.05+599.323.4

Половинкина Р. А., Фомичева И. И. Дифференциация полевков рода *Microtus* по трансферриновому локусу.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

С помощью метода электрофореза в крахмальном геле исследовали полиморфизм трансферринов полевков р. *Microtus*. Показано, что полевка-экономка и узкочерепная полевка имеют не только разное количество типов трансферринов, но и разный спектр Т_f-аллелей. Рассчитаны генетические дистанции между популяциями и подвидами. Полученные данные могут использоваться для оценки внутривидовой дифференциации. Рис. 1, табл. 3, библ. 14.

УДК 612.019 : 612.55+591.543.42

Корякина Л. А. Участие дофамина в терморегуляции сусликов при выходе из состояния гипотермии.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучалось влияние дофамина (10 мг/кг), избирательного блокатора дофаминовых рецепторов — пимозид (0,25 мг/кг) и предшественника дофамина в биологическом синтезе — L-ДОФА (20 и 50 мг/кг) на процесс разогревания краснощеких сусликов в условиях вызванного пробуждения от зимней спячки. Введение препаратов, стимулирующих и ингибирующих дофаминовые рецепторы, не влияло на продолжительность разогревания выходящих из спячки сусликов. При исследовании динамики повышения температуры тела выявлен гипотермический эффект дофамина и двухфазное действие его предшественника L-ДОФА: кратковременное ингибирование термогенеза в процессе активного разогревания, а после полного пробуждения отмечено термогенное действие L-ДОФА в дозе 50 мг/кг. Стимуляция дофаминовых рецепторов, вероятно, ингибирует разогревание пробуждающихся от зимней спячки сусликов. Однако действие это выражено очень слабо, и роль дофаминовых механизмов в процессе поддержания гипотермии, характерной для зимней спячки, относительно невелика. Табл. 1, рис. 2, библ. 13.

Бахвалов С. А., Ларионов Г. В., Жимерикин В. Н., Чернявская О. А. Развитие индуцированного ядерного полиэдроза у монашенки (*Lepidoptera Orgyidae, Lymantria monacha* L.) в экспериментальных условиях.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

Воздействием на гусениц шелкопряда-монашенки пониженной температурой (+4°C) в течение 48 ч индуцировали у них ядерной полиэдроз. Внешние симптомы и клеточная патология при развитии спровоцированной инфекции не отличались от результатов наблюдений при заболевании, вызванном искусственным заражением насекомых вирусом. У значительной части (63,1%) пораженных вирусным заболеванием насекомых в гемолимфе наряду с полиэдрами обнаружена бактериальная флора, свидетельствующая о наличии смешанной инфекции.

В начальный период заболевания репродукцию вируса наблюдали в клетках жирового тела, эпителия трахей, гиподермы и гемолимфы, а позднее в клетках нейроглии и оболочек яичников. В шелкоотделительной железе и мальпигиевых сосудах размножение вируса отмечено только в клетках эпителия трахей, входящих в эти органы. Присутствие вируса в клетках семенников и мышечной ткани не обнаружено. Появление свободных вирионов и полиэдров в межклеточном пространстве имело место только после разрушения клеток в конечной стадии заболевания. Рис. 5, библ. 14.

УДК 575.41 : 575.182 : 517.9

Каганова О. З. Популяционные последствия действия одной формы эмбрионального отбора (математическая модель).— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В популяции с одним двухаллельным геном, размножающейся с образованием брачных пар, рассмотрена динамика генотипов под действием такого эмбрионального отбора, когда потомки одинакового с матерью генотипа менее жизнеспособны. Показано, что возможны два новых типа динамики: с двумя и с тремя полиморфизмами. Показано, что при этой форме эмбрионального отбора область в пространстве параметров, для которой в популяции есть устойчивый полиморфизм, заметно больше, чем при обычном отборе по жизнеспособности. Сделан вывод о сравнительной степени полиморфности лукусов несовместимости. Исследован частный случай взаимодействия двух типов отбора: эмбрионального и обычного отбора по жизнеспособности. Табл. 2, рис. 2, библ. 8.

УДК 576.312.304

Степочкин П. И. Изучение картипов некоторых форм трехвидовых тритикале с помощью метода дифференциальной окраски хромосом.— Изв. АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2.

В данной работе исследования состав хромосом у некоторых форм трехвидовых тритикале. У 42-хромосомных растений тритикале АД 201 и АД 206 имеются только 12 хромосом ржи. Недостающей является одна из пар группы метacentрических хромосом с гетерохроматинными блоками на концах обоих плеч. Одна из пар хромосом ржи у этих форм тритикале несет вблизи теломерного гетерохроматина обоих плеч полосы интеркалярного гетерохроматина. У исследованных сибирских форм ржи ни одна пара хромосом не имела такого рисунка дифференциальной окраски.

У трехвидовых тритикале комбинации (Новосибирская 67XОнохойская)X XНАД325, начиная с F₂, наблюдается тенденция к снижению числа хромосом с гентапloidного уровня до гексапloidного. Этот процесс сопровождается элиминацией как хромосом пшеницы, так и хромосом ржи. У некоторых растений F₄ обнаружено число хромосом ржи меньше 14. Среди недостающих наиболее часто встречались хромосомы, входящие в группу метacentрических с гетерохроматинными блоками на концах обоих плеч. В эту группу входят хромосомы 2R, 3R и 4R. Спутничная хромосома 1R имела у всех исследованных растений тритикале. Отмечен полиморфизм по рисунку дифференциальной окраски некоторых хромосом ржи у трехвидового тритикале данной комбинации скрещивания.

Обсуждаются возможности селекции тритикале на основе различных замещений хромосом пшеницы и ржи. Рис. 3, табл. 2, библ. 13.

Щапова А. И., Зарипова З. Идентификация хромосом ржи в кариотипах пшенично-ржаных гибридов с помощью метода дифференциальной окраски.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

С помощью метода дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин (С-метода) проведена цитологическая идентификация хромосом ржи в кариотипах пшенично-ржаных гибридов четвертого поколения, полученных от скрещивания гексаплоидного тритикале И-315820 с гексаплоидной пшеницей К-49239 (гибрид 21). В результате исследований установлено, что в F_4 достаточно большое количество гибридов (58,3%) содержит неполный набор хромосом ржи. Среди этих гибридов выделено 9 гексаплоидных форм с различным числом и набором хромосом ржи.

Гибриды с неполным набором хромосом ржи существенно отличались по зернистости колоса, выполненности зерновок по массе 1000 семян. Хорошо озерненными оказались только те гибриды, которые по набору хромосом ближе либо к пшенице, либо к тритикале. Гибриды с 40 хромосомами пшеницы и одной парой хромосом ржи 3R по фертильности и выполненности зерновок близки к пшенице. Рис. 1, табл. 1, библ. 12.

УДК 631.50

Сидоров А. Н. К схеме селекции кукурузы по биохимическим признакам.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Самоопыление растений гибрида $O_2 \times$ Рисовая поколения F_1 дало на початках расщепление на роговидное и мучнистое зерно в отношении 3:1. Биохимический анализ таких семян на белок и аминокислотный состав показал превышение смеси гибридных семян на контроле (орапе-2), причем роговидные семена по содержанию белка превосходили мучнистую фракцию. По большинству незаметных аминокислот гибридная смесь существенно перекрыла контроль. По содержанию лизина опытный материал оказался на уровне орапе-2.

Превосходство гибридных семян над контролем по содержанию аминокислот обусловлено повышенной белковостью и взаимодополняющим балансом аминокислот роговидных и мучнистых семян, что, в свою очередь, обязано рисовому компоненту и его геному взаимодействию с орапе-2 при гибридизации.

Предложена схема селекции кукурузы по биохимическим признакам на основе популяций нового типа с использованием доноров и линий с кремнистым и иным немучнистого типа зерном, имеющих хорошую комбинационную способность и повышенную белковость зерна. Схема позволяет создавать гетерозисные популяции с использованием в работе одновременно разных мутантов, в том числе и немаркированных. В зависимости от используемого материала зерно популяции по типу эндосперма будет либо однородным (кремнистым), либо смешанным. Рис. 1, табл. 2, библ. 10.

УДК 575.22 : 577.15+528.475.2

Ларионова А. Я. Динамика электрофоретических спектров ферментов хвои лиственницы.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Исследовали по годам воспроизводимость электрофоретических спектров пероксидазы и эстеразы хвои брахибластов лиственницы даурской. Обнаружены существенные различия между годами по числу зон ферментов в спектрах деревьев, характеру распределения в популяции спектров с определенным числом зон ферментов, частотам и активности отдельных зон. Установлено, что изученные ферментные системы в значительной степени гетерогенны по характеру этих различий. Рис. 1, библ. 9.

УДК 577.161.2 : 581.192 : 543.242

Скуридин Г. М. Экспресс-методы полуколичественного определения аскорбиновой кислоты в полевых условиях.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Описаны два быстрых способа определения аскорбиновой кислоты в полевых условиях, основанные на реакциях с иодом или тиоцианатом железа. Чувствительность первого способа равна 6—10 мкг, второго — 20—30 мкг витамина на пробу. Методы обладают достаточной специфичностью, и их результаты согласуются с данными общепринятых способов определения аскорбиновой кислоты. Наличие мякоти и окраска сока не влияют на точность результатов. Рис. 1, библ. 7.

Терсков И. А., Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н. Светозависимый рост водоросли *Platymonas viridis* в непрерывной культуре.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

В работе представлены результаты экспериментального изучения роста, продуктивности и КПД фотобiosинтеза морской одноклеточной водоросли *Platymonas viridis* при различной оснащенности в условиях непрерывной культуры. Обнаружено сильное световое ингибирование роста при облученности культуры более 200 Вт/м² ФАР. Максимальное значение удельной скорости роста составляет 0,12 ч⁻¹ и наблюдается при освещенности 50—80 Вт/м² ФАР, максимум КПД фотобiosинтеза расположен в области освещенностей 10—30 Вт/м² ФАР и может достигать 18%. Содержание хлорофилла *a* в сухой биомассе клеток с повышением освещенности уменьшается от 2,6÷3,4% (в темноте) до 0,85—0,95% при освещенностях 150—500 Вт/м² ФАР. Сравнение ростовых характеристик платимонасы и других водорослей в аналогичных опытах позволило сделать вывод о том, что положение максимума скорости роста на световой кривой зависит от температуры, оптимальной для данного вида водорослей. Рис. 3, библ. 18.

УДК 551.46.01 : 551

Гительзон И. И., Шевырногов А. П., Молвинских С. Л., Чепилов В. В. Бесконтактная регистрация хлорофилла в поверхностных водах на ходу судна.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Обсуждаются вопросы изменений спектра восходящего излучения, обусловленных влиянием гидробиологических характеристик поверхностного слоя океана, вопросы построения алгоритмов текущей обработки данных в режиме реального времени с использованием в составе экспериментальной установки мини-ЭВМ низшей ступени. Приводятся результаты, полученные во время рейса НИС «Дм. Менделеев» в центральной части Тихого океана в 1977 г. Табл. 2, библ. 5.

УДК 581.1+633.1

Осаковский В. Л., Алексеев В. Г. Функциональная активность хлоропластов пшениц в условиях Якутии.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучалась функциональная активность хлоропластов у пшениц сорта Якутянка 224 и Саратовская 29 первой и одиннадцатой репродукции в условиях Якутии. Показано, что более приспособленный местный сорт Якутянка 224 характеризуется максимальной фотохимической и фотофосфорилирующей активностью хлоропластов при более низких температурах и более высоких значениях pH по сравнению с интродуцируемым сортом Саратовская 29. Изучение динамики фосфорилирующей активности хлоропластов листьев в начальных стадиях онтогенеза растений выявило сортовые различия в сроках появления этой активности. Многолетняя репродукция Саратовской 29 не оказывает существенного влияния на уровень фотохимической и фотофосфорилирующей активности хлоропластов. Рис. 4, табл. 1, библ. 11.

УДК 581.19.036

Маричева Э. А., Родченко О. П. Динамика нуклеиновых кислот в клетках корня кукурузы при пониженной температуре.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Изучали содержание нуклеиновых кислот в клетках разного возраста корней проростков кукурузы гибрида Вуковинский 3 при действии температуры 27 и 10°C. Показано, что повышенному накоплению белка в клетках, растущих при 10°, предшествует значительное увеличение абсолютного и относительного содержания РНК. Содержание ДНК не изменяется под влиянием указанной температуры. Табл. 4, библ. 21.

Батенко Л. И. Структурная организация почки полевки-экономки.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Структурную организацию почки полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) изучали гистологическими методами. Кортикальное вещество составляет 26% ($1,53 \pm 0,1$ мм), внешняя зона мозгового вещества 30% ($1,77 \pm 0,2$ мм), внутренняя зона мозгового вещества — 44% ($2,60 \pm 0,2$ мм) толщины всей почки. Всего в каждой почке около 18 тыс. клубочков, из них на долю юкстамедуллярных приходится около 25%. Во внешней зоне мозгового вещества выявляются некрупные сосудисто-канальцевые пучки. В интерстициальной ткани внутренней зоны мозгового вещества встречаются группы (2—5 шт.) интерстициальных клеток. В просветах и в эпителии собирательных трубок обнаружены значительные скопления кислых мукополисахаридов. В собирательных трубках встречаются шик-позитивные клетки, природа которых неизвестна. Особенности почечной структуры связываются с экологической специализацией вида. Рис. 6, библи. 11.

УДК 595.7—11

Ларнонов Г. В., Барановский В. И. Влияние вирусной инфекции на литическую активность гемолимфы *Ocneria dispar* L. и *Dendrolimus sibiricus* Tschetw.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

Работа касается гуморальных иммунных реакций насекомых при вирусных инфекциях. Излагаются результаты опытов по исследованию бактериологической активности трех популяций непарного шелкопряда (*Ocneria dispar* L.) и одной популяции сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tschetw.) в динамике вирусного заболевания. Обнаружено увеличение литической активности гемолимфы при вирусной инфекции исследуемых насекомых. Вероятно, увеличение литической активности является естественной реакцией организма по нейтрализации вирусного агента. На основании различного уровня бактериолитической способности гемолимфы здоровых гусениц непарного шелкопряда различных популяций делается предположение о связи этих уровней с устойчивостью популяций к вирусному заражению. Рис. 2, библи. 20.

УДК 632.937+632.934

Сахаров В. М., Киров Е. И., Куценогий К. П., Ларнонов Г. В., Жимеркин В. Н., Литвина Л. А., Бахвалов С. А. Использование термомеханических аэрозолей для диспергирования вирусных препаратов в защите растений от вредных насекомых.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2.

В лабораторно-стендовых условиях показана принципиальная возможность применения вирусных препаратов против гусениц непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.) с помощью термомеханических аэрозолей. В условиях леса и поля путем диспергирования вирусных препаратов методом термомеханических аэрозолей вызваны массовые заболевания гусениц рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr) и капустной совки *Mamestra brassicae* L.) на расстоянии до 200—300 м от хода генератора аэрозолей. Плотность осадка вирусного препарата, вызывающая массовое заболевание гусениц капустной совки, определена на листьях капусты по химической метке и составила 10^{11} полиэдров на 1 га. Табл. 2, библи. 8.