

n-167/2

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
ВЫПУСК 3

1978

№ 15

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

ИИИ 5

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957	Периодичность журнала 15 номеров в год	№ 15 (300)	Декабрь
Год основания серии 1963	Периодичность серии 3 выпуска в год	Вып. 3.	1978

СОДЕРЖАНИЕ

В. А. Поляков. Микробиологическое исследование почв Магаданской области. (Сообщение 3)	3
С. В. Макарычев, А. И. Лузин. Объемный вес и теплофизические свойства почвы	10
Т. Т. Ефремова. Сезонная активность инвертазы в осушенных торфяных почвах	12
В. П. Попов, О. С. Попова. Биофизическая характеристика лесных полос с редким размещением растений	18
Т. П. Некрасова. Биология пыльцы пихты сибирской	22
И. А. Терсков, Е. А. Ваганов, Г. И. Зырянов, В. С. Филимонов. Анализ роста дерева с помощью кривых распределения клеток по размерам	26
Б. Б. Намзалов. О некоторых особенностях структуры злаково-полынно-караганинковой степи в Западной Туве	36
Н. И. Наплекова, Н. Ф. Абрамова. Микробиологическая деградация пластмасс	42
Л. С. Тирраен. Микрофлора гидропонной культуры редиса	47
С. Д. Артамонов. Саркофагиды Дальнего Востока	52
Е. Н. Муратова. Характеристика карпотида кедр сибирского (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour)	57
Г. М. Скуридин, Г. Ф. Привалов. Изучение суммарной эстеразной активности в тканях индуцированных мутантов облепихи в процессе вегетации	64
Ю. А. Киселев. Скрещивание якутского скота с джерсейским с целью получения помесей мясного типа	69
В. С. Николаевский. Ассимиляция меченого углерода и серы растениями и перераспределение их при поглощении чистых и смешанных газов на свету и в темноте	74
Г. А. Махоткина. Влияние химического регулирования созревания зерна пшеницы (сеникации) на фракционный состав белка	79
А. В. Луканев, Н. А. Анистратова, Ф. Я. Сидько. Применение метода НРВО для исследования оптических свойств листьев растений в инфракрасной области	85
Ф. Р. Калимуллина, Л. А. Игнатьев. Устойчивость растений яровой пшеницы в связи с характером действия повышенной температуры I. Постепенно возрастающее и внезапное действие	90
Л. К. Савникова, Л. Ю. Ефимова, В. Л. Кнорре, Р. И. Салганик. Образование специфических комплексов олигорибонуклеотидов с РНК-полимеразой, индуцируемой фактом T7	97
В. П. Томсон, Н. П. Мертвецов, С. В. Лемза. Активность тирозинаминотрансферазы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в гепатоме и нормальных тканях мышей, получавших РНК	101
С. И. Ильянская, В. П. Томсон, В. П. Николин, Е. В. Груntenko. Влияние РНК на способность лимфоцитов инактивировать несингенные стволовые клетки	105
Ю. С. Бенимецкий, Д. В. Клочков. Влияние длительного круглосуточного освещения на функциональное состояние надпочечников и полового аппарата самок крыс Вистар	110
В. А. Дмитриева, И. А. Терсков, Я. И. Пухова, Д. Ш. Самуилова. Аутоиммунный клеточный механизм в генезе нарушения стационарного состояния системы красной крови при операциях на открытом сердце	117
Г. М. Роничевская, В. И. Рыкова, Л. И. Зверева. Исследование противоопухолевой активности комплекса гликопептида с олигорибонуклеотидами	122
П. Л. Талпалацкий, Е. В. Колтунов. Содержание белка в тканях медоносных пчел, экспериментально зараженных вирусом паралича	128
Л. И. Ермаков. Простая методика регистрации суточной активности	135



CONTENTS

V. A. Polyakov. Mikrobiological estimation of the soils of the Magadan region	3
V. P. Popov, O. S. Popova. Biophysical characteristic of shelter belts with thinly growing plants	18
T. P. Nekrasova. Biology of pollen of siberian fir	22
I. A. Terskov, E. A. Vaganov, G. I. Zyrjanov, V. S. Phillimonov. The use of the cell sire distribution curves for tree growth analysis	28
B. B. Namzalov. On some peculiarities of the structure of cereal-wormwood — Peashrub steppe in eastern Touva	36
N. N. Naplekova, N. F. Abramova. Mikrobiological degradation of plastics	42
L. S. Tirranen. Microflora of hydroponic culture of small radish	47
S. D. Arlamonov. Sarcophagid flies of Far East	52
E. N. Muratova. Characteristic of the karyotype of siberian pine (<i>Pinus Sibirica</i> du Tour)	57
G. M. Skuridin, G. F. Privalov. Studies of the total esterase activity in the sea buckthorn tissues during the vegetative period	64
Yu. A. Kiselev. Obtaining of meat-type cattle by crossbreeding of Jakutian and Gersey breeds	69
V. S. Nycolaevski. Assimilation and distribution radioactive carbon and sulphur by plants of absorption of pure gasis and gas mixture by light and in the dark	74
G. A. Makholkina. The impact of chemical regulation of maturation of wheat grain (senescation) upon fractional composition of protein	79
A. V. Lukanev, N. A. Anistratova, F. Ya. Sidko. Application of atr method to investigation of optical properties of plant leaves in infrared region	85
F. R. Kallimullina, L. A. Ignatyev. Steadiness of spring wheat plants in view of the character of high temperature effect. II. Gradually rising and abrupt (sudden) action	90
L. K. Savinkova, L. Yu. Yefimova, V. L. Knorre, R. I. Salganik. Formation of specific complexis between oligoribonucleotides and T7 phage induced RNA-polymerase	97
V. P. Tomsons, S. P. Merivtsov, S. V. Lemsu. Tyrosine aminotransferase and glucose-6-phosphate denydrogenase activities in hepatoma and normal tissues of mice administered RNA	101
S. I. Ilinitckaya, V. P. Tomsons, V. P. Nikolln, E. V. Gruntenko. RNA effect on the lymphocyte capacity to inactivate nonsyngeneic stem cells	105
Yu. S. Benimetsky, D. V. Klochkov. Influence of a long-term constant illumination upon the functional state of adrenal and sexual apparatus of Wistar female rats	110
G. M. Ronichevskaya, V. I. Rykova, L. N. Zvereva. A study of the antitumoral activity of glycopeptide with oligoribonucleotides	122
P. L. Talpalatski, E. V. Koltunov. Protein metabolism in the tissues of honey bees, experimentally infected with paralysis virus	128
L. N. Erdakov. Simple technique of description of circadian activity rhythms	135

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1978

УДК 619.614.3—078 : 631.462(571.65)

В. А. ПОЛЯКОВ

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЧВ
МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

(Сообщение 3)

Широкое освоение Крайнего Севера выдвигает перед микробиологической наукой большие задачи, разрешение которых поможет эффективнее использовать природные ресурсы этой огромной территории, включающей в себя арктическую, субарктическую и таежную зоны.

Характер ведения северного оленеводства связан с использованием огромных площадей при постоянном кочевье, где неизбежно соприкосновение животных с различной почвенной и водной микрофлорой. И хотя почва, как установлено рядом исследователей, не является естественной постоянной средой обитания для многих патогенных микроорганизмов, но в некоторых видах почв они находят благоприятные условия для существования, вступают часто в ассоциативные биоценотические взаимоотношения с другими микроорганизмами, в результате чего и сохраняются продолжительное время [1]. Микробиологические исследования почв дают возможность обнаружить скрытые пункты и источники (резервуары) возбудителей инфекционных болезней или установить фактор их передачи.

Почвы Азиатского Севера, а также Восточно-Европейской тундры до настоящего времени недостаточно исследованы в микробиологическом отношении, хотя многие ученые в той или иной степени изучали микрофлору почв Севера.

Обнаружены микробактерии в образцах арктических почв (с о-ва Новая Земля, архипелага Земля Франца-Иосифа, о-ва Западный Шпицберген), субарктических (п-ов Таймыр и устье р. Лены в р-не Тикси). В почве о-ва Шпицберген в одном случае выделены неспорозные микробы, в другом — проактиномицеты и в ничтожно малом количестве грибы. В образцах с п-ова Таймыр и устья Лены очень редко обнаруживали неспорозные и спорообразующие бактерии и их аспорогенные мутанты [2].

В состав микрофлоры северных почв входят актиномицеты и грибы. По сообщению А. Ф. Казанского [3], число актиномицетов в почвах болотистой и горной тундр колеблется от 8 до 17 тыс. на 1 г почвы. В целинной почве Игарки — 1,2—214 тыс. на 1 г почвы [4]. По данным А. Е. Крисса [5], актиномицеты в различных почвах Арктики являются ведущей группой ценоза: 80—720 тыс. при общей численности микробов 180—1500 тыс.

Некоторые исследователи обнаруживали в арктических и антарктических почвах водоросли [6, 7]. Е. Н. Мишустин и Т. В. Емцев отмечают, что группировка бактерий *agglomeratus* и *Vac. cereus* весьма характерна для почв Крайнего Севера и что в почвах с более энергичными метаболизационными процессами преобладают бациллы, использу-

ющие не только органический, но и минеральный азот (*Bac. megaterium*, *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*). Наоборот, в почвах со слабо протекающими минерализационными процессами преобладают спорообразующие бактерии, для которых необходим органический азот (*Bac. cereus*, *mycoides* и др.). При этом проявляется глубокая связь физиологии микроорганизмов со средой их обитания [8].

Некоторые авторы считают, что из-за климатических условий на Крайнем Севере бактерии теряют способность к спорообразованию [9]. Однако, по данным С. Дарлинга и А. Е. Крисса [10, 5], из образцов арктических и антарктических почв спорообразующие микробы выделяются даже в большем количестве, чем неспоровые. Ими выделены бактерии, которые относятся к обычным широко распространенным в природе видам: *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis*, *Bac. malabarensis*, *Bac. fusiformis*, *Bac. cereus*, *Bac. concolides*. На этом основании Е. Н. Мишустин и В. А. Мирзоева [11] делают вывод, что видовой состав спорообразующих бактерий северных почв имеет свою специфичность.

И. Н. Скворцова и М. В. Соловьева [12] отмечают, что в условиях Магаданской области на различных элементах рельефа: поймах, долинах ручьев, водоразделах, на разных видах почв — пойменных, болотных, глеевых оторфованных, в различной степени оподзоленных — наблюдается четкое распределение некоторых групп микроорганизмов (в частности, грибов и бактерий) в зависимости от метеорологических факторов, обогащенности среды элементами питания, наличия оподзолаобразовательного процесса, механического состава почв. Исследователи обнаружили спорообразующие бактерии, которые представлены такими видами, как *Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. brevis*, в меньшей степени — *Bac. mycoides*, а в горных торфянисто-подзолистых почвах встречаются грибы рода *Penicillium*.

Названные работы свидетельствуют, что видовой состав микробного населения почв Севера зависит от приспособляемости разных видов к химическому составу почв и от условий среды в различных географических зонах.

Кроме сапрофитов, в почву с выделениями и трупами животных постоянно попадают патогенные микроорганизмы. Среди них, безусловно, особую опасность представляют спорообразующие, способные оставаться в почве не только жизнеспособными, но и патогенными в течение длительного времени (от нескольких часов до десятков лет). Поэтому почва может стать в какой-то период главным резервуаром и источником возбудителей многих инфекционных и инвазионных болезней человека и животных.

Настоящая работа явилась заключительным этапом 4-летних (1970—1973) микробиологических исследований почв в Магаданской области. Место взятия проб — Хасынский р-н, к северу и югу от пос. Атка на 30—40 км по обеим сторонам Колымской трассы и рекам Малтан, Хая, Имчи, Басандра и их притокам. Материал и методика исследований изложены в наших предыдущих сообщениях [13, 14]. В 1972—1973 гг. исследовано 12 образцов почв, из которых химическому анализу подвергнуты первые 9 образцов (табл. 1).*

Проба 1. Тип почвы подзолистый. Отобрана с низинного оленьего пастбища, расположенного на предгорной террасе и составленного делювиальными хрящевыми суглинками. На этой почве растет густой кустарничково-мохово-лишайниковый лес, в котором встречаются даурская лиственница, березка Миддендорфа, кедровый стланик. Траво-

* Анализ проведен в агрохимической лаборатории Магаданского зон. НИИ сельск. хоз-ва Северо-Востока зав. лабораторией В. Н. Катричем, за что мы выражаем ему глубокую благодарность.

Таблица 1

Химический состав различных типов почв

Номера проб почв	Типы почв	рН в КСl	мг-экв на 100г почвы					Степень насыщенности основаниями, %	мг на 100 г почвы			
			Гидролитическая кислотность	Обменная кислотность	Al	Сумма поглощенных оснований	N-NO ₃		N-NH ₄	P ₂ O ₅	Fe ₂ O ₃	
1	Подзолистая . . .	4,0	8,3	1,990	1,942	0,72	7,99	0,34	0,43	0,5	17,5	
2	Горная щебнистая	5,1	34,1	2,880	2,230	56,8	62,5	38,6	80,5	8,0	14,0	
3	Тундровая болотистая	3,8	15,0	5,520	5,434	5,0	25,0	0,36	0,23	4,5	30,0	
4	Дерново-подзолистая	3,6	30,9	10,400	10,163	6,5	17,4	7,36	2,71	1,5	97,5	
5	Торфянисто-глеевая	4,7	9,7	1,055	0,803	13,5	58,2	6,17	50,63	16,5	75,0	
6	Пойменная тундра	4,9	24,8	0,570	0,427	28,4	53,4	0,79	6,95	18,0	44,0	
7	Пойменная тундра	4,8	14,7	1,760	1,665	12,3	45,6	2,20	1,41	17,5	50,0	
8	Горная щебнистая	5,0	2,7	0,099	0,085	12,1	81,8	2,11	0,23	27,0	20,0	
9	Пойменная тундра	4,7	6,0	0,152	0,128	17,1	74,0	0,54	0,43	25,0	90,0	

стой разнообразен, преобладают осока бледная, чемерица Лобеля, пижма северная, кипрей. Профиль почвы укороченный с пятью генетическими горизонтами общей мощностью до 60 см. По химическому составу почва сильнокислая с умеренным содержанием железа, очень низким количеством подвижного азота, фосфора и поглощенных оснований.

Пробы № 2 и 8. Горные щебнистые почвы сформированы на аллювиальных отложениях, образованных щебнистыми тяжелыми суглинками. Здесь произрастают в основном мхи и ягель с выходом на дневную поверхность почвообразующих пород в результате криогенной растительности. Этим, вероятно, объясняется высокое абсолютное (в пробе № 2) и относительное содержание поглощенных оснований в верхних горизонтах и среднекислая реакция почвенного раствора. Содержание фосфора умеренное, азота — очень высокое, по-видимому, за счет бурного биохимического разложения органических веществ (экскрементов животных на пастбище) в месте отбора пробы.

Пробы № 3 и 4. Взятые на тандере (место стоянки оленьего стада), № 3 — на болотистом месте и № 4 — на берегу тундрового озера. По химическому составу относятся к высококислотным с большим количеством алюминия и малым обменно-поглощенных кальция и магния, подвижного фосфора.

Проба № 5. Тип почвы торфянисто-глеевый. Отобрана на повышенных местах на тандере. Химические показатели представлены в табл. 1.

Пробы № 6 и 7. Отобраны на возвышенных местах дренированных берегов ручьев на тандере. Химические показатели представлены в табл. 1.

Растительность в местах взятия проб № 5—7 соответственно северным условиям была в пределах соответствующих норм и даже несколько пышнее, что может быть обусловлено повышенным содержанием доступного растениям фосфора. Очень высокое количество азота, особенно аммиачного на тандере зависит от накопления его за счет большого количества свежих экспериментов оленей. В естественном состоянии эти почвы, как показали исследования наших проб, содержат не более 3—5 мг азота на 100 г почвы.

Таблица 2

Наименование микроорганизмов	Пробы почв	Рост на МППБ	Сахаролитические свойства										Протеолитические свойства		
			глюкоза	галактоза	ксилоза	рамноза	лактоза	маннит	арабиин	мальтоза	молоко	желатина	Разжижает		
			к	—	к	—	к	—	к	—	к	—		к	—
<i>Cl. putrificum</i>	3	Муть	к	—	к	—	—	—	—	к	—	—	Свернуто	Разжижает	
<i>Bac. sphaericus</i>	4	То же	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Из рода <i>Bacteroides</i>	4	»	—	кг	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Разжижает	
<i>Cl. histolyticum</i>	6	»	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	Свернуто	То же	
<i>Cl. perfringens</i>	7	Муть, газ	кг	кг	—	—	—	—	—	—	г	кг	То же	»	
<i>Cl. perfringens</i>	8	То же	кг	кг	—	—	—	—	—	—	г	кг	»	»	
<i>Cl. bifermittans</i>	9	»	кг	кг	—	—	—	—	—	—	кг	кг	»	»	
<i>Cl. chauvoei</i>	10	Муть	к	—	к	—	—	—	—	—	к	к	»	»	
<i>Cl. sordellii</i>	11	Муть, газ	к	кг	—	—	—	—	—	—	кг	к	»	»	
<i>Cl. botulinum</i>	12	То же	к	—	кг	—	—	—	—	—	кг	кг	»	»	

Примечание. В пробах почв № 1, 2, 5 анаэробных микроорганизмов не оказалось; — отсутствие реакции сахаров разжижения желатины и свертывания молока; к — кислота; г — газ.

Таблица 3
Культуральные, ферментативные и протеолитические свойства аэробных микроорганизмов, выделенных из различных проб почв

№ п. п.	Наименование микроорганизмов	№ пробы почв	Рост на МППБ	Сахаролитические свойства							Протеолитические свойства				
				сахара	глюкоза	галактоза	ксилоза	рамноза	лактоза	маннит	арабиин	мальтоза	фруктоза	молоко	желатина
1	<i>B. saliphilum</i>	1	Муть	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
2	<i>B. saliphilum</i>	2	То же	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
3	<i>B. tomentosus</i>	3	»	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
4	<i>Bac. myxodens</i>	5	»	—	к	к	—	—	—	—	—	—	—	+	+
5	<i>B. tomentosus</i>	6	»	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
6	<i>Bac. pseudoanthracis</i>	7	»	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
7	<i>Bac. pseudoanthracis</i>	8	»	к	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
8	<i>B. cytosus</i>	9	»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
				(Осадок)											
9	<i>Bac. megatherium</i>	10	»	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
10	<i>Bac. pantothenicus</i>	11	»	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
11	<i>B. proteus zopfii</i>	12	»	—	к	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+

Примечание. В пробе почвы № 4 аэробных микроорганизмов не оказалось; + разжижение желатины, свертывание молока; — не реагируют на сахара, не разжижают желатину, не свертывают молоко; к — кислота.

Таблица 4

Патологоанатомическая картина у белых мышей при заражении их чистыми культурами

Название микроорганизма	Доза, возраст культуры, метод заражения	Патологоанатомическая картина и микроскопия
<i>Cl. perfringens</i>	0,5 мл, односуточная культура, подкожно, гибель до 12 ч	Кишечник вздут. Селезенка кровенаполнена, черного цвета, не увеличена, края острые. Печень и почки нормального цвета, без изменения. Сердце обескровлено, в верхней части черного цвета. Легкие обесцвечены. В месте введения культуры изменений нет. В мазках палочки в виде кирпичиков, края обрублены.
<i>Cl. bifermentans</i>	0,5 мл, односуточная культура, подкожно, гибель до 24 ч	Картина та же, но с разложением внутренних органов и резким трупным запахом. Палочки, цепочки.
<i>Cl. oedematiens</i>	0,5 мл, односуточная культура, подкожно, гибель до 3 ч	Кишечник вздут, в верхней части кровавого цвета, в нижней части обескровлен. Печень кирпичного цвета, кровенаполнена. Верхушечные доли легких обескровлены, нижние — с застоем крови, отечные. Сердце обескровлено, в верхней части застой крови, сердечная мышца дегенерирована. В полостях тела кровянистый экссудат, кровь свернута. В мазках палочки, нити.
<i>Cl. botulinus</i>	0,5 мл, односуточная культура, подкожно, гибель до 12 ч	Кишечник вздут, гиперемирован. Селезенка темно-вишневого цвета. Легкие отечны. Почти во всех внутренних органах крупные и мелкие кровоизлияния. Сердце в верхней части черного цвета. Печень полнокровна. При микроскопии палочки с закругленными концами.

Проба № 9. Взята на предгорном лесном пастбище. Химические показатели представлены в табл. 1.

Проба № 10. Взята с горного пастбища. По внешнему виду и произрастающей на ней растительности приближается к почвам, где взяты пробы № 2 и 8.

Проба № 11. Отобрана с низинного пастбища, тождественного месту взятия пробы почвы № 1.

Проба № 12. Отобрана на тандере.

Микробиологические исследования проведены всех 12 проб почвы на присутствие в них аэробных и анаэробных видов микроорганизмов. Перечень выделенных микробов представлен в табл. 2, 3.

Определение видов микробов проводили по общепринятым методам вначале по Т. А. Циону [15], а затем дополнительно и окончательно по Д. Н. Bergey's [16]. Кроме того, в некоторых случаях для сравнения использовали и определитель [17].

Культуральные, ферментативные и протеолитические свойства выделенных культур микроорганизмов представлены в табл. 2 (анаэробные микроорганизмы) и в табл. 3 (аэробные микроорганизмы).

Патогенность выделенных культур микроорганизмов испытывали путем заражения подопытных белых мышей. Результаты сведены в табл. 4. В наших исследованиях все патогенные для белых мышей культуры микроорганизмов, выделенные из проб почв, относятся к группе

септических, принадлежащих к клостридиям. В свежих пробах почв (№ 8 и 10), взятых на горных и отдаленных, редко посещаемых человеком и животными местах, патогенных микроорганизмов не обнаружено.

Всего из 12 образцов почв мы выделили 17 микроорганизмов, из которых 9 относятся к анаэробам и 8 — к аэробам. Среди анаэробных микроорганизмов патогенными оказались четыре: *Cl. perfringens* (проба почвы № 7); *Cl. bifermentans* (проба почвы № 9); *Cl. sordellii* (проба почвы № 11) и *Cl. botulinum* (проба почвы № 12). Типизацию микроорганизмов не проводили.

Характерно, что анаэробные микроорганизмы не выделялись из проб почв, взятых с гор (№ 2 и 5) и на оголенном участке (№ 1).

В заключение надо отметить, что патогенные микроорганизмы выделены из наиболее свежих проб почв, которые были подвергнуты микробиологическому исследованию в пределах месяца (от взятия образца до анализа). Патогенные микроорганизмы выделены из проб почв низинных пастбищ, тандеров, что подтверждает неблагоприятие в санитарном отношении именно таких мест природы, где постоянно и скученно находятся животные.

Всесоюзный научно-исследовательский институт ветеринарной санитарии, Москва

Поступила в редакцию 20/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

- Поляков А. А. Ветеринарная дезинфекция. М., «Колос», 1964. 559 с.
- Сушкина Н. Н., Цюрупа И. Г. Микрофлора и первичное почвообразование. (Роль лучистых грибов класса *Actinomycetes*). М., Изд-во МГУ. 1973, 144 с.
- Казанский А. Ф. К микрофлоре Новой Земли. Тр. Полярн. комисс. АН СССР. Т. 7. Л., 1932, с. 79—83.
- Пушкинская (Купленская) О. И. Микробиологическая характеристика почв района Игарки. Тр. Ин-та полярн. земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва. Вып. 1. Л.—М., Изд-во Главсевморпуть, 1940, с. 89—107.
- Кресс А. Е. Микроорганизмы тундровых и полярно-пустынных почв Арктики.— Микробиология, 1947, XVI, 5, 437—448.
- Jensen H. U. Notes on the microbiology of soil from Northern Greenland — Report from Medd om Grenland, 1951, 142 (8).
- Flint E. A., Stout J. D. Microbiology of some soils from Antarctica.— Nature, 1960, 188, Kobenhavn.
- Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология. М., «Колос», 1970. 344 с.
- Сушкина Н. Н. Об особенностях микрофлоры арктических почв.— Почвоведение, 1960, 4, 57—67.
- Darling Ch. Bacteria of the Antarctic.— J. Bact., 1940, 40.
- Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А. Микрофлора северных почв.— В кн.: Проблемы Севера. Вып. 8. М.—Л., «Наука», 1964, с. 170—199.
- Скворцова И. Н., Соловьева М. В. Распространение мезофильных и психрофильных микроорганизмов в почвах Магаданской области.— В кн.: Микрофлора почв и водных бассейнов Сибири и Дальнего Востока. Томск, 1976, с. 182—186.
- Тютиков Ф. М., Поляков В. А., Катрич В. Н. Выявление и морфолого-культуральная характеристика патогенных анаэробов почвы Чукотки. Тр. ВНИИВС. Т. 39. 1971, с. 38—45.
- Поляков В. А., Тютиков Ф. М., Катрич В. Н. К вопросу микробиологического исследования почв Чукотки (сообщение 2). Тр. ВНИИВС. Т. 45. М., 1973, с. 50—59.
- Цион Р. А. Определитель микробов. М., 1948.
- Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. Eighth. Edition Baltimore, USA, 1974.
- Cowan S. J., Steel K. J. Manual for the Identification of Medical Bacteria. Cambridge, English., 1965.

MICROBIOLOGICAL ESTIMATION OF THE SOILS OF THE MAGADAN REGION

This paper presents the data on microflora of 12 types of the soils selected in the south of the Magadan region at the sites of the reindeer pasture.

The characteristics of the isolated microorganisms from the various soil types, the chemical analysis of the soils are described.

It was established that the most of the anaerobic microorganisms and aerobic microorganisms belonged to Clostridium and bacteria, respectively.

A pathogenicity of the isolated microorganisms was determined by the experiments with the white mice.

УДК 531.4

С. В. МАКАРЫЧЕВ, А. И. ЛУНИН

ОБЪЕМНЫЙ ВЕС И ТЕПЛОФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВЫ

Теплофизические свойства почвы зависят от ряда факторов: температуры, влажности, механического состава, объемного веса, порозности почвы, количества гумуса в ней и т. д. Многими экспериментами доказано, что при увеличении объемного веса почв, их объемная теплоемкость линейно растет [1—2]. Вместе с тем при рассмотрении влияния объемного веса на коэффициент температуропроводности до сих пор нет единого мнения. А. В. Лыков [3] отмечает, что для различных материалов коэффициент температуропроводности убывает с ростом их объемного веса. Другие исследователи [1, 2, 4] считают, что теплофизические характеристики, в том числе коэффициент температуропроводности почв, увеличиваются с ростом их объемного веса.

Цель данной работы — изучение влияния объемного веса почвы на ее теплофизические свойства. Объектами исследования служили образцы из пахотного слоя выщелоченного чернозема Алтайского Приобья. Теплофизические свойства почвы определялись импульсным методом плоского источника тепла. При этом испытывались образцы сухой и влажной почвы с объемным весом от 1000 кг/м³ до 1400 кг/м³. Установлено, что объемная теплоемкость с увеличением объемного веса возрастала линейно для сухой и влажной почвы на 40—60%. Исследования показали, что с повышением объемного веса коэффициент температуропроводности экспоненциально убывает на 30—50% (см. таблицу и рисунок).

Объемный вес γ , кг/м ³	Объемная теплоемкость $c_v \cdot 10^{-4}$, Дж/м ³ ·°C	Температуропроводность $\alpha \cdot 10^6$, м ² /с	Теплопроводность λ , Вт/м·°C
---	---	--	--------------------------------------

Влажность 0%

1000	0,750	0,314	0,236
1100	0,927	0,251	0,232
1200	1,010	0,239	0,241
1300	1,090	0,233	0,255
1400	1,230	0,228	0,280

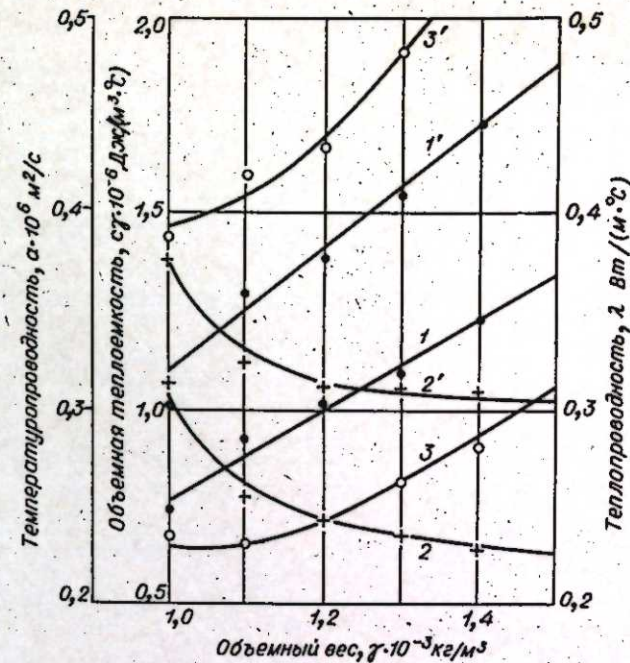
Влажность 8,5%

1000	1,025	0,379	0,387
1100	1,300	0,324	0,421
1200	1,395	0,310	0,434
1300	1,560	0,308	0,483
1400	1,730	0,308	0,532

Этот результат можно объяснить на основе молекулярных представлений о передаче тепла в дисперсных средах и в твердых телах. Коэффициент температуропроводности велик для газов. Для воздуха он равен $0,16 \cdot 10^{-4}$ м²/с, для воды $0,13 \cdot 10^{-6}$ м²/с, а для твердых тел еще меньше. При одной и той же

Рис. Зависимость теплофизических свойств почвы от ее объемного веса (влажность 0 и 8,5 %).

1, 1' — коэффициент объемной теплоемкости; 2, 2' — коэффициент температуропроводности; 3, 3' — коэффициент теплопроводности.



влажности эта величина сильно зависит от объемного веса почвы, т. е. будет определяться количеством и величиной пор, заполненных воздухом или водой. Увеличение объемного веса приводит к уменьшению размеров воздушных областей в почве, к сближению твердых частиц скелета почвы. Число крупных пор снижается, убывает общая порозность почвы. Становится больше замкнутых пор, в которых давление заземленного воздуха больше, чем атмосферное. В результате растет концентрация молекул воздуха в поровом пространстве почвы. Уменьшается длина свободного пробега молекул воздуха, так как она обратно пропорциональна концентрации молекул $l = \frac{1}{4n \sqrt{2} R^2 n_0}$, где R — размер молекул, n_0 — концентрация молекул.

Согласно представлениям молекулярной физики, коэффициент температуропроводности зависит от скорости движения молекул и длины их свободного пробега [5] следующим образом: $a = \frac{1}{3} v \cdot l$, где v — скорость движения молекул, l — длина свободного пробега молекул воздуха.

При неизменной температуре скорость молекул постоянна и коэффициент температуропроводности есть функция только длины свободного пробега. Поэтому при увеличении длины свободного пробега молекул воздуха убывает коэффициент температуропроводности почвы. Утверждение, что температуропроводность почв растет с ростом их объемного веса [2, 6], не может быть обосновано с точки зрения молекулярной физики.

В свою очередь изменение теплопроводности при увеличении объемного веса определяется совокупным изменением объемной теплоемкости и температуропроводности $\lambda = a \cdot c_v$. Следовательно, теплопроводность нелинейно растет при увеличении объемного веса.

Таким образом, в данной работе впервые экспериментально определены теплофизические свойства выщелоченных черноземов Алтайского Приобья. Показано, что при увеличении объемного веса объемная теплоемкость почвы растет линейно, теплопроводность — экспоненциально, а температуропроводность почвы экспоненциально убывает.

Сделана попытка объяснить механизм влияния плотности почвы на ее теплофизические характеристики с точки зрения молекулярной физики.

Алтайский сельскохозяйственный институт
Барнаул

Поступила в редакцию
14/X 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Чудновский А. Ф. Физика теплообмена в почве. М., Гостехиздат, 1948. 220 с.
2. Исмаилов А. А., Мамедов Г. М. Водновоздушный и тепловой режим горнокаштановых почв юго-восточной части Большого Кавказа.— Почвоведение, 1974, № 10, с. 80.
3. Лыков А. В. Явления переноса в капиллярно-пористых телах. М., Гостехиздат, 1954, 296 с.
4. Шульгин А. М. Климат почвы и его регулирование. Л., Гидрометеониздат, 1972. 341 с.
5. Kittel Ch. Introduction to solid state physics. London, 1956.
6. Гупало А. И. О связи водных и тепловых условий в почве.— Почвоведение, 1959, № 4, с. 40.

S. V. Makarichev, A. I. Lunin

The results of the research of the influence of the voluminous weight on the heat and physical properties of the soil are given in this work. It is shown, that when we increase the voluminous weight, the coefficient of the temperature transmission decreases exponentially, the factor of the voluminous heat capacity increases lineally, and the factor of the heat transmission grows exponentially.

УДК 631.417.7

Т. Т. ЕФРЕМОВА

СЕЗОННАЯ АКТИВНОСТЬ ИНВЕРТАЗЫ В ОСУШЕННЫХ ТОРФЯНЫХ ПОЧВАХ

В сложном цикле трансформации органического углерода в почве особое значение имеют ферменты класса гидролаз, действующие на гликозильные соединения. Общим свойством всех гидролаз является способность катализировать реакции гидролиза — расщепление сложных органических соединений на более простые с присоединением воды [1].

К числу широко распространенных и достаточно широко изученных ферментов этого класса относится инвертаза (шифр 3.2.1.26). Однако в обширном материале по биохимии почв содержатся лишь единичные сведения относительно энзимной активности торфяных болот Сибири [2—4].

Настоящая работа посвящена изучению сезонной деятельности инвертазы на осушенных низинных болотах лесостепной зоны Красноярского края. На примере торфяных почв предпринята попытка выявить корреляционную связь сезонной активности фермента с некоторыми факторами среды — температурой, влажностью почв и активной кислотностью. Методом регрессионного анализа установлен характер взаимосвязи и дана ее количественная статистическая оценка.

Инвертазу определяли в модификации В. Ф. Купревича и Т. А. Щербаковой [5], редуцирующие сахара — по Бертрану. Активность инвертазы выявлялась при температуре 28—30°C и выражалась в мг глюкозы за сутки на 1 г абс. сухой навески. Образцы почв анализировали при естественной влажности, которую учитывали термостатно-весовым методом. Одновременно замеряли температуру почв и активную кислотность с помощью pH-метра. Частота отбора образцов — один раз

в декаду. Всего за вегетационный период проанализированы образцы 11 сроков.

На ЭВМ «Напри» были просчитаны связи по 9 уравнениям регрессии:

$$y = a + bx, \quad (1)$$

$$y = a + b \frac{1}{x}, \quad (2)$$

$$y = a + b \frac{1}{x^2}, \quad (3)$$

$$y = a + b \frac{1}{x^3}, \quad (4)$$

$$y = ae^{bx}, \quad (5)$$

$$y = ae^{bx^2}, \quad (6)$$

$$y = a + bx + ex^2, \quad (7)$$

$$y = \sqrt{a + bx + ex^2}, \quad (8)$$

$$y = ax^b e^{cx}, \quad (9)$$

где y — активность инвертазы; x — значение фактора среды; a, b, c — коэффициенты уравнений регрессии; e — основание натурального логарифма.

Таким образом, в анализ были включены следующие основные типы связей: линейная (прямолинейная) — уравнение (1), гиперболическая, хорошо отражающая асимптотическое приближение — уравнения (2) — (4), уравнения с одним максимумом, минимумом — (5) — (9).

Статистическая оценка уравнений производилась по остаточным дисперсиям ($S_{\text{ост}}^2$), индексам детерминации (I^2) и критерию Фишера (F) [6].

Остаточная дисперсия характеризует абсолютную величину варьирования ферментативной активности, которая не может быть объяснена изменением факториального признака. Индекс детерминации показывает, какую долю изменения y можно связать с изменением x .

Достоверность регрессии оценивалась с помощью критерия F . Уравнение признавалось значимым, если $F \geq F_p$, где F — фактическое значение критерия для конкретного уравнения, а F_p — расчетное значение с вероятностью p . Для удобства анализа полученных связей была рассчитана величина I^2 , соответствующая тому или иному уровню значимости критерия F . Уравнения вида (1) — (6) признавались значимыми с вероятностью 0,999; 0,99; 0,95, когда $I^2 \geq 0,719; 0,541; 0,362$ соответственно; для уравнения вида (7) — (9) $I^2 \geq 0,822; 0,685; 0,535$.

В случае, когда связь между признаками отражалась несколькими видами уравнений, выбор лучшего из них осуществлялся по тесноте связи, определяемой величиной I^2 , и по форме уравнения. При относительно равных условиях предпочтение отдавалось более простому виду эмпирической связи.

Объектом исследования послужил Белоозерский болотный массив евтрофного типа питания, расположенный в лесостепной зоне Красноярского края. Болото осушено в 1968 г. сетью открытых каналов, прорытых на расстоянии 200 м друг от друга. Изучали торфяные и торфяно-перегонные почвы, развитые на маломощных осоково-вейниковых торфах, подстилаемых суглинками. Вследствие включений мучнистых карбонатов и ракушечника почвы отличаются повышенной зольностью и щелочной реакцией среды. Растительный покров слагается

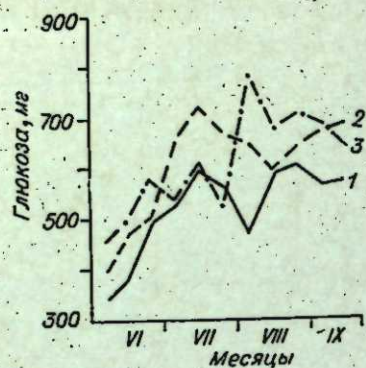


Рис. 1. Сезонная динамика активности инвертазы в торфяных почвах.
1, 2, 3 — горизонты 0—10, 10—20; 20—30 см соответственно.

осоково-разнотравной, осотово-вейниковой и хвощово-осоковой ассоциациями. Полученные нами экспериментальные данные свидетельствуют о более высокой активности инвертазы в торфяных почвах по сравнению с торфяно-перегнойными (соответственно 350—786 и 276—770 мг глюкозы). Выявленные особенности

подтверждают существующее представление о преимущественно растительном происхождении почвенной инвертазы [7, 8]. Так, менее разложившемуся органическому веществу в торфяных почвах соответствует и максимальная активность фермента. Этим же, вероятно, объясняется снижение деятельности инвертазы с глубиной, установленное в торфяно-перегнойных, с нарушенным сложением почвах. Напротив, в торфяных почвах, распаханых с оборотом пласта, обнаружено возрастание ферментативной активности вниз по профилю. Здесь на глубине 30 см залегает погребенный горизонт, обогащенный свежими растительными остатками.

Сезонная деятельность почвенной инвертазы хорошо выражена. Как в торфяных, так и в торфяно-перегнойных почвах она характеризуется весенней депрессией и летним максимумом с последующим снижением активности фермента осенью. В летний период сезонная динамика также выражена. Однако в различных горизонтах ход кривых имеет свои особенности. Продемонстрируем это на примере торфяных почв.

На рис. 1 видно, что верхний горизонт отличается наличием двух пиков активности — в середине июля и в конце августа. В нижележащих слоях имеется по одному резко выраженному максимуму. В горизонте 10—20 см максимум зафиксирован в середине июля, в слое 20—30 см — в первой пятидневке августа.

Сезонная динамика активности инвертазы на 42—77% определяется варьированием температуры почв (см. таблицу). Причем связь более высокого уровня отмечается во всех горизонтах торфяных почв по сравнению с торфяно-перегнойными.

Из серии уравнений регрессии, отражающих взаимосвязь активности инвертазы (y) и температуры (x), наиболее полно описывает изучаемую связь в торфяных почвах уравнение параболы второго порядка. В горизонтах 0—10 и 10—20 см оно имеет вид

$$y = -296,801 + 155,044x - 6,745x^2, \quad (7.1)$$

$$I^2 = 0,604,$$

$$y = 161,341 + 109,439x - 5,792x^2, \quad (7.2)$$

$$I^2 = 0,769.$$

В горизонте 20—30 см обсуждаемая связь описывается уравнением показательной функции

$$y = 506,173e^{0,00334x}, \quad (6.1)$$

$$I^2 = 0,642.$$

Графическое изображение уравнений (7.1), (7.2), (6.1) помещено на рис. 2. Представленный материал позволяет сделать вывод о том,

Индексы детерминации (I^2) уравнений регрессии активности инвертазы по температуре почв

Почвы	Горизонт, см	Уравнения регрессии								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Торфяные	0—10	—	—	—	—	—	—	0,604	0,592	0,579
	10—20	0,473	0,707	0,670	0,550	—	—	0,769	0,757	0,766
	20—30	0,570	—	—	—	0,590	0,642	0,576	0,552	0,530
Торфяно-перегнойные	0—10	0,437	—	—	—	0,468	0,493	0,434	0,423	—
	10—20	—	0,462	0,465	0,441	—	—	—	—	—
	20—30	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание.— отсутствует статистически значимая связь по данному уравнению регрессии.

что весеннее прогревание почвы в пределах корнеобитаемого слоя сопровождается подъемом активности инвертазы.

На основании параметров уравнений регрессии (7.1) и (7.2) были рассчитаны экстремальные точки параболы по формулам:

$$y = -\frac{b^2 - 4ac}{4c}, \quad (10)$$

$$y = -\frac{b}{2c}, \quad (11)$$

где y — характеризует максимум активности инвертазы; x — температурный оптимум фермента в данных условиях.

Для горизонтов 0—10 и 10—20 см получены соответственно следующие значения: 593 мг глюкозы, 11,5°C и 676 мг глюкозы, 9,4°C. Последующее увеличение температуры вызывает резкое падение активности инвертазы, хорошо видимое на графике.

В нижнем горизонте деятельность инвертазы, согласно уравнению (6.1), возрастает ускоряющимися темпами по мере повышения температуры от 0,5 до 11°C.

В торфяно-перегнойной почве связь между обсуждаемыми признаками в слое 0—10 см отображается приблизительно с одинаковым уровнем значимости рядом уравнений регрессии. Отдаем предпочтение уравнению прямой

$$y = 48,826 + 47,034x, \quad (1.1)$$

$$I^2 = 0,437.$$

На основании величин параметров данного уравнения повышение температуры на 1°C сопровождается увеличением активности инвертазы в среднем на 47 мг глюкозы.

Для горизонта 10—20 см связь выражается гиперболами различных порядков, например

$$y = 639,945 - 5401,515 \frac{1}{x^2}, \quad (3.1)$$

$$I^2 = 0,465.$$

Коэффициенты уравнения свидетельствуют об интенсивном возрастании активности инвертазы при повышении температуры в пределах относительно низких значений. В зоне температур выше 8—10°C происходит снижение темпов роста активности фермента.

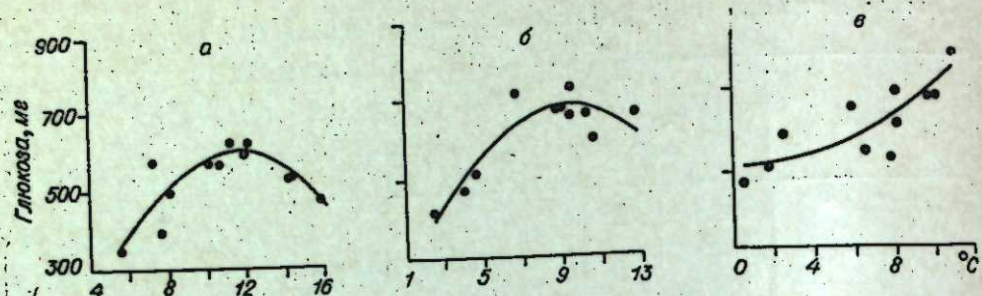


Рис. 2. Зависимость между сезонной активностью инвертазы и температурой в торфяных почвах.
а — 0—10 см, б — 10—20, в — 20—30 см; точками обозначены эмпирические данные.

Выявленная зависимость сезонной активности инвертазы от температурного режима почв проявляется, очевидно, опосредованно.

В. Ф. Купревич и Т. А. Щербакова [5], базируясь на экспериментальных данных, пришли к выводу о преобладающей генетической связи инвертазы с корневыми выделениями высших растений, а не с почвенными сапрофитами. На этом основании можно предполагать, что увеличение активности инвертазы по мере прогревания почвы вызвано интенсивным экзосмосом фермента в результате энергичного роста корней, накопления их массы и ускорения физиологических отправления.

Что же касается снижения деятельности фермента при температуре выше 8—11,5°C, то по этому поводу можно высказать ряд соображений.

Возможно, что при повышении температуры до определенных значений снижается интенсивность ростовых процессов в корнях. В биологической литературе уже утвердилось представление о наличии периода летнего покоя у корней древесных пород. Так, по наблюдениям А. Я. Орлова и С. П. Кошелькова [9], корни сосны в естественных условиях не обнаружили ускорения роста при возрастании температуры выше 9°C. Наоборот, наиболее интенсивный рост наблюдался весной при более низкой температуре, чем в середине лета. Вероятно, подобная периодичность ростовых процессов существует и у корней болотных растений. Однако результатами прямых наблюдений мы не располагаем.

В основе снижения активности инвертазы могут лежать физико-химические изменения самой почвы, ее адсорбционной способности, вызванные прежде всего активизацией биофона. Вполне реален факт накопления каких-то токсичных продуктов, например метаболитов микрофлоры, сероводорода, ионов тяжелых металлов, вызывающих ингибирование инвертазы.

Активность инвертазы статистически не связана с влажностью торфяных почв, равной 32—62% от полной влагоемкости. На торфяно-перегнойных более увлажненных (60—99%) почвах взаимосвязь установлена в слое 10—20 см. Обнаруженная зависимость выражается уравнениями регрессии типа (1), (5), (6), (8). Индексы детерминации соответственно равны 0,49; 0,42; 0,46; 0,62. Конкурирующими уравнениями в данном случае являются уравнения типа прямой и параболы. И хотя парабола несколько лучше отражает установленную зависимость, предпочитаем уравнение прямой. Оно легче интерпретируется и имеет более простой вид

$$y = 1037,944 - 6,703x, \quad (1.2)$$

$$r^2 = 0,492.$$

Значение коэффициента при x показывает, что увеличение влажности почвы на 1% от ПВ вызывает снижение активности инвертазы в

среднем на 6,7 мг глюкозы. Корреляции между деятельностью инвертазы и активной кислотностью почвенной среды в пределах рН 7,2—8,9 не выявлено.

Таким образом, анализ сезонной деятельности почвенной инвертазы с помощью регрессионного метода позволил выявить

— температурный максимум активности фермента в естественных условиях, обусловленный количеством поступающего фермента во внешнюю среду;

— величину падения активности инвертазы при увеличении влажности почвы.

Заканчивая изложение материала о связи сезонной активности инвертазы с гидротермическим режимом, следует обратить внимание на следующее. Динамика биохимических процессов в почве под влиянием температуры и влажности развивается, вероятно, на известном энзимном фоне, как бы накладывается на него. Так, более холодный и влажный слой торфа (20—30 см) по сравнению с верхним отличается повышенной активностью фермента в течение всей вегетации. Между тем в сезонной динамике инвертазы обнаруживается прямая обусловленность от температуры почв и обратная от влажности. По-видимому, ферментативный аппарат «изначален» в торфяных почвах за счет сохранности энзимного комплекса растений-торфообразователей. Сезонная же динамика почвенного эдафона лишь поддерживает его около каких-то средних значений.

ВЫВОДЫ

1. Установлена тесная связь сезонной активности инвертазы с температурой почв. Эта связь выражается рядом уравнений регрессии. Параметры уравнений свидетельствуют об интенсивном возрастании деятельности фермента по мере прогревания почвы до 8—11,5°C. При дальнейшем увеличении температуры происходит резкое снижение или значительное замедление темпов роста активности инвертазы.

2. В торфяно-перегнойных почвах получена прямая отрицательно сопряженная связь деятельности инвертазы и влажности (60—99% от ПВ). Увеличение почвенной влаги на 1% вызывает падение активности на 6,7 мг глюкозы. В торфяных, более сухих почвах аналогичной взаимоотношенности признаков не выявлено.

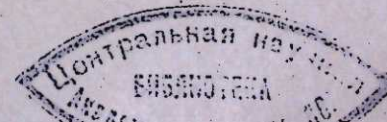
3. Не обнаружено зависимости сезонной деятельности инвертазы от активной кислотности почв в пределах рН 7,2—8,9.

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

Поступила в редакцию
10/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Кретович В. Л. Введение в энзимологию. Изд. 2-е. М., «Наука», 1974. 351 с.
2. Козлов К. А. Биологическая активность почв Восточной Сибири. Автореф. докт. дис. Таллин, 1970. 37 с.
3. Ефремова Т. Т. Изменение органического вещества торфяных почв под влиянием осушения и естественного облесения. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1971. 25 с.
4. Ефремова Т. Т. Формирование почв при естественном облесении осушенных болот. Новосибирск, «Наука», 1975. 126 с.
5. Купревич В. Ф., Щербакова Т. А. Почвенная энзимология. Минск, «Наука и техника», 1966. 275 с.
6. Дмитриев Е. А. Математическая статистика в почвоведении. М., МГУ, 1972. 292 с.



7. Pancholy Sunil K., Rise Elroy L. Soil enzymes in relation to old field succession: amylase, cellulase, invertase, dehydrogenase and urcase.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc, 1973, 37, N 1, 47—51.
8. Ross D. I., Roberts H. S. Biochemical activities in a soil profile under hard beech forest. I. Invertase and amylase activities and relationships with other properties.— N. Z. J. Sci., 1973, 16, N 1, 209—224.
9. Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М., «Наука», 1971. 321 с.

УДК 634.0.265

В. П. ПОПОВ, О. С. ПОПОВА

БИОФИЗИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСНЫХ ПОЛОС С РЕДКИМ РАЗМЕЩЕНИЕМ РАСТЕНИЙ

Жизнеспособность защитных насаждений в сухой степи, как и эффективность их ветрозащитного действия, в значительной мере зависит от конструктивных особенностей лесных полос, определяемых составом пород, интенсивностью их роста, схемами смещения и размещения деревьев по площади.

Конструкция полезащитных лесонасаждений, их ветропроницаемость оказывают решающее влияние на характер изменения ими ветрового потока в приземном слое. В итоге многолетних исследований выявлены наиболее эффективные конструкции полезащитных лесных полос для разных климатических зон нашей страны [1—3]. Однако в этих исследованиях уделено мало внимания изменениям ветропроницаемости насаждений при различных углах подхода ветра к лесным полосам, созданным рядовым способом. Еще меньше изучена ветропроницаемость лесных полос с шахматным размещением растений.

На протяжении ряда лет нами проводились исследования динамики накопления надземной биомассы насаждениями и связанных с ней изменений ветропроницаемости лесных полос при разной густоте размещения деревьев.

Объектами исследования служили чистые однопородные и смешанные насаждения 15-летнего возраста с шахматным размещением растений в совхозе «Московский» и 6-летние в совхозе «Дальний» Есильского района Тургайской области (табл. 1).

Учет биомассы проводился на модельных деревьях по методике Л. А. Гришиной, Е. М. Самойловой [4], А. И. Уткина, Н. В. Дылис [5]. Ветропроницаемость лесных полос определялась измерением скорости ветра в разных точках вертикального профиля лесной полосы, последовательно удаленных одна от другой на 0,5—1,0 м, с помощью анемометрических мачт, при скорости ветра на контроле 8—10 м/с.

Насаждения в возрасте 6 лет в сухой степи характеризуются интенсивным ростом и развитием. По мере увеличения возраста энергия роста насаждений постепенно ослабевает. К 15 годам сокращается период роста в среднем на месяц. Увеличение высоты насаждений в таком возрасте происходит главным образом за счет деревьев крайних рядов и прежде всего за счет крайнего заветренного ряда. Определенная выравнивание линейных показателей деревьев, характерная для несомкнутых насаждений с редким шахматным размещением, со временем смыкания крон начинает нарушаться. Деревья в крайних рядах насаждений растут в высоту и по диаметру лучше, чем в средних. Поэтому деревья в опушенных рядах имеют большую толщину. Появляется и

Таблица 1

Краткая характеристика изучаемых лесных полос

Номер лесных полос	Возраст, лет	Главная древесная порода	Площадь питания дерева, м ²	Схема смещения	Средняя высота, м $M \pm m$
25	15	Тополь	12	Т—Т—Т—Т—Б—Я	7,1±0,07
24	15	»	8	Ж—Т—Т—Т—Т—Ж/См	7,0±0,06
21	15	»	12	Б—Т—Б—Т—Б—Ж	7,3±0,14
20	15	Вяз	6	В—В—В—В	5,2±0,07
1	6	Тополь	16	Т—Т—Т—Т—Т	3,8±0,08

Примечание: Т — тополь бальзамический, Я — яблоня лесная, Ж — жимолость татарская, Б — береза повислая, В — вяз перистоветвистый, См — смородина золотистая.

постепенно увеличивается различие в высоте деревьев. В 15-летнем возрасте насаждений уже четко прослеживается снижение высоты деревьев по мере перехода от крайнего заветренного ряда к наветренному. В среднем это уменьшение при переходе от опушечного ряда к смежному внутреннему колеблется в пределах от 7 до 17%. Отмеченные различия в росте деревьев связаны с их разной влагообеспеченностью. Ранневесенний запас влаги в почве в крайнем заветренном ряду имеет максимальную величину. Например, по нашим данным, в 1974 г. общий запас влаги в трехметровом слое почвы под деревьями крайнего заветренного ряда восьмрядной тополевой лесной полосы 15-летнего возраста равнялся 666 мм, в центре лесной полосы — 649 мм.

В 15-летнем возрасте деревья в лесных полосах, заложенных шахматным способом, характеризуются сильно развитой кроной. По мере снижения густоты и увеличения площади питания деревьев с 8 до 12 м² повышается площадь проекции крон. При этом заметно увеличивается у деревьев оветвленность и ассимиляционный аппарат. В 15-летних насаждениях при площади питания 12 м² абсолютно сухая масса ветвей среднего дерева тополя достигает 26,2 кг, а при площади питания 8 м² — 18,9 кг. Абсолютно сухая масса полностью развитых листьев составляет в рассматриваемых насаждениях соответственно 3,7 и 3,3 кг. В этом возрасте наиболее облиствена средняя часть кроны деревьев, содержащая до 45% листовой массы дерева. Иное распределение листьев в насаждении 6-летнего возраста. У среднего дерева в этом насаждении имелось 1,7 кг листьев. Около 10% их количества размещалось в верхней трети кроны, 32% — в средней и 58% — в нижней.

В молодых 6-летних насаждениях ассимиляционный аппарат увеличивается на протяжении всего вегетационного периода. В насаждениях 15-летнего возраста максимум листы отмечен в июле.

Густота стояния деревьев и как следствие ее — площадь питания их оказывает решающее влияние на распределение массы ветвей и листьев по вертикальному профилю. В 21-й лесной полосе (шестирядной с порядным смешением тополя с березой и кустарником в опушечном ряду) у тополя при площади питания 12 м² в возрасте 15 лет в нижней части вертикального профиля (0—2 м) сосредоточено 48% всех ветвей и 26% листьев, в средней — 35,1% ветвей и 55% листьев. В 24-й лесной полосе (восьмрядной однопородной с кустарником в опушечных рядах) при площади питания 8 м² у тополя в нижней части (0—2 м) учтено 17,6% ветвей и 17,6% листьев, в средней части — 55,2% ветвей и 53,2% листьев. Такая же закономерность в распределении био-

Таблица 2

Ветропроницаемость лесных полос, %		Высота наблюдений, м						
Номер лесной полосы	Угол подхода ветра, град.							
		0,5	1	2	3	4	5	6
21	80—90	22	47	62	73	75	78	85
	60—70	15	23	40	40	51	74	93
	30—45	10	35	38	40	55	53	57
24	80—90	15	14	36	49	42	32	38
	60—70	13	14	32	40	38	24	37
	30—45	32	34	44	45	50	57	61
25	80—90	56	71	56	44	42	45	52
	60—70	46	58	56	41	39	43	50
	30—45	85	85	78	40	36	46	54

массы прослеживается и у березы. В 15-летнем возрасте в узких лесных полосах (площадь питания 12 м^2) в нижней части кроны деревьев содержится ветвей и листьев почти в 2 раза больше, чем в более густых насаждениях. По массе ветвей и листьев в верхней части кроны деревьев относительно более густые насаждения превосходят более редкие.

В защитных насаждениях из вяза перистоветвистого в возрасте 15 лет наблюдается несколько иной характер распределения надземной биомассы по вертикальному профилю. В сравнении с тополем и березой, которые в тополево-березовых насаждениях характеризуются, примерно, одинаковым содержанием ветвей и листьев в средней части кроны, оветвленность средней части кроны вяза в чистых вязовых насаждениях такой же густоты заметно ниже. В верхней части кроны, напротив, по содержанию ветвей и листьев вяз превосходит березу и тополь более чем в 2 раза. В этой части кроны у вяза содержится наибольшая масса листьев.

Фракционный состав биомассы деревьев в лесных полосах меняется как с возрастом, так и с местоположением деревьев в насаждении. С повышением возраста участие листьев и ветвей в общей биомассе деревьев сокращается за счет увеличения доли стволовой части. Так, у 6-летнего тополя на долю листьев приходится 17,5, ветвей — 42,5% всей биомассы дерева, у 15-летнего соответственно 8 и 34%.

С запасом и распределением биомассы на единицу площади вертикального профиля насаждения связаны и аэродинамические свойства лесных полос, от которых зависит их эффективность.

Редкое первоначальное размещение растений в шахматном порядке и диагонально направленные ряды накладывают определенный отпечаток на механизм ветрозащитного действия насаждений. Такое расположение рядов способствует сохранению уровня ветропроницаемости, присущего лесной полосе при подходе ветра под прямым углом к насаждению, при отклонении ветра от перпендикулярного до угла направления диагоналей.

Отклонение направления ветра от перпендикулярного не влечет за собой значительного, как в случае с рядовым размещением, уменьшения ветропроницаемости. При определенных углах даже может наблюдаться ее повышение (табл. 2). При подходе ветра под углом $60-70^\circ$ ветропроницаемость у всех изучаемых насаждений снижалась. Сокра-

щение угла подхода ветра до 40° несущественно повышало ветропроницаемость у 24-й лесной полосы по всему вертикальному профилю рабочей поверхности. В 25-й лесной полосе ветропроницаемость при таком подходе ветра возрастала с 57 до 78%, что объясняется совпадением воздушных потоков с направлением диагональных междурядий. В вышеуказанных насаждениях при расстоянии между рядами деревьев в 2,5 м ширина диагональных междурядий составляет 3,1 м. При такой схеме посадки ветропроницаемость 15-летних насаждений остается постоянной в нижней и средней частях кроны при изменении угла подхода ветра от 30 до 90° к лесной полосе. Последнее объясняется происшедшим смыканием кроны и в диагональных междурядьях. Иную картину наблюдаем в 21-й лесной полосе, в которой расстояние между рядами по диагонали равняется 3,6 м, а между рядами — 4 м. В таком насаждении уменьшение угла подхода ветра до 40° не повлекло за собой увеличения ветропроницаемости. Она осталась такой же, как и при подходе ветра к лесной полосе под углом $60-70^\circ$. Дальнейшее сокращение угла подхода ветра, по-видимому, сильно снизит продуваемость насаждений.

Ветропроницаемость изучаемых насаждений различна. В нижней части вертикального профиля насаждения наибольшая ее величина отмечена в 25-й лесной полосе. В средней и верхней частях вертикального профиля 24 и 25-я лесные полосы имеют примерно одинаковую ветропроницаемость, что объясняется их конструктивными особенностями. В 24-й лесной полосе на 1 км ее протяженности приходится 1020 стволов тополя и 480 кустов кустарника, в 25-й — 1170 стволов тополя и 120 яблонь, в 21-й — 440 стволов тополя, 450 березы и 230 кустов кустарника. Густота стояния деревьев в насаждении, как уже отмечалось выше, оказывает решающее влияние на развитие у них ассимиляционного аппарата. Листья являются одним из основных заполнителей межствольных просветов в насаждении. Как показали исследования, наибольшую листовую массу развивает тополь в 21-й лесной полосе при низкой густоте стояния деревьев в насаждении, малом числе рядов и при порядном смешении тополя с березой. Береза в насаждении сильно угнетена, имеет высокую ажурность кроны, облиственность ее незначительна. Она мало влияет на ветрозащитные свойства насаждения в целом. На долю листьев березы приходится менее 10% от общей массы листьев насаждения.

Для характеристики биофизического состояния лесных полос, определяющего их влияние на микроклимат прилегающих полей, предлагаем использовать такой показатель, как плотность защитного профиля насаждения. Под плотностью защитного профиля лесной полосы мы понимаем объем биомассы в дм^3 , приходящийся на 1 м^2 вертикальной проекции. В рассматриваемых насаждениях плотность защитного профиля у 21-й лесной полосы составляет по листовой массе $1,3 \text{ дм}^3/\text{м}^2$, а у 24 и 25-й лесных полос соответственно 1,8 и $2,0 \text{ дм}^3/\text{м}^2$.

Важную работу выполняют защитные насаждения в зимний период, распределяя снег на прилегающих полях. Снегораспределительные свойства зависят от ветропроницаемости, которая в свою очередь определяется плотностью защитного профиля, степенью заполненности его биомассой и ее структурой. Так, 24 и 25-я лесные полосы имеют высокую плотность вертикального профиля. В этих лесных полосах содержится ветвей соответственно $5,7$ и $6,1 \text{ дм}^3/\text{м}^2$, а в 21-й лесной полосе — $4,6 \text{ дм}^3/\text{м}^2$.

Основная масса листьев у тополя в 21-й полосе содержится в средней и нижней частях кроны, что обуславливает повышенную ветропроницаемость верхней части профиля насаждения.

24-я лесная полоса так же, как и 21-я, наименее ветропроницаема в нижней части профиля. У 25-й лесной полосы наименьшая продува-

емость отмечена на высоте 3—4 м, порядка 40%. Наибольшая ветропроницаемость наблюдается на высоте 1 м (табл. 2).

Таким образом, лесные полосы с шахматным размещением растений имеют свособразные аэродинамические свойства. При размещении растений по схеме 5×2 м и 4×1,75 м лесные полосы в 15-летнем возрасте отличаются почти постоянной ветропроницаемостью при изменении угла подхода ветра к насаждению от 90 до 30°. Это определяет их влияние на ветровой режим в межполосных пространствах. В условиях характеризирующихся частым изменением направления ветра, лесные полосы с шахматным размещением растений должны найти широкое применение. При этом более узкие и редкие малорядные лесные полосы эффективнее по своему действию вследствие наименьшей плотности ветрозащитного профиля.

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

Поступила в редакцию
6/1 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Никитин П. Д. Теория и практика полезащитного лесоразведения в СССР. Итоги работ института, опытных станций и пунктов. Т. 1, вып. 35. Волгоград, изд-во ВНИАЛМИ, 1961.
2. Смальяко Я. А. Ветрозащитные особенности лесных полос разных конструкций. Киев, Госсельхозиздат УССР, 1963. 190 с.
3. Инструктивные указания по проектированию и выращиванию защитных лесных насаждений в равнинных районах РСФСР. М., Россельхозиздат, 1970. 72 с.
4. Гришина Л. А., Самойлова Е. М. Учет биомассы и химический анализ растений. М., «Наука», 1971. 99 с.
5. Уткин А. И., Дылис Н. В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1966, 71, вып. 6, с. 79—93.

V. P. Popov, O. S. Popova

BIOPHYSICAL CHARACTERISTIC OF SHELTER BELTS WITH THINLY GROWING PLANTS

There is leading results of the investigation of dynamics accumulation overground biological mass plantations and constrained with it changes wind permeability of shelter belts. It is concluded that shelter belts in chess-board order plants are effective in conditions with frequent change of wind's direction.

УДК 634.0.181.521

Т. П. НЕКРАСОВА

БИОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Для плодоношения пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) характерны неравномерность урожаев [1—8] и низкие посевные качества семян [9, 6, 10]. Последнее связано отчасти с поражением семян личинками мотыльков, но в большей мере — с массовым образованием партеноспермических семян.

Таблица 1

Размеры пыльцы пихты сибирской, мк

Год	Длина зерна	Длина тела	Высота тела	Длина воздушно-го мешка	Высота воздушно-го мешка
1974	127,0±0,90	77,0±0,67	68,0±0,84	46,0±0,45	57,0±0,60
1976	126,7±0,63	82,2±0,49	74,1±0,41	49,5±0,50	59,5±0,47
1977	128,1±0,64	84,3±0,41	73,9±0,54	48,2±0,51	58,6±0,53

Примечание. 1974 и 1976 — семенные годы, 1977 — несеменной год.

Известно, что пустые семена у хвойных образуются по разным причинам: при отклонении в развитии архегониев, недостатке пыльцы и слабой ее фертильности, при отмирании зародышей вследствие несовместимости гамет или самооплодотворения и под влиянием летальных генов [11]. Наибольшее влияние на образование пустых семян у пихты сибирской имеют отклонения в процессе опыления, в частности недостаток пыльцы. У пихты сибирской в несеменные годы все или почти все семена оказываются пустыми, хотя шишки развиваются до нормальных размеров (партекопия по [11]). В настоящей статье рассматривается качество пыльцы в несеменные годы.

Исследование проведено в пихтовых лесах Маслянинского района Новосибирской области в предгорьях Салаира, на западной границе Кузнецко-Салаирской горной области, где пихта находится в условиях своего экологического оптимума.

Формирование пыльцы у пихты сибирской происходит в мае в микростробилах, заложенных в конце лета предшествующего календарного года. Мейоз наблюдается в первых числах мая, после интерфазы в микроспорах одно за другим следуют три деления. Перед вылетом пыльцевые зерна пихты сибирской содержат две дегенерирующие проталлиальные, сифонгенную и генеративную клетки. Весь процесс созревания пыльцы занимает около месяца [12].

Май в условиях Западной Сибири — месяц неустойчивой погоды с резкой сменой тепла и холода, вплоть до выпадения снега, на почве обычно заморозки. Неблагоприятная погода обычно вызывает аномалии в ходе мейоза, вследствие чего возникают различные отклонения в развитии пыльцы и часть пыльцевых зерен оказывается стерильной. Наблюдались случаи очень высокой стерильности пыльцы у лиственниц на плантациях в Швеции, возникшей в результате температурных воздействий на ход мейоза [13—16].

В наших исследованиях также отмечены отклонения в развитии пыльцы у пихты при понижении температуры во время мейоза до —3°C,

Таблица 2

Всхожесть пыльцы пихты сибирской, %

Дата сбора	Дистиллированная вода	Концентрация сахарозы, %				
		5	10	15	20	25
22/V 1976	48,9±3,2	65,5±2,9	68,4±3,3	71,7±4,9	Трубки лоп-нули	Трубки лоп-нули
2/VI 1976	71,7±2,6	66,7±7,0	97,0±1,7	90,1±4,0	»	»
29/V 1977	70,1±4,5	78,3±3,6	63,5±4,2	66,7±2,1	66,1±2,1	»
31/V 1977	71,8±4,5	76,0±4,0	83,2±4,1	90,2±2,2	95,0±2,2	83,6±3,1

Таблица 3

Дата сбора	Дистиллированная вода	Концентрация сахарозы, %				
		5	10	15	20	25
26/V 1976	169,1±12,7	204,6±16,8	184,6±10,7	200,0±16,0	—	—
2/VI 1976	269,5±24,0	211,9±16,7	269,3±16,8	248,9±13,0	—	—
29/V 1977	118,1±6,3	148,1±6,4	125,0±7,6	160,2±7,9	109,2±4,4	—
31/V 1977	—	—	173,6±8,7	237,9±12,3	357,4±15,7	419,6±18,4

но стерильность пыльцы не превышала 10% и не оказала существенного влияния на опыление. Следовательно, развитие пыльцы пихты сибирской хорошо адаптировано к неустойчивой погоде мая. Существенное снижение качества пыльцы, по-видимому, может возникнуть только при более значительных отклонениях погоды от средней нормы.

При недостатке пыльцы в несемennom 1977 г. количество аномальных пыльцевых зерен было не больше обычного. Это подтверждается данными о размерах и всхожести пыльцы. Как видно из табл. 1, в несемennom году пыльца имела размеры, практически не отличающиеся от таковых в семенные годы.

Всхожесть пыльцы пихты характеризуют данные табл. 2. Пыльца прорастивалась в висючей капле раствора сахарозы в стеклянных камерах, прикрепленных к предметному стеклу. Температура прорастивания 27°. Использовали 5, 10, 15, 20 и 25%-ные концентрации растворов сахарозы и дистиллированную воду. Повторность опыта трехкратная, на каждом стекле подсчет проросших и непроросших зерен велся в пяти полях зрения, всего на одно стекло было 15 полей зрения.

Сборы 26 мая 1976 г. и 29 мая 1977 г. были ранними, за пять и два дня до начала массового опыления. Отсюда пониженная всхожесть пыльцы в эти даты. Зрелая же пыльца имела высокую и примерно одинаковую всхожесть в оба года.

В табл. 3 приведены размеры пыльцевых трубок для тех же образцов пыльцы. Длина пыльцевых трубок показывает способность пыльцы донести мужские половые гаметы до яйцеклетки, поэтому данные о длине трубок составляют необходимое дополнение к данным о всхожести. Наибольшей длиной обладали пыльцевые трубки, выросшие на высоких концентрациях сахарозы. В 1977 г. максимальная длина пыльцевых трубок достигла 419,6 мк, в 1976 г. — 269,5 и 333,0 (в другом опыте). Таким образом, по всхожести и фертильности пыльца в несемennom 1977 г. была не хуже пыльцы, сформированной в семенном 1976 г.

В литературе имеются указания на существование корреляции жизнеспособности и роста пыльцевых трубок с содержанием в пыльце питательных веществ [17—18]. Это подтверждается и нашими данными

Таблица 4
Содержание углеводов в пыльце пихты сибирской, % на сухую массу

Год сбора	Сахароза	Фруктоза	Глюкоза	Крахмал
1976	7,80±0,39	0,71±0,12	0,11±0,01	2,59
1977	14,10±0,14	Следы	—	1,66

(табл. 4). Свежая пыльца фиксировалась 90%-ным этанолом, углеводы после экстракции определяли методом хроматографии на бумаге; крахмал находили объемным методом, по Х. Починку [19].

Высокая всхожесть пыльцы и хороший рост пыльцевых трубок в 1977 г., по-видимому, связаны с повышенным содержанием сахаров. Судя по отсутствию фруктозы и глюкозы и снижению проценту крахмала, эта пыльца обладала большей метаболической активностью, так как на момент сбора в ней успели произойти превращения, свойственные пыльце, готовой к хранению: за счет моносахаров увеличилось количество сахарозы.

По общему содержанию углеводов пыльца пихты сибирской не выделяется из других хвойных, например сосны замечательной — 13,92% [17], кедр сибирского — 11—14% [20], сосны обыкновенной 11% [21].

Содержание крахмала в пыльце пихты наших сборов (1,66—2,59%) ниже в сравнении с литературными данными для других хвойных. Так, в пыльце сосны Тунберга было 2,6% крахмала [17], сосны обыкновенной — 8,8 [22], кедр сибирского — 10,6—12,0% [20]. Однако, если учесть, что по мере созревания пыльцы крахмал в ней исчезает [23], вполне возможны расхождения данных, связанные со степенью зрелости пыльцы, не говоря уже о видовых и экологических различиях.

Данные о размерах, всхожести, длине пыльцевых трубок и содержании углеводов характеризуют пыльцу пихты сибирской, сформированную в 1977 г., как вполне доброкачественную. Это позволяет сделать вывод, что массовое образование пустых семян в несемненные годы у пихты сибирской зависит не от плохого качества, а от количественного недостатка пыльцы.

ВЫВОДЫ

1. Аномалии в ходе мейоза, возникающие под влиянием неблагоприятной погоды, вызывают нарушения в пыльце, но обычно аномальные пыльцевые зерна составляют небольшой процент, что качество пыльцы существенно не снижает.

2. По размерам, всхожести, длине пыльцевых трубок и содержанию углеводов пыльца пихты сибирской, сформированная в несемненный год, не отличается от пыльцы семенных лет.

3. Высокий процент пустых семян в несемненные годы зависит преимущественно от количественного недостатка пыльцы.

Отдел леса Института леса и древесины
им. В. И. Сукачева, Новосибирск

Поступила в редакцию
31/V 1978

ЛИТЕРАТУРА

- Горчаковский П. Л. Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных. — Природа, 1947, № 2, 55—56.
- Горчаковский П. Л. Плодоношение пихтовых древостоев. Сборник науч. трудов Уральск. лесотехн. ин-та. М., 1948, с. 32—43.
- Иващенко М. П., Попов В. В. К вопросу восстановления пихтовых лесов Тубинского массива. — В кн.: Труды СибЛТИ и СибНИИЛХЭ. М.—Л., 1948, с. 8—18.
- Данилов Д. Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаев семян хвойных пород. М.—Л., 1952. 58 с.
- Некрасова Т. П. Семенные годы и проблема урожаев у хвойных древесных пород. — В кн.: Труды по лесному хозяйству. Вып. 3. Новосибирск, 1957, с. 185—191.
- Некрасова Т. П. К вопросу о динамике урожаев у пихты сибирской. — В кн.: Труды по лесному хозяйству Сибири. Вып. 5. Новосибирск, 1960, с. 87—96.

7. Некрасова Т. П. Плодоношение главных лесобразующих пород.— В кн.: Труды по лесному хозяйству Сибири. Вып. 7. Новосибирск, 1962, с. 13—52.
8. Некрасова Т. П., Сакович Н. Г. Плодоношение пихты сибирской.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1958, № 10, 107—116; 1959, № 1, 130—135.
9. Смирнов В. Е. Опыт заготовки семян пихты.— Земельный и лесной работник Сибири, 1929, № 1.
10. Мищенко Б. П. Семеношение пихты сибирской и меры содействия естественному возобновлению в темнохвойных лесах Рудного Алтая. Автореф. канд. дис. Алма-Ата, 1966, 22 с.
11. Sargvas R. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus Silvestris*.— Comm. Inst. Forest. Fenn. Helsinki, 1962, 53, 198 p.
12. Некрасова Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород.— Лесоведение, 1976, № 6, с. 37—43.
13. Chira E. On some biological questions concerning *Picea excelsa* (Lam.) Link. pollen.— Biologia, 1965, 20, 641—653.
14. Eriksson G. Temperature Response of Pollen Mother Cells in *Larix* and its Importance for Pollen Formation.— Studia Forestalia Suecica, Stockholm, 1968, 63, 131.
15. Eriksson G. Low-Temperature Induced Irregularities in Pollen Mother Cells of *Larix leptolepis*.— Studia Forestalia Suecica, 1970, 85, p. 13.
16. Eriksson G., Ekberg I., Jonsson A. Further Studies on meiosis and Pollen Formation in *Larix*.— Studia Forestalia Suecica, 1970, 87, p. 57.
17. Stanley R. G., Linskens H. F. Pollen. Biology, Biochemistry, Management. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 1974, 307 p.
18. Кравченко Л. В., Нестерович Н. Д. Изучение пыльцы хвойных растений.— В кн.: Тезисы докл. XII междунар. ботан. конгресса. Л., «Наука», 1975, с. 332.
19. Методы биохимического исследования растений. Под ред. А. И. Ермакова. 1972, с. 165—166.
20. Купцова Г. М., Николаева А. Н. Биохимическая характеристика пыльцы кедра сибирского.— В кн.: Первая краевая конф. по физиологии и биохимии растений. Красноярск, 1970, с. 54—56.
21. Осетрова Г. В., Кудашова Ф. Н. Углеводный и аминокислотный состав пыльцы кедра сибирского и сосны обыкновенной.— В кн.: Материалы конф. по физиологии и биохимии растений. Красноярск, 1972, с. 41—46.
22. Kiesel A. Beitrag zur Kenntnis der Bestandteile der Pollenkörner von *Pinus silvestris*.— Z. Physiolog. Chem. 1922, 120, 85—90.
23. Iwanami Y. The Starch and the Sugar in the Pollen Grain.— Bot. Mag. (Tokyo), 1956, 69, 91—95.

T. P. Nekrasova

BIOLOGY OF POLLEN OF SIBERIAN FIR

The pollen grains of Siberian Fir (*Abies sibirica* Ldb.) in poor seed year 1977 had the normal sizes, the pollen had good germinative capacity, pollen tube were long and the level of carbohydrates in pollen was as in the good seed years. The empty seeds in this year were produced due to lack of pollen.

УДК 577.3 : 631.0.181.65

И. А. ТЕРСКОВ, Е. А. ВАГАНОВ, Г. И. ЗЫРЯНОВ, В. С. ФИЛИМОНОВ

АНАЛИЗ РОСТА ДЕРЕВА С ПОМОЩЬЮ КРИВЫХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК ПО РАЗМЕРАМ

Прирост древесины зависит от большого числа внутренних и внешних факторов. Формирование годичных колец обусловлено неравномерностью роста дерева в толщину в течение года. Неравномерность распределения свойств древесины внутри отдельных годичных

колец определяет различия в строении клеток (у хвойных в основном трахеид), произведенные кембрием в разное время сезона роста. Основными показателями различий в строении трахеид являются радиальный размер (тангентальный размер внутри годичных колец меняется незначительно) и толщина клеточной стенки. Их соотношение в разных частях годичного кольца неодинаково и определяет многие показатели качества древесины: плотность, пористость, сопротивление сжатию, растяжению и др. [1—4 и др.].

Радиальный размер клеток в пределах годичного кольца в значительной степени варьирует. Соотношение размеров крупных трахеид ранней древесины по сравнению с клетками поздней древесины в ксилеме хвойных изменяется в 2—4 раза [5, 2, 3, 6]. Причем, уменьшение размеров клеток поздней древесины происходит в основном за счет сокращения их радиальных, а не тангентальных размеров [2, 8].

Известно, что размер клеток, формируемых кембрием в ксилеме хвойного дерева, изменяется в ответ на изменение ряда факторов внешней среды [9]. Например, при выращивании в контролируемых условиях саженцев сосны при изменении фотопериода и освещенности наблюдались изменения радиальных размеров клеток древесины [10—13]. Изменения размеров клеток ксилемы отмечены при росте деревьев в различных условиях увлажнения [14—17]. В работах [18, 19] показано, что температура влияет на рост ксилемы и размер клеток. Размер клеток является чувствительным индикатором отклонений в росте, например, при нападении насекомых [20]. Средние размеры клеток в годичных кольцах изменяются в росте дерева под влиянием мелiorативных мероприятий, пожаров и т. д. Кроме того, величина клеток в ксилеме испытывает и возрастные изменения [9, 21].

Таким образом, радиальный размер клеток в годичных кольцах древесины является информативным показателем условий роста древесного растения. Несмотря на доступность и сравнительную простоту методик приготовления срезов древесины, массовый анализ такой анатомической характеристики строения древесины, как размер клеток, во многом затруднен трудоемкостью методов микроскопического анализа. Вне поля зрения исследователей оказались кривые распределения клеток по размерам, полученные для отдельных рядов клеток внутри годичных колец, хотя такие кривые представляют собой зафиксированные в анатомических характеристиках последовательные по сезону изменения скорости роста дерева в толщину. В данной работе изложена методика получения кривых распределения клеток по размерам внутри годичных колец и приведены результаты анализа особенностей внутригодичного роста разных деревьев по этим кривым.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования служили окрашенные срезы древесины хвойных (сосны, пихты, ели, лиственницы), заключенные в глицерин. Готовые препараты анализировали на полуавтоматической установке (рис. 1). Принцип регистрации — линейное преобразование размеров клеток по их последовательному расположению в радиальном ряду внутри годичного кольца в треугольные импульсы напряжения. Для этого использовали электронную схему (рис. 2), на выходе которой сигнал, регистрируемый электронным потенциометром КСП-4 или ЭПП-09, возрастал прямо пропорционально времени (в определенных временных интервалах: 0—3,5 с). Для равномерного перемещения образца в поле зрения микроскопа использовали сканирующий столик микрофотометрического анализатора древесины, ранее примененного для исследования структуры годичных колец древесины [22, 23]. При равномерном перемещении препарата в поле зрения микроскопа (так, чтобы визирная черта не выходила за пределы одного радиального ряда клеток) оператор фиксирует телеграфным ключом («отбивание точки») момент прохождения границ клеточных стенок через черту визира или оптического прицела. Особенность работы электронной схемы состоит в том, что при разомкнутом ключе сигнал на выходе нарастает прямо пропорционально времени (линейный участок заряда

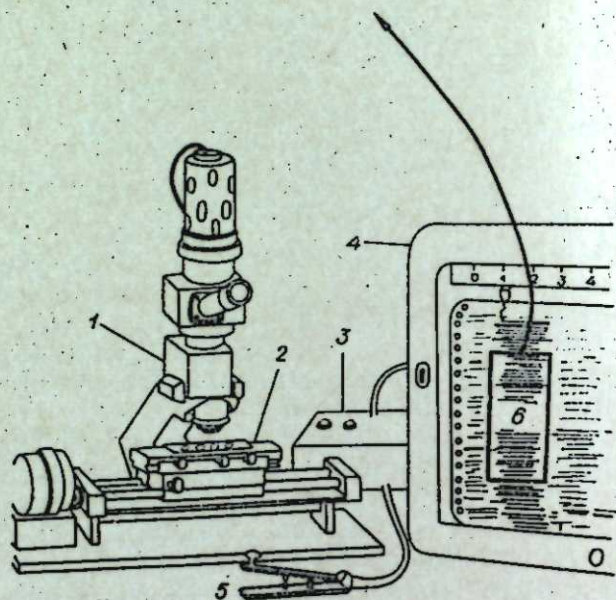
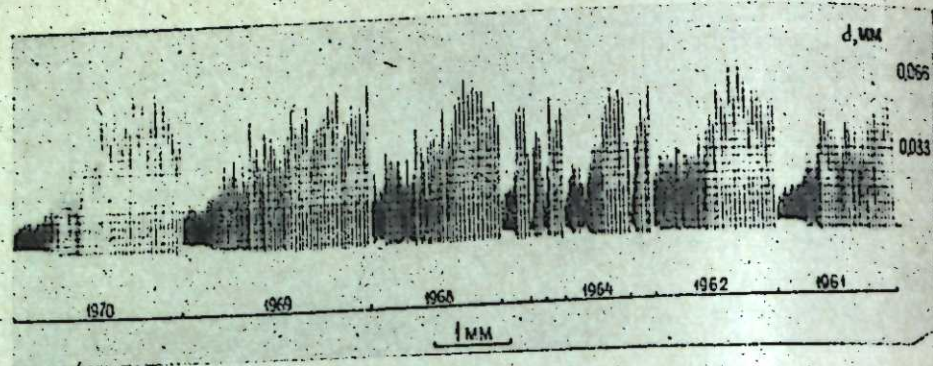


Рис. 1. Общий вид полуавтоматической установки для получения трахеидограмм годичных колец:

1 — микроскоп, 2 — сканирующий столик микрофотометрического анализатора древесины, 3 — блок электронной схемы, 4 — регистрирующий потенциометр, 5 — телеграфный ключ, 6 — кривая изменения размеров клеток. Вверху — типичная трахеидограмма.

емкости), при замыкании ключа происходит мгновенный разряд емкости, и вновь сигнал начинает нарастать прямо пропорционально времени с теми же характеристиками. Использование в схеме реле позволяет устранить влияние времени контакта при замыкании ключа на основные параметры работы схемы. При последовательной регистрации границ клеток в отдельном радиальном ряду для среза древесины на диаграммной ленте потенциометра записывается кривая, содержащая число треугольных пиков, равное числу клеток в радиальном ряду, а абсолютная величина каждого пика равна линейно преобразованному радиальному размеру клетки (рис. 3). При проведении огибающей кривой по вершинам пиков получается кривая распределения клеток по радиальным размерам в пределах годичного кольца.

Кривую распределения радиальных размеров клеток или трахеидограмму, записанную в шкале диаграммной ленты, можно просто преобразовать изменением шкалы в абсолютные значения размеров клеток, поскольку параметры схемы подобраны таким образом, что изменения временных интервалов, соответствующие изменениям размеров клеток, связаны линейно. Применение схемы позволяет сделать линейное преобразование размеров клеток в пропорциональные временные интервалы, которые соответственно переводятся в электрический сигнал. Поэтому шкала диаграммной ленты потенциометра как цифровое выражение сигнала линейно связана с радиальными размерами клеток.

На рис. 3 приведены трахеидограммы одних и тех же радиальных рядов клеток для трех годичных колец среза древесины сосны. Размеры клеток внутри годичных колец (справа от начала годичного кольца к его внешней границе) в отдельных радиальных рядах изменяются закономерно: максимума достигают у внутренней границы

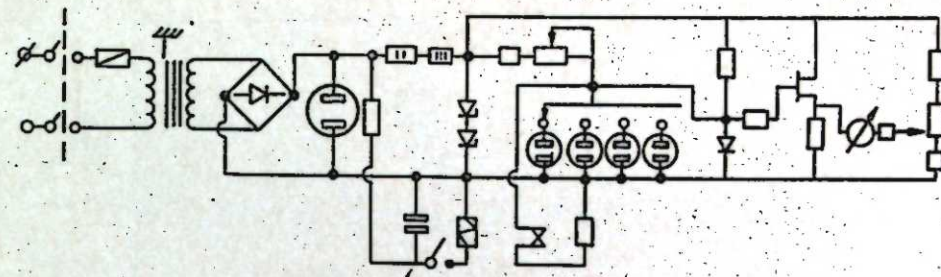


Рис. 2. Электронная схема, используемая при регистрации трахеидограмм.

кольца, непрерывно уменьшаются по мере роста кольца и наименьших размеров достигают у внешней границы. Такой характер изменения размеров клеток в радиальном ряде наблюдается в годичных кольцах всех исследованных хвойных пород деревьев. Наряду с общей тенденцией уменьшения размеров клеток можно заметить локальные колебания размеров, которые носят объективный характер. Кривая внизу на рис. 3 показывает, что не только абсолютные размеры клеток снимаются довольно точно (ошибка возрастает в основном на клетках самых последних рядов поздней древесины), но и четко выявляется характер изменения размеров в пределах отдельного годичного кольца. Например, для данного радиального ряда клеток в первом годичном кольце характерно наличие локального увеличения в размерах клеток в районе поздней древесины, для второго — несколько локальных минимумов и максимумов размеров на участке ранней древесины, для третьего — заметное уменьшение в размерах после прироста трех первых клеток годичного кольца.

Оценка относительной ошибки измерения радиальных размеров клеток на полуавтоматической установке показывает, что размеры клеток в диапазоне их изменения (0,015—0,060 мм) внутри годичных колец измеряются с точностью 5—7%.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 4 приведены трахеидограммы одних и тех же годичных колец среза древесины сосны, полученные для четырех разных радиальных рядов клеток. Заметны отличия как в абсолютной величине клеток в отдельных частях годичных колец, так и в направлениях локальных изменений размеров клеток. Однако общий характер изменений размеров клеток, создающий специфику структуры годичного кольца, четко подчеркивается всеми четырьмя трахеидограммами. Например, годичное кольцо 1966 г. имеет широкую зону с меньшими размерами клеток в самом центре кольца, в годичном кольце 1967 г. наблюдается довольно резкое увеличение размеров клеток (локальный максимум) в самом начале второй половины кольца, для годичного кольца 1968 г. характерны незначительное уменьшение размеров клеток в зоне ранней древесины и малая доля клеток с меньшими размерами в зоне поздней древесины. Сходный с кольцом 1968 г. характер имеют и изменения размеров клеток в пределах годичного кольца 1969 г.

Сопоставление трахеидограмм нескольких (как правило, достаточно четырех-пяти) рядов клеток в годичных кольцах дает возможность вывести среднюю трахеидограмму, характеризующую изменения размеров клеток для годичного кольца в целом (рис. 4, б). Анализ большого числа срезов и их трахеидограмм показал, что такие средние кривые представляют структуру годичного кольца и характерны году формирования годичного кольца данного среза. Наличие локальных максимумов и минимумов на средних трахеидограммах носит объективный характер и обусловлено синхронизированным по тангентальной линии в годичном кольце увеличением или уменьшением размеров клеток в разных радиальных рядах.

Ранее, используя в анализе структуры годичных колец рефлектограммы древесных образцов [22, 24], мы показали, что кривая отражения света внутри годичного кольца хорошо коррелирует с распре-

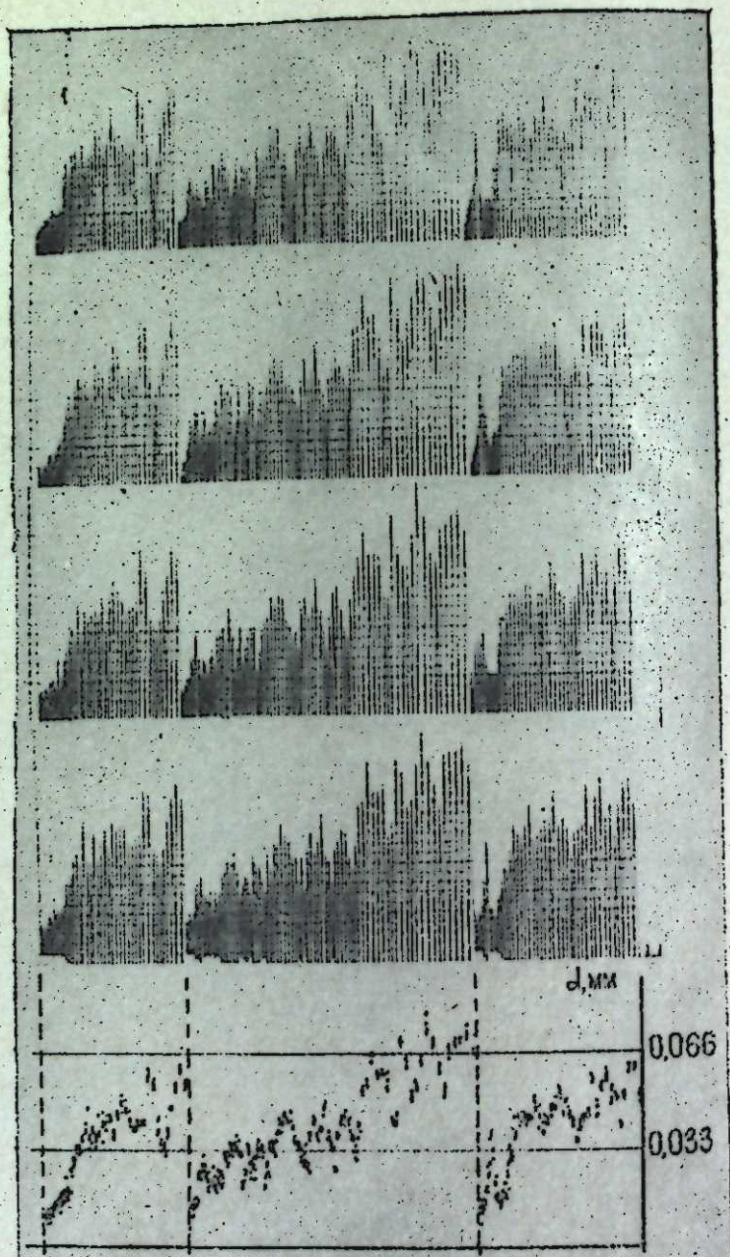


Рис. 3. Трахеидограммы одного ряда клеток для трех годовичных колец древесины сосны (в четырех повторностях) — сверху и средняя трахеидограмма по сумме четырех повторностей — внизу.

делением пористости и плотности древесины, а локальные максимумы и минимумы рефлектограмм отдельных годовичных колец фиксируют изменения в ходе метеорологических условий сезона роста дерева в определенном году. Сопоставление рефлектограмм годовичных колец одного года формирования у разных деревьев одной породы показало, что характерные локальные минимумы и максимумы пористости и плотности древесины внутри колец приходятся на одни и те же участки [22]. Таким образом, сезонный рост деревьев с различным абсолютным приростом (разной шириной годовичных колец) имеет параллельный ход, и наиболее резкие отклонения метеорологических элементов сходным

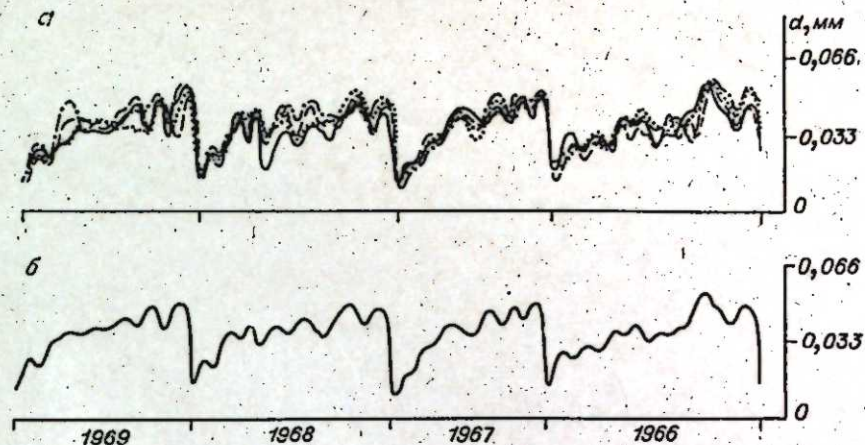


Рис. 4. Типичные сглаженные трахеидограммы четырех разных рядов клеток в годовичных кольцах одного среза древесины (а) и средняя трахеидограмма (б).

образом фиксируются в структуре годовичных колец разных деревьев. При сравнении рефлектограмм с трахеидограммами тех же годовичных колец (рис. 5) видно, что закономерное уменьшение пористости древесины внутри годовичных колец от внутренней границы кольца к внешней идет параллельно уменьшению размеров клеток. Многие локальные минимумы пористости на рефлектограммах обусловлены локальными уменьшениями размеров клеток (такие изменения внутреннего строения годовичных колец отмечены на рис. 5 стрелками). В зоне ранней древесины пористость годовичного кольца максимальна и размеры клеток наибольшие. В зоне поздней древесины пористость быстрее достигает более полого и минимальных величин трахеидограмма достигает, как правило, для самых крайних клеток годовичного кольца. Однако связь между пористостью и размерами клеток не строго однозначна. Например, пористость поздней зоны может быть близка к постоянной величине (см. рис. 5), а размер клеток будет непрерывно уменьшаться. Кроме того, пористость годовичных колец вблизи сердцевинной стволы в среднем может быть выше, чем пористость периферических колец, а размер клеток — меньше. Это объясняется тем, что пористость древесины зависит не только от размеров клеток, но и от толщины клеточной стенки, которая может меняться независимо от изменений размеров клеток [11], хотя в общем случае коррелирует с ними и внутри кольца имеет тенденцию увеличиваться от внутренней границы кольца к внешней.

В сравнительном анализе трахеидограмм годовичных колец одного года формирования у разных деревьев одной породы в древесное использован прием расположения кривых в секторе заданного угла, ранее примененный нами в сравнительном анализе рефлектограмм годовичных колец [22, 23]. На рис. 6 приведены трахеидограммы годовичных колец сосны и ели из одних условий произрастания. Кривые разных деревьев в один и те же годы подобны. Это подобие, как и в случае анализа рефлектограмм, проявляется в одинаковом относительном расположении специфических локальных минимумов и максимумов изменений размеров клеток внутри годовичных колец. Поскольку такие специфические изменения кривой размеров клеток соотносятся с определенными условиями роста и соответственно с периодами сезона, то можно полагать, что абсолютная величина прироста за сезон (ширина годовичного кольца) жестко не связана с продолжительностью сезонного роста,

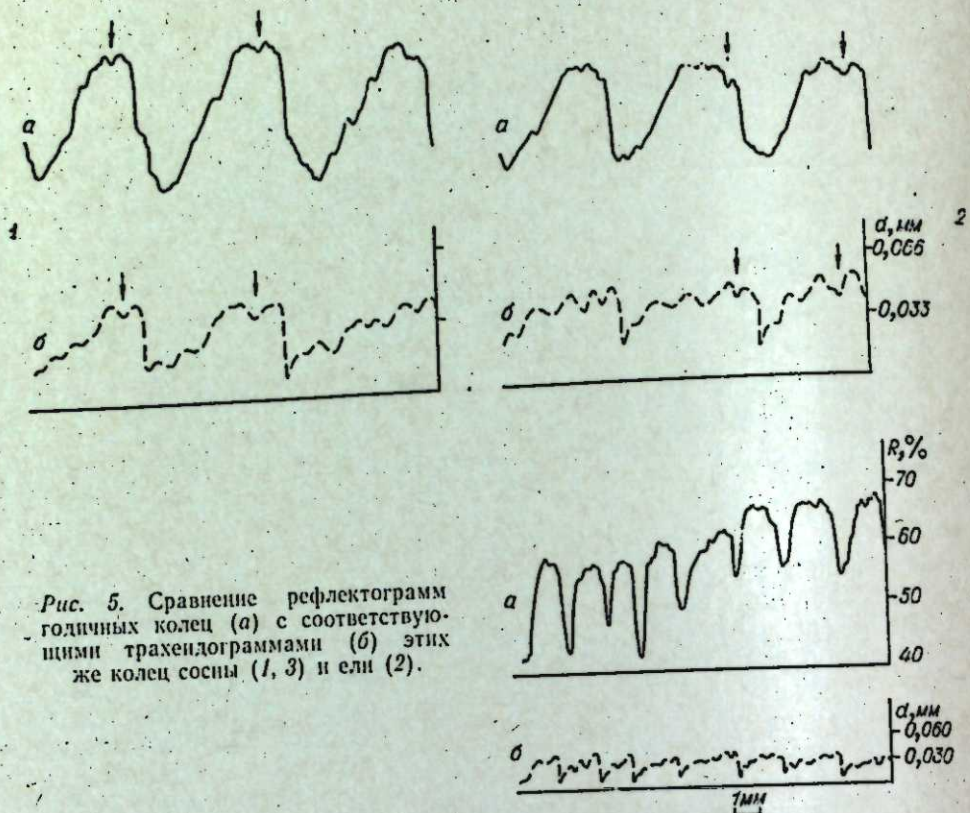


Рис. 5. Сравнение рефлектограмм годовичных колец (а) с соответствующими трахеидограммами (б) этих же колец сосны (1, 3) и ели (2).

которая у быстрорастущих и медленно растущих экземпляров приблизительно одинакова. Кроме того, из сопоставления структуры годовичных колец деревьев с разной энергией роста очевидно, что более интенсивный прирост древесины в стволе быстрорастущего дерева определяется большей интенсивностью формирования отдельных клеток в ксилеме, а не большей продолжительностью сезона роста дерева. Действительно, за определенный промежуток сезона в годовичном кольце одного дерева формируется 8—10 клеток, в стволе другого — только 3—4, причем средний размер клеток для анализируемого участка годовичных колец приблизительно одинаков.

Изменения размеров клеток в радиальных рядах в пределах годовичного кольца как бы последовательно фиксируют изменения в активности камбия и интенсивности роста клеток растяжением. Действительно, процесс формирования отдельной клетки хвойных грубо можно разбить на три фазы, которые проходит каждая ксилемная клетка: фазы деления, растяжения и утолщения клеточной стенки. Радиальный размер клетки зависит от ее исходной величины, а также от интенсивности и продолжительности фазы растяжения. В тенденции уменьшения радиальных размеров клеток при перемещении от внутренней границы годовичного кольца к внешней (что хорошо обнаруживается трахеидограммой) отражаются закономерные изменения интенсивности роста клеток растяжением. Наши данные (рис. 7), как и данные других авторов, показывают, что величина годовичного прироста коррелирует с числом клеток в годовичном кольце, т. е. сокращение или увеличение прироста происходит в основном за счет изменения числа клеток, а не изменения их средних размеров. Анализ трахеидограмм показывает, что средний размер клеток в годовичных кольцах разной ширины на некотором расстоянии от сердцевины ствола, когда практически не сказываются возрастные изменения, приблизительно одинаков. Сопоставление

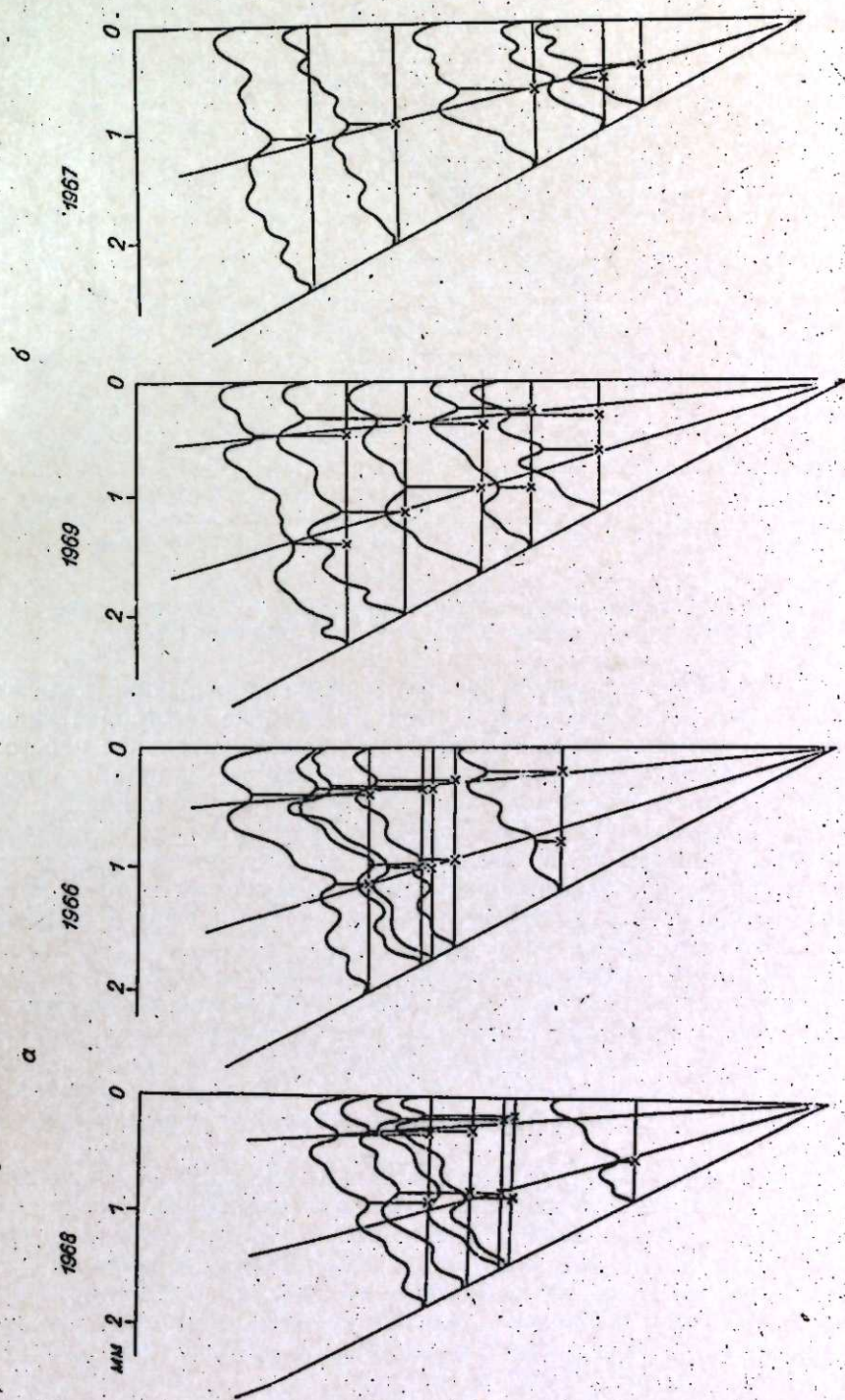


Рис. 6. Пример сравнительного анализа трахеидограмм годовичных колец одного года формирования у разных деревьев в древостое сосны (а) и ели (б).

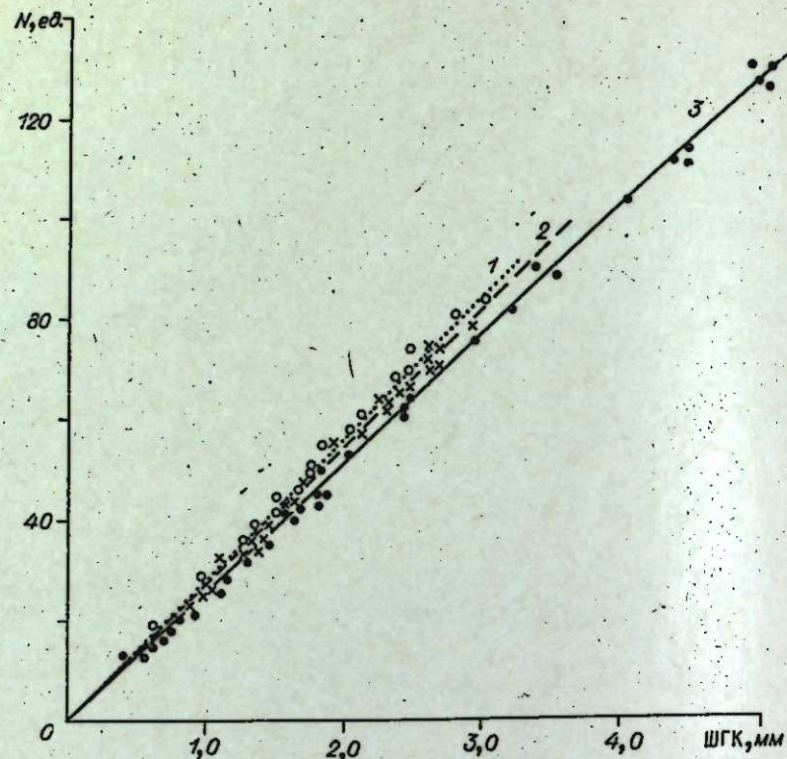


Рис. 7. Зависимость числа клеток в годичном кольце от его ширины для исследованных деревьев сосны (1), ели (2) и лиственницы (3).

трахеидограмм годичных колец быстро- и медленно растущих деревьев одного древостоя показывает, что в годичном кольце быстрорастущего дерева за один и тот же промежуток времени (относительное расстояние от одного специфического минимума до другого, например) продуцируется большее количество трахеид, чем у медленно растущего дерева. То есть при одинаковых средних размерах клеток в кольцах получается, что быстрорастущие и медленно растущие деревья отличаются в первую очередь скоростью продукции клеток. Следствием этого является и большая скорость роста за счет растяжения клеток в широких годичных кольцах по сравнению с узкими.

Трахеидограмма годичного кольца обнаруживает внутрисезонные колебания размеров клеток ксилемы по мере формирования годичного кольца. В отличие от рефлектограммы она одновременно позволяет измерять три параметра структуры: ширину годичных колец, число и размер клеток, т. е. параметры, более непосредственно связанные с ростом ксилемы путем деления камбиальных клеток и ростом за счет растяжения.

Трахеидограмма является перспективным объектом исследования клеточных процессов роста ксилемы и дерева в толщину. Представление радиальных размеров клеток в виде электрических импульсов позволяет в анализе роста годичных колец использовать вычислительную технику для автоматической обработки материала, а сами кривые дают интересный фактический материал для математического описания процессов клеточного роста в ксилеме и влияния на этот процесс факторов внешней среды.

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

Поступила в редакцию
3/IV 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Вихров В. Е. Влияние процента поздней части годичного слоя на крепость древесины сосны.— «Лесн. индустрия», 1938, вып. 10.
2. Вихров В. Е. Микроскопическое строение годичного слоя сибирской лиственницы.— Докл. АН СССР, 1947, 58, вып. 8, 1801—1803.
3. Вихров В. Е. Строение и физико-механические свойства ранней и поздней древесины сибирской лиственницы. Труды Ин-та леса. Т. 4. М., 1949, с. 174—194.
4. Стрекаловский Н. И. Физико-механические свойства древесины северной ели.— Труды Ин-та леса. Т. 4. М., 1949, с. 102—107.
5. Ванин С. И. Древесиноведение. Л., Гослестехиздат, 1949. 472 с.
6. Москалева В. Е. Строение древесины и его изменение при физических и механических воздействиях. М., Изд-во АН СССР, 1957. 166 с.
7. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М., Изд-во АН СССР, 1954. 308 с.
8. Левченко В. П. Строение и физико-механические свойства древесины лиственницы европейской, произрастающей в культурах Украинской ССР. Автореф. дис. Киев, 1956. 23 с.
9. Силлот Э. Морфогенез растений. М., Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с.
10. Larson P. P. A physiological consideration of springwood. Summerwood transition in red pine.— Forest Sci., 1960, N 6, 110—122.
11. Larson P. P. Some indirect effects of environment on wood formation.— In: Formation Wood in Forest Trees, Acad. press. N. Y.— London, 1964, p. 345—365.
12. Molski B., Relawski W. Wstepne badania anatomiczne proceru ksrtaltowania sie drewna pornego W., sloju rocznym" siewek modrsewia (Larix europea P. C.) w zwiaskuz wasunkami dlugosci oswietlenia driennego.— Acta Soc. Bot. Polon., 1957, 27, 1, 83—102.
13. Relawski W., Wodricki T. Roznicomanie sloja drewna siewek swierka pospotego (Picea excelsa L. K.) w zwiaskuz z rytmiem driennego oswietlenia.— Folia forest. polon., 1960, A, N 2, 113—121.
14. Kozlowski T. T. Water relations and growth of thees.— J. Forestry, 1958, 56, N 7, 498—503.
15. Krans I. F., Spurr S. H. Relationship of soil moisture to the spring wood—summer wood transition in South Michigan red pine.— J. Forest., 1961, 59, 7, 510—511.
16. Smith D. M., Wilsie M. C. Some anatomical responses of loblolly pine to soil—water deficiencies.— TAPPI, 1961, 44.
17. Zahner R., Lotan T. E., Barghman W. D. Earlywood—latewood features of red pine growth under simulated drought and irrigation.— Forest Sci., 1964, 10, 3, 361—370.
18. Jenkins P. R. Influence of temperature change on wood formation in Pinus radiata grown in controlled environments.— N. Z. J. Bot., 1975, 13, 4, 579—592.
19. Larson P. P. Effects of temperature on the growth and wood formation of ten Pinus resinosa sources.— Silvae genet., 1967, 16, 2, 56—65.
20. Alan G., Harper B. A. Defoliation: its effect upon the growth and stucture of the wood of larix.— Ann of Bot., 1913, 27, 58.
21. Kozlowski T. T. The growth and development of trees, vol. II. Cambial growth, root growth and reproductive growth. Acad. press. N. Y.— London, 1971.
22. Ваганов Е. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск, «Наука», 1977. 95 с.
23. Спиров В. В., Терсков И. А. Микрофотометрический анализатор древесины.— Лесоведение, 1973, № 5, с. 63—68.
24. Терсков И. А., Ваганов Е. А. Структура годичного кольца как экологическая характеристика роста дерева.— Лесоведение, 1977, № 5, 86—91.

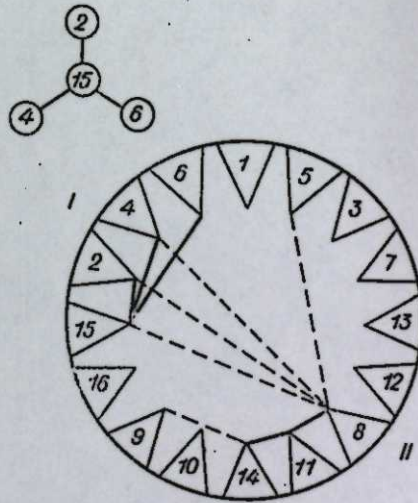
I. A. Terskov, E. A. Vaganov, G. I. Zyrjanov,
V. S. Philimonov

THE USE OF THE CELL SIRE DISTRIBUTION CURVES FOR TREE GROWTH ANALYSIS

A new semiautomatic machine devised for the registration of the cellsire distribution curves within a single annual ring is described. These curves allowed to conduct a comparative analysis of the tree-ring structure of conifer's wood used the three parameters: tree-ring width, number and sire of tracheids. It is showed that distribution curves are a characteristic of the year of tree growth. In the year under investigation the growth peculiarities determine the specific characteristics of distribution curves and the similarity of curves

Матрица достоверных коэффициентов корреляции злаково-полюнно-караганниковой степи

Номер кода	Вид	15	2	4	6	1	5	3	7	13	12	8	11	14	10	9	16
15	<i>Stipa glareosa</i> P. Smirn.	XXX XXX	0,84	0,61	0,50	0,22	0,39		0,38	0,24		-0,55	-0,22				
2	<i>Artemisia frigida</i> Willd.		XXX XXX						0,33	-0,15	-0,13	-0,64	0,21	-0,14			0,35
4	<i>Allium tenuissimum</i> L.			XXX XXX			0,25					-0,75	-0,25				
6	<i>Convolvulus ammanii</i> Desr.				XXX XXX							-0,29		0,35		-0,22	
1	<i>Astragalus stenoceras</i> C. A. Mey.					XXX XXX	0,30			0,21	0,34	-0,29	-0,17	-0,35			
5	<i>Carex duriuscula</i> C. A. Mey.					XXX XXX					0,17	-0,43					0,16
3	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.							XXX XXX									0,22
7	<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC.								XXX XXX	0,39	0,37	-0,25	-0,17			0,16	
13	<i>Parmelia vagans</i> Nyl.									XXX XXX	0,31	-0,26			0,24		
12	<i>Dontostemon perennis</i> C. A. Mey.										XXX XXX						
8	<i>Chenopodium aristatum</i> L.											XXX XXX	0,46		-0,20	0,21	
11	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.												XXX XXX	0,51		0,20	0,20
14	<i>Potentilla acaulis</i> L.													XXX XXX		-0,48	
10	<i>Gypsophila desertorum</i> (Bunge) Fenzl														XXX XXX		-0,26
9	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.															XXX XXX	
16	<i>Stipa krylovii</i> Roshev.																XXX XXX

 $|r| \geq 0,4$

II 8 — 11 — 14

Примечание. Схемы плеяд на уровне сечения $C \geq 0,4$ корреляционного цилиндра (1-16 — порядковые номера членов плеяд, 1-11 — номера плеяд). Все коэффициенты на уровне доверительной вероятности $P=0,95$, ————— положительные взаимосвязи; - - - - - отрицательные взаимосвязи.

широко
АССР.
сооб-
таеа).
ы сооб-
ических
сопря-

Герезни
атериа-
ние со-
видов
четание
ти кур-
траво-
Cleisto-
ерофит-
титель-
чаных)

алнстые
ни зало-
ктивное
ть учет-
наковых
же при
разме-
лов, что
состава
372 пло-
их сосу-

ритерий
машине
итов на
 $P=0,95$
жители-
х видов
4].
Плея-
нительно
0,5, мы

of the different trooping are formed in one year. The distribution curves are considered as the en

распр
В За
щест
Е
щест
и гео
жени
А
Бару
ла тр
ставл
на 10
злако
тины
стоя
genes
ные
ность
малог
В
подго
жены
покр
ных п
степе
общер
ром
связа
траво
щадог
дисть
М
досто
БЭСМ
досто
были
ных
испол
В
ды
сопря

Характеристика видов					
№	1	2	3	4	5
1					
2					
3					
4					
5					
6					
7					
8					
9					
10					
11					
12					
13					
14					
15					
16					
17					
18					
19					
20					

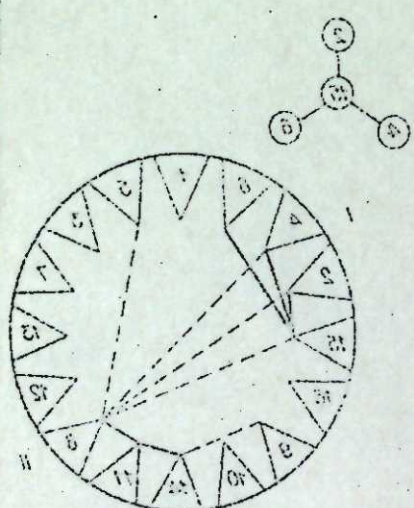


Таблица 1
Зависимость крепости и мощности плеяд от уровней значений коэффициентов корреляции

Показатель	Плеяды	Уровень значений коэффициентов корреляции	
		≥ 0,4	≥ 0,5
Крепость плеяд (D)	I	0,65	0,65
	II	0,49	0,51
Мощность плеяд (G)	I	4	4
	II	3	2
Число межплеядных отрицательных связей	I	3	—
	II	3	—

остановились на значении $C \geq 0,4$. Выбор именно этого уровня диктуется наиболее отчетливым вырисовыванием групп взаимосопряженных видов (плеяд), сравнением значений крепости (D) плеяд и их мощности (G), достаточно высоким значением положительных коэффициентов и наличием отрицательных межплеядных связей (табл. 1).

Схемы плеяд на отмеченном выше уровне корреляционного цилиндра с соответствующими изменениями в матрице достоверных коэффициентов отражены в табл. 2. Первая плеяда состоит из четырех видов — *Stipa glareosa*, *Allium tenuissimum*, *Artemisia frigida*, *Convolvulus ammanii*, вторая плеяда — из трех видов; *Cleistogenes squarrosa*, *Potentilla acaulis*, *Chenopodium aristatum*. Из семи видов, вошедших в плеяды, три вида являются устойчивыми доминантами (*Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Stipa glareosa*), остальные четыре вида могут быть отнесены к субдоминантам или ассекторным видам с высокой степенью постоянства. Однако в целом небольшое число видов (7 видов из 58 зарегистрированных) в отмеченных двух плеядах подчеркивают очень слабые ценогенетические связи в степных сообществах. Анализ биоэкологических особенностей видов (табл. 3), входящих в плеяды, позволил дать следующую характеристику каждой плеяде.

1. Наиболее четко выделяется группа видов с центральным связывающим видом *Stipa glareosa*. В этой группе отмечается отбор тех видов, экологические особенности которых наиболее отвечают приспособленности к пастбищному влиянию, экстремальным условиям сухости климата, бедности и щербистости почвенного покрова. Это ксерофитные стержне-кисте-короткокорневищные травянистые многолетники, со стелющимися генеративными побегами, с густым опушением или с глянцевой кожистой кутикулой. Виды с достаточно высокой отаваактивностью, укороченным фенологическим циклом развития (*Stipa glareosa*, *Allium tenuissimum*) или же растянутым поэтапным типом генерации (*Gypsophila desertorum*, *Convolvulus ammanii*).

Мочковатая корневая система плотнодерновинного злака *Stipa glareosa*, мощное развитие плагиотропных побегов ксерофитного полукустарничка *Artemisia frigida* и *Convolvulus ammanii*, плотное срастание луковиц и образование корневищных или дерновинно-подобных биоэкологических форм у *Allium tenuissimum* способствует нормальному развитию этих растений на уплотненном сухом субстрате. Эти виды образуют цельную группу, наиболее отвечающую природе пустынных ковыльковых степей Северо-Западной Монголии; они наиболее тесно сопряжены (D и G — наибольшие, соответственно 0,65 и 4), по ареалу — дауро-монгольские, центральноазиатские.

2. Не менее резко очерчена вторая группа, объединяющая виды псаммопетрофильной экологии, приспособленные к легким, поверхностно рыхловатым почвам. Виды этой плеяды: стержне-короткокорневищ-

Таблица 3

Состав плеяд и некоторые биологические свойства входящих в них видов

Плеяда	Вид	Жизненная форма	Тип корневой системы	Биологический тип	Способ размножения	Экологическая группа	Тип ареала
I	<i>Stipa glareosa</i>	Травянистый многолетник	Мочковатый	ГКФ	Семенное	X	Центральноазиатский
	<i>Convolvulus ammanii</i>	То же	Стержне-кистекорневой	ХФ	»	X	Дауро-монгольский
	<i>Allium tenuissimum</i>	»	Короткокорневичный	ГФ	»	ХР	Дауро-монгольский
	<i>Artemisia frigida</i>	Полукустарничек	Стержне-кистекорневой	ХФ	Семенное и вегетативное	X	Голарктический
II	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	Травянистый многолетник	Мочковатый	ГКФ	Семенное	X	Евразийский
	<i>Potentilla acaulis</i>	То же	Короткокорневично-стержневой	ХФ	Семенное и вегетативное	X	Голарктический
	<i>Chenopodium aristatum</i>	Однолетник	Стержневой	ТФ	Семенное	X	Евразийский

Примечание. ХФ — хамефиты; ГКФ — гемикриптофиты; ГФ — геофиты; ТФ — терофиты; Х — ксерофиты; ХР — ксеропетрофиты.

ный многолетник *Potentilla acaulis*, рыхлокустовой злак *Cleistogenes squarrosa* и однолетник *Chenopodium aristatum* — легко возобновляются семенами. *Potentilla acaulis*, поселяясь на легких песчаных субстратах, характеризуется «усиленным плагиотропным ростом подземной части побега, образующим иногда значительные по величине подземные плагиотропные побеги — корневища» [6, с. 29]. Широкое распространение в степных сообществах Забайкалья такого рода приспособлений корневищных двудольных отмечает А. А. Горшкова [7].

Рыхлокустовой злак *Cleistogenes squarrosa* господствует в производных, вторичных сообществах, давая почти чистые полынно-змеевковые сообщества. Одной из причин устойчивости к выпасу змеевки считается ее низкорослость и худшее отрастание в отаве после отчуждения, ибо быстроотрастающие в отаве дерновинные злаки (*Stipa krylovii*, *Stipa glareosa*) сильнее стравливаются и в первую очередь выпадают из травостоя [8]. По нашим наблюдениям, моноциклический рыхлокустовой злак *Cleistogenes squarrosa*, показывает, наоборот, достаточно высокую энергию отрастания в отаве, в целом не уступающую ковылям. По-видимому, такая высокая способность возобновления змеевки объясняется произрастанием ее на песчаных, мелкоземистых субстратах, площади которых увеличиваются в результате деструктивных нарушений поверхностного почвенного покрова на определенных ступенях пастбищной дигрессии. Третий компонент плеяды *Chenopodium aristatum* — почти со всеми видами имеет отрицательные достоверные связи (см. табл. 2). В работах ряда исследователей виды с одними отрицательными связями рассматриваются как фитоценотически изолированные в данном ценозе [9—11]. «Это могут быть виды как новые для данных условий, только еще внедряющиеся, так и виды, обреченные на вытеснение в ходе сукцессии», — отмечают Н. Н. Лашинский, А. В. Ронгинская [9, с. 140]. Действительно, марь остистая (*Chenopodium aristatum*) является видом независимого распределения, как сорное растение занимает свободные ниши в благоприятные годы. Виды этой плеяды с широким голарктическим, евразийским типом ареала. Крепость связей второй плеяды составляет 0,49.

Четкое отделение второй плеяды отрицательными связями от первой (см. табл. 2) показывает ее фитоценотическую и экологическую обособленность. В сукцессионной динамике по пастбищной дигрессии доля участия второй плеяды заметно повышается, тогда как первая — близка к коренному типу.

Caragana pugnata, являясь эдификатором сообщества, оказывает существенное влияние в целом на фитоценоз, на особенности сложения горизонтальной структуры травостоя. Песчано-мелкоземистые скопления близ кустов караганы, дополнительное затенение создают некоторое гидротермическое преимущество по сравнению с участками вне непосредственного влияния караганы, и в результате возникает своеобразная (в смысле происхождения, по Е. М. Лавренко [12]) эолово-фитогенная мозаичность сообщества. Горизонтальная неоднородность травостоя, обусловленная в большей мере влиянием караганы, существенно влияет на характер межвидовой сопряженности. При наличии мощного эдификатора «полученные коэффициенты корреляции трактовать как причинные связи не всегда верно», указывает В. И. Василевич [1, с. 124], ибо сравниваемые виды, между которыми наблюдается корреляция, могут находиться под воздействием общих, более мощных экологических факторов.

Для выяснения причин, вызывающих взаимосвязи, Коул [13], Василевич [1] предлагают метод частных сопряженностей, позволяющий оценить роль вида, по которому проведено деление при определении коэффициентов полной сопряженности. Все площадки, на основе которых вычисляли коэффициенты полной сопряженности, были разбиты

на две части: 1) с *Caragana pygmaea*, в зоне активного влияния караганы, в одном метре по радиусу от куста; 2) без *Caragana pygmaea*, более удаленные от караганы. Затем вычислили обычным путем сопряженности на каждой группе площадок, полученные коэффициенты являются частными.

Анализ видового состава травостоя методом частных сопряженностей в основном указал на их независимое распределение (коэффициенты частных сопряженностей C_+ и C_- близки по значению). Но для ряда видов (*Carex duriuscula*, *Chenopodium aristatum*, *Parmelia vagans*, *Dontostemon perennis*, *Astragalus stenoceras*) отмечены достоверные отличия коэффициентов частных сопряженностей. Следовательно, распределение данных видов в какой-то мере зависит от караганы. Сочетания этих видов на мелкоземистых песчаных навеваниях близ кустов *Caragana pygmaea* и создают горизонтальную неоднородность травостоя, своеобразную мозаичность сообщества.

Разделение видового состава на две плеяды говорит о гетерогенности флоры и растительных сообществ. В отмеченных выше плеядах намечаются виды с наибольшим числом связей (ядра плеяд). В первой плеяде — *Stipa glareosa*, во второй — *Cleistogenes squarrosa*. В какой-то мере их можно отнести к «верным видам» Браун-Бланке («дифференциальным», по Раменскому). Таким образом, по Браун-Бланке можно выделить две ассоциации: а) лапчатково-змеевковая, б) луково-пыльничково-ковыльковая. Полученные комплексы очень интересны. Первая с учетом наиболее близких к ней межплеядных видов — *Stipa krylovii* и *Agropyron cristatum* (см. табл. 2) как бы представляет основное генетическое ядро южносибирских дерновинно-злаковых настоящих степей, вторая — живой осколок пустынных ковыльковых степей центрально-азиатского типа. Анализируя распространение пустынно-степных комплексов в пределы Южной Сибири, В. И. Грубов отмечает, что в «периоды потепления и усиления аридизации климата («ксеротермический период») пустынные ксерофиты проникали далеко на север... Следы этого мы видим не только в изолированных местобитаниях отдельных пустынных видов среди горных поднятий и степных ценозов севера МНР и далеко на севере Восточной Сибири, но и в наличии целых пустынных группировок в верховьях Енисея, в Туве, Алтае» [14, с. 53]. Реликтовый характер исследуемого комплекса подтверждают столь типичные в сообществе компоненты зональных пустынных степей *Astragalus monophyllus*, *Allium mongolicum*, *Scorzonera ikonnikovii*, *Gypsophila desertorum*, *Convolvulus ammannii* и др. [15—17]. Интересно отметить присутствие в составе травостоя *Artemisia caespitosa*, ареал которой А. А. Юнатов [18] ограничивает лишь пустынными степями Центральной Азии.

Таким образом, через биологическую и экологическую специфику состава плеяд, характер и своеобразие сопутствующего видового состава выясняется и фитоценотический смысл сообществ. Выявленные плеяды вскрывают былые связи степей Тувы с пустынями Центральной Азии. Степи Тувинской котловины в ходе естественного развития (филогенеза) аккумулировали в себе своеобразие пустынных степей Монголии и южносибирских дерновинно-злаковых настоящих степей. Современное их состояние — характерные для Тувы злаково-пыльничково-караганиковые степи — качественно новое образование, впервые описанное К. А. Соболевской [19].

Методы сопряженного анализа не только помогли определить экологический механизм объединения близких видов, дали богатую информацию о внутренней структуре сообщества, но и вскрыли их былые географические связи.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
31/Х 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969. 231 с.
2. Миркин Б. М., Денисова А. В. Опыт изучения сопряженности между видами луговых ценозов с использованием коэффициента Коула. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, XXIV, вып. 5, с. 85—95.
3. Зверева Г. А., Еременко В. П. Анализ сопряженностей видов полынно-типчаковой хакаской степи. — Экология, 1975, № 6, с. 36—42.
4. Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Изд. ЛГУ, 1960, с. 27—36.
5. Ипатов В. С. О понятии фитоценоза и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вести. ЛГУ, 1966, 15, с. 56—61.
6. Рециков М. А. Степи Западного Забайкалья. М., Изд-во АН СССР, 1961. 172 с.
7. Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М., «Наука», 1966. 276 с.
8. Мирошниченко Ю. М. Динамика продуктивности и отавность фитоценозов в степях МНР. — В кн.: Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. Улан-Удэ, 1973, с. 123—134.
9. Лащинский Н. Н., Ронгинская А. В. Анализ структуры травяного покрова соснового леса. — В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, «Наука», 1971, с. 135—162.
10. Нешатаев Ю. П., Шапошникова Е. С. Межвидовые сопряженности и их значение для выделения лесных ассоциаций. — Вести. ЛГУ, 1976, 15, с. 48—57.
11. Еременко В. П. О разногодичной сопряженности между видами полынно-типчаковой степи с подсевом люцерны на территории Минусинской котловины. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1977, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.
12. Лавренко Е. М. О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с деятельностью ветра, и жизнедеятельности караган. — В кн.: Вопросы географии. М., 1951, сб. 24, с. 192—204.
13. Cole C. The measurement of interspecific association. — Ecology, 1949, 30, 4, 411—424.
14. Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. монгольск. комис., вып. 67. М.—Л., Изд. АН СССР, 1955. 308 с.
15. Юнатов А. А. Основные черты растительности покрова Монгольской Народной Республики. Тр. монгольск. комис., вып. 39. М.—Л., 1950. 223 с.
16. Соболевская К. А. Основные моменты формирования флоры и растительности Тувы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. III. М.—Л., Изд. АН СССР, 1958, с. 249—315.
17. Тимохина С. А., Ханмичун В. М. Об *Allium mongolicum* Regel во флоре Тувинской АССР. — Бот. ж., 1976, 62, 1, с. 82—84.
18. Юнатов А. А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. — В кн.: Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, вып. 4. Л., «Наука», 1974. 132 с.
19. Соболевская К. А. Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 140 с.

V. B. Namzalov

ON SOME PECULIARITIES OF THE STRUCTURE OF CEREAL-WORMWOOD-PEASHRUB STEPPE IN EASTERN TUVVA

This paper presents the results of the analysis of conjugation of cereal-wormwood-peashrub steppe species. To analyse the structure, alternative and specific conjugation methods are used. The character of connections is determined according to Cole's formula. Two species groups are singled out. Of the peculiarities of biocoenotic properties of species the ecological, successive and coenotic sense of species groups is explained. The methods of specific conjugations gave the additional information about the internal structure of community, the nature of mosaic structure stipulated by the community edifier, *caragana pygmaea*.

на две части: 1) с *Caragana pugnata*, в зоне активного влияния караганы, в одном метре по радиусу от куста; 2) без *Caragana pugnata*, более удаленные от караганы. Затем вычислили обычным путем сопряженности на каждой группе площадок, полученные коэффициенты являются частными.

Анализ видового состава травостоя методом частных сопряженностей в основном указал на их независимое распределение (коэффициенты частных сопряженностей C_+ и C_- близки по значению). Но для ряда видов (*Carex duriuscula*, *Chenopodium aristatum*, *Parmelia vagans*, *Dontostemon perennis*, *Astragalus stenoceras*) отмечены достоверные отличия коэффициентов частных сопряженностей. Следовательно, распределение данных видов в какой-то мере зависит от караганы. Сочетания этих видов на мелкоземистых песчаных навеваниях близ кустов *Caragana pugnata* и создают горизонтальную неоднородность травостоя, своеобразную мозаичность сообщества.

Разделение видового состава на две плеяды говорит о гетерогенности флоры и растительных сообществ. В отмеченных выше плеядах намечаются виды с наибольшим числом связей (ядра плеяд). В первой плеяде — *Stipa glareosa*, во второй — *Cleistogenes squarrosa*. В какой-то мере их можно отнести к «верным видам» Браун-Бланке («дифференциальным», по Раменскому). Таким образом, по Браун-Бланке можно выделить две ассоциации: а) лапчатково-змеевковая, б) луково-полюнниковыльковая. Полученные комплексы очень интересны. Первая с учетом наиболее близких к ней межплеядных видов — *Stipa krylovii* и *Agropyron cristatum* (см. табл. 2) как бы представляет основное генетическое ядро южносибирских дерновинно-злаковых настоящих степей, вторая — живой осколок пустынных ковыльковых степей центрально-азиатского типа. Анализируя распространение пустынно-степных комплексов в пределы Южной Сибири, В. И. Грубов отмечает, что в «периоды потепления и усиления аридизации климата («ксеротермический период») пустынные ксерофиты проникали далеко на север... Следы этого мы видим не только в изолированных местообитаниях отдельных пустынных видов среди горных поднятий и степных ценозов севера МНР и далеко на севере Восточной Сибири, но и в наличии целых пустынных группировок в верховьях Енисея, в Туве, Алтае» [14, с. 53]. Реликтовый характер исследуемого комплекса подтверждают столь типичные в сообществе компоненты зональных пустынных степей *Astragalus monophyllus*, *Allium mongolicum*, *Scorzonera ikonnikovii*, *Gypsophila desertorum*, *Convolvulus ammanii* и др. [15—17]. Интересно отметить присутствие в составе травостоя *Artemisia caespitosa*, ареал которой А. А. Юнатов [18] ограничивает лишь пустынными степями Центральной Азии.

Таким образом, через биологическую и экологическую специфику состава плеяд, характер и своеобразие сопутствующего видового состава выясняется и фитоценотический смысл сообществ. Выявленные плеяды вскрывают былые связи степей Тувы с пустынями Центральной Азии. Степи Тувинской котловины в ходе естественного развития (филоценогенеза) аккумулировали в себе своеобразие пустынных степей Монголии и южносибирских дерновинно-злаковых настоящих степей. Современное их состояние — характерные для Тувы злаково-полюнниковые степи — качественно новое образование, впервые описанное К. А. Соболевской [19].

Методы сопряженного анализа не только помогли определить экологический механизм объединения близких видов, дали богатую информацию о внутренней структуре сообщества, но и вскрыли их былые географические связи.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
31/X 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969. 231 с.
2. Миркин Б. М., Денисова А. В. Опыт изучения сопряженности между видами луговых ценозов с использованием коэффициента Коула. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1969, XXIV, вып. 5, с. 85—95.
3. Зверева Г. А., Еременко В. П. Анализ сопряженностей видов полынно-типчаковой хакасской степи. — Экология, 1975, № 6, с. 36—42.
4. Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Изд. ЛГУ, 1960, с. 27—36.
5. Ипатов В. С. О понятии фитоценоза и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ, 1966, 15, с. 56—61.
6. Решиков М. А. Степи Западного Забайкалья. М., Изд-во АН СССР, 1961. 172 с.
7. Горшкова А. А. Биология степных и пастбищных растений Забайкалья. М., «Наука», 1966. 276 с.
8. Мирошниченко Ю. М. Динамика продуктивности и отавность фитоценозов в степях МНР. — В кн.: Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья. Улан-Удэ, 1973, с. 123—134.
9. Лацинский Н. Н., Ронгинская А. В. Анализ структуры травяного покрова соснового леса. — В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, «Наука», 1971, с. 135—162.
10. Нешатаев Ю. П., Шапошникова Е. С. Межвидовые сопряженности и их значение для выделения лесных ассоциаций. — Вестн. ЛГУ, 1976, 15, с. 48—57.
11. Еременко В. П. О разногодичной сопряженности между видами полынно-типчаковой степи с подсевом люцерны на территории Минусинской котловины. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1977, № 5, сер. биол. наук, вып. 1.
12. Лавренко Е. М. О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с деятельностью ветра, и жизнедеятельности караган. — В кн.: Вопросы географии. М., 1951, сб. 24, с. 192—204.
13. Cole S. The measurement of interspecific association. — Ecology, 1949, 30, 4, 411—424.
14. Грубов В. И. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. монгольск. комис., вып. 67. М.—Л., Изд. АН СССР, 1955. 308 с.
15. Юнатов А. А. Основные черты растительности покрова Монгольской Народной Республики. Тр. монгольск. комис., вып. 39. М.—Л., 1950. 223 с.
16. Соболевская К. А. Основные моменты формирования флоры и растительности Тувы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. III. М.—Л., Изд. АН СССР, 1958, с. 249—315.
17. Тимохина С. А., Хаимичун В. М. Об *Allium mongolicum* Regel во флоре Тувинской АССР. — Бот. ж., 1976, 62, 1, с. 82—84.
18. Юнатов А. А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. — В кн.: Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, вып. 4. Л., «Наука», 1974. 132 с.
19. Соболевская К. А. Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 140 с.

В. В. Namzalov

ON SOME PECULIARITIES OF THE STRUCTURE OF CEREAL-WORMWOOD-PEASHRUB STEPPE IN EASTERN TOUVA

This paper presents the results of the analysis of conjugation of cereal-wormwood-peashrub steppe species. To analyse the structure, alternative and specific conjugation methods are used. The character of connections is determined according to Cole's formula. Two species groups are singled out. Of the peculiarities of bioecological properties of species the ecological, successive and coenotic sense of species groups is explained. The methods of specific conjugations gave the additional information about the internal structure of community, the nature of mosaic structure stipulated by the community edicator, *caragana pugnata*.

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ДЕГРАДАЦИЯ ПЛАСТМАСС

Исследование микробиологической деградации пластмасс представляет интерес с разных точек зрения. С одной стороны, пластмассы, как любой органический материал, природный или синтезированный, человеком, должны подвергаться микробному воздействию, разрушаясь и теряя эксплуатационные свойства. Отсюда возникает проблема устойчивости пластмасс к биодеградации. С другой стороны, пластмассы, как чужеродные для микроорганизмов соединения, разрушаются медленно, что ведет к накоплению отходов пластмасс в биосфере и загрязнению окружающей среды.

Загрязнение среды — одна из самых серьезных проблем нашего века. Из всех бытовых отходов пластмассы доставляют больше всего хлопот, так как микроорганизмы не могут пока их активно перерабатывать. В настоящее время сложилось два подхода к решению вопроса микробиологической деградации пластмасс в экологическом аспекте охраны окружающей среды: а) поиск наиболее эффективных микробных ассоциаций, способных разложить полимерные материалы, б) целенаправленное создание пластмасс, способных к деструкции под действием микроорганизмов через определенное время.

Несмотря на большое число исследований по биодеградации пластмасс, многие вопросы остаются нераскрытыми. Не определены активные ассоциации микроорганизмов, разрушающие пластмассы в разных условиях, крайне мало данных по механизму воздействия микроорганизмов на пластмассы, отсутствуют надежные методы количественной оценки деградации пластмасс микроорганизмами.

Пластмассы поражаются микроорганизмами различных таксономических групп. Но при эксплуатации материалов и изделий из пластмасс в условиях повышенной влажности и температуры наибольший вред приносят мицелиальные грибы. Нами изучен состав грибов, наиболее активно поражающих пластмассы в условиях повышенной влажности и температуры, механизм их действия на эти полимеры и возможные сроки разрушения пластмасс под влиянием грибов. Для исследования брали три крупнотоннажных класса полимерных материалов, такие, как фенопласты (К-18-2 и К-18-60) с различными наполнителями, полиэтилен высокой (17702-010) и низкой (15802-010) плотности и ударопрочный полистирол (УПМ-508э).

Для выявления микробных ценозов, осуществляющих разложение пластмасс в природных условиях, образцы из пластмасс были помещены в разные почвы в мешочках из стеклоткани, а также в колбы с питательной средой и внесенной почвой (1 г на 100 мл среды). Испытания вели в двух вариантах: 1) на полноценной питательной среде Чапека и МПБ для определения действия продуктов обмена веществ микроорганизмов на полимеры; 2) на среде, где полимер является единственным источником углерода.

Следует отметить, что в распоряжении микробиологов, изучающих причины биокоррозии пластмасс, имеется очень незначительное число методов определения деградации пластмасс. Они сводятся к учету биомассы микроорганизмов на поверхности полимера визуально по бальной системе или выраженной в мг/см² поверхности, к учету изменения pH среды, потери в весе, изменению свойств пластмасс. Все эти методы не дают количественной характеристики степени разрушения пластмасс. Основным критерием (опытов лабораторных и в природных усло-

Период активного роста и метаболизм грибов на пластмассах

Полимер	Период активного роста грибов, дни	Синтезируют при росте на полимере		
		свободные аминокислоты, мкг/30 см ²	витамины группы В	
			активно	слабо
Фенопласт К-18-60	3—15	100 ⁻⁴⁰	В ₁ , В ₃ , В ₇	В ₆ , В ₆ , В ₈
Фенопласт К-18-2	3—15	120 ⁻⁹	В ₁ , В ₃ , В ₇	В ₆ , В ₆ , В ₈
Полистилен 17702-010	5—15	9	В ₃	В ₁ , В ₆ , В ₇
Полистирол УПМ-508 э	3—20	9	В ₃ , В ₇	В ₁ , В ₆ , В ₈

виях) остается визуальная оценка роста колоний микроорганизмов на поверхности полимера. В питательной среде развитие микроорганизмов на пластмассах мы отмечали по помутнению среды, изменению pH, выделению CO₂, накоплению метаболитов и по росту микроорганизмов на питательных средах после рассева. Учет метаболитов (аминокислот, витаминов, ферментов) проводили и на поверхности пластмасс, помещенных без питательной среды в условия повышенной влажности и температуры [1].

Определения показали, что наиболее активно поражают пластмассы следующие дейтеромицеты и аскомицеты: *Aspergillus niger*, *A. terreus*, *A. flavus*, *Penicillium cyclopium*, *P. chrysogenum*, *P. funiculosum*, *Paecilomyces varioti*, *Chaetomium globosum*, *Trichoderma lignorum*. Период жизнедеятельности грибов, определяемый по состоянию роста микроорганизмов, различен (табл. 1). Он составляет от 5 до 20 дней и зависит, с одной стороны, от доступности источника углерода, с другой — от физиологических особенностей и биологической активности культуры. Так, фенопласты с органическим наполнителем, обладающие большей доступностью источника углерода, более активно поддерживают рост грибов, чем полиолефины или полистиролы. Активно разрушают пластмассы грибы *Chaetomium globosum*, *Trichoderma lignorum*, использующие целлюлозу, которая вводится в фенопласты в качестве наполнителя.

Развиваясь на пластмассах, грибы синтезируют различные метаболиты: свободные аминокислоты, витамины, органические кислоты, ферменты, а также всевозможные недоокисленные продукты обмена. При разложении пластмасс грибами выделяется углекислота [2]. Из известных свободных аминокислот наиболее часто грибы синтезируют аспарагиновую и глутаминовую аминокислоты, аспарагин, глутамин, аланин, серин, валин и тирозин. Наибольшее количество аминокислот грибы образуют на фенопластах с органическими наполнителями. Культуры *Paecilomyces varioti*, *Chaetomium globosum*, *Trichoderma lignorum* синтезируют от 100 до 120 мкг аминокислот на 30 см² поверхности полимера, грибы рода *Aspergillus* от 10 до 40, виды *Penicillium* от 9 до 20 мкг. При развитии грибов на полиэтилене или полистироле грибы продуцируют одинаковое количество свободных аминокислот (см. табл. 1).

Грибы, образующие меньшее число свободных аминокислот, в процессе метаболизма могут использовать для питания недостающие аминокислоты, синтезируемые другими грибами. Нами установлено (см. табл. 1), что все грибы при росте на полиэтилене, фторопластах, фенопластах, полистироле в качестве единственного источника углерода могут использовать глутаминовую кислоту, аланин, аргинин, триптофан. Смесь аминокислот используется ими лучше, чем отдельные аминокислоты. Взаимообмен аминокислотами и использование их в качестве

Поражение пластмасс микроорганизмами в природных условиях

Почва	Число культур, поражающих полимер			Активность заселения пластмасс, баллы		
	бактерии	грибы	актиномицеты	К-18-2	УПМ	ПЭ
Дерново-подзолистая	2	5	1	4	2	2
Серая лесная	2	11	2	4	2	2
Чернозем выщелоченный	4	10	5	4	2	1
Каштановая	2	7	3	4	1	1

источника питания способствует росту ассоциаций грибов на пластических материалах даже в том случае, когда некоторые из них не используют пластмассу в качестве источника питания.

Совместное развитие грибов на пластмассах определяется действием многих взаимосвязанных факторов, среди которых значительное место занимают витамины группы В. Одни виды грибов способны синтезировать необходимые витамины за счет химических соединений, содержащихся в субстрате, другие — нет, но при совместном развитии на полимерах они не только обеспечивают друг друга недостающими витаминами, но и используют их как дополнительный источник углерода. На полимерных материалах особенно активно грибы синтезируют витамины В₁, В₃, В₇ (см. табл. 1).

Органические кислоты, особенно интенсивно образуемые грибами при повышенной температуре и влажности, а также при недостатке кислорода, играют двойную роль: действуют на пластмассы как агрессивные среды и являются источником углерода для дальнейшего развития грибов. При росте на пластмассах наиболее часто грибы выделяют оксикислоты: лимонную, винную, молочную. Кислоты алифатического ряда и двухосновные кислоты продуцируются ими гораздо реже. При совместном развитии грибов в ассоциации на полимерных материалах аналогично взаимообмену свободными аминокислотами и витаминами возможен обмен органическими кислотами.

Грибы оказывают действие на пластмассы и за счет выделения ими большого количества ферментов; каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, амилазы, целлюлазы, фосфатазы и др. Причем целлюлазу, пероксидазу, полифенолоксидазу активнее образуют грибы, растущие на фенопластах с органическим наполнителем. Фосфатазу образуют все грибы и на всех видах пластмасс. Особенно заметные количества этого фермента образуются грибами на фенопластах с органическими и минеральными наполнителями, а также их смесью, что в ряде случаев вызывает изменение окраски поверхности материала.

Результатом деградирующего действия грибов на пластмассы является выделение углекислоты. При развитии грибов на полиэтилене, фенопластах, полистироле выделяется различное количество углекислоты. Максимум ее выделяется при разрушении пластмасс грибом *Trichoderma lignorum* (до 66 мг за 60 сут из 2 г полиэтилена). Допуская, что исследуемый полиэтилен марки 17702-010 имеет состав (СН₂—СН₂)_n, исключая возможные кислородсодержащие и —СН₃-группы и исходя из молекулярного веса, можно рассчитать содержание углерода. В 2 г полимера углерода содержится 1,73 г, водорода — 0,27 г. Если предполагать, что скорость выделения углекислоты грибом постоянная, то период полного разрушения полимера составит 16 лет. Это показывает, что процесс разрушения пластмасс длителен. В реальных условиях эксплуатации деградация полимеров, наблюдаемая в первые годы, обусловлена превалирующим действием факторов старения: тепла, влаги, а не грибами [3]. Однако обрастание грибами полимерных материалов может настолько ухудшать внешний вид пластмасс и физические показатели свойств в период его эксплуатации, что в дальнейшем материал использовать нельзя и он становится бытовым отходом [1].

В настоящее время актуальны исследования по созданию полимеров, не загрязняющих окружающую среду, т. е. подверженных фотодеструкции, автодеструкции и уничтожению микроорганизмами. Эти исследования связаны с поиском эффективных добавок, которые вводят для ускорения старения и деструкции полимеров, в особенности при употреблении их для тары, упаковки, изделий однократного использования [4]. Ведутся работы и по созданию деструктурирующихся микроорганизмами материалов в природной обстановке [5].

К числу биodeградируемых отнесены пластифицированный ПВХ, ПУ, содержащие эфирные связи. Есть сведения, что отходы формованных изделий из полиэтилена ПЭВД и ПЭНД, вызывающие загрязнение атмосферы, разрушаются микроорганизмами в мелкий порошок [6].

В основном уничтожают пластмассы путем сжигания [7], что неэкономично. Все более расширяются исследования по выявлению наиболее активных культур микроорганизмов, которые разрушают пластмассы. Обнадешивающие результаты получили микробиологи Англии, США, Швеции в опытах с чистыми культурами. Попытки выделить ассоциации микроорганизмов, осуществляющие деградацию пластмасс в природных условиях, проводились, но пока безуспешно.

Для выявления ассоциаций микроорганизмов, поражающих пластмассы, нами проведена серия опытов. В различные типы почв помещали полимеры трех разных классов. Исследования показали, что распространение в природе разных видов микроорганизмов, способных деградировать пластмассы, определяется типом почв. В каждом типе почв создается своего рода биоценоз микроорганизмов, приспособленных к совместному существованию на пластмассах. Наиболее многочисленная ассоциация выделена из чернозема (табл. 2). В основном на всех пластмассах в природных и лабораторных условиях активно развивались микроскопические грибы, значительно реже встречались бактерии из родов *Pseudomonas*, *Mycobacterium*. В двух случаях обнаружено развитие на полимерах актиномицетов. Бациллы на пластмассах не развивались. Развитие на ПВХ микроорганизмов из рода *Pseudomonas* констатировали и другие исследователи [8].

В процессе микробной деградации нами отмечено изменение цвета поверхности пластмасс (фенопластов), что особенно было заметно на марке К-18-2, образцы которой оказались покрыты коричневыми и синими пятнами, в которых обнаруживались грибы из родов *Alternaria* и *Cladosporium*. Считают, что пигментообразующая способность грибов стимулируется минеральными компонентами пластмасс. Пигменты снижают их механическую прочность, а при химическом воздействии способствуют разрушению пластмасс. Это подчеркивает большую вредность грибов, образующих окрашенные соединения. Этим можно объяснить, что фенопласт К-18-2, содержащий в качестве наполнителя древесную муку и различные добавки в качестве ускорителей, красителей, модификаторов, подвергался и активному воздействию пигментных грибов.

Надо отметить, что в лабораторных опытах наибольшее число грибов-разрушителей выделено из родов *Penicillium* и *Aspergillus*, тогда как в природных условиях на образцах пластмасс активно развивались темноцветные грибы. Но ни в лабораторных условиях, ни в полевых опытах мы не получили уловимой потери в весе образцов пластмасс

Чашки со средами для выделения бактерий (кроме кишечной группы) актиномицетов инкубировали в термостате при температуре 28°C. Через 2 дня чашки оставляли при комнатной температуре для лучшей обрисовки внешнего вида колоний и выявления их пигментации. На 5—7-й день проводили учет и выделение чистых культур бактерий с последующей идентификацией до вида по определителю Красильникова [11]. Чашки с КАА оставляли на 20 дней, затем проводили учет актиномицетов. Чашки со средой Эндо инкубировали при температуре 43—44° одни сутки, после чего подсчитывали выросшие колонии. Количество грибов учитывали на 5—10-й день (чашки инкубировали при комнатной температуре в биксах) и идентифицировали до рода по определителям Л. И. Курсанова с соавт. [12], М. А. Литвинова [13], Н. М. Пидопличко [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1—3 приведены результаты исследований микрофлоры прикорневой зоны редиса в разных опытах. Для корневой зоны и филлосферы характерны те же количественные и качественные изменения в составе микрофлоры. Однако наиболее заселена микроорганизмами прикорневая зона, наименее — филлосфера. В прикорневой и корневых зонах количество микроорганизмов исчислялось миллиардами и миллионами клеток в 1 г сухого вещества, на стеблях и листьях — тысячами. Доминировали бактерии. Дрожжи, грибы, бактерии группы кишечных палочек, молочнокислые, актиномицеты составляли незначительный процент. Микробные комплексы прикорневой, корневой зон и

Таблица 1

Численность микроорганизмов в прикорневой зоне редиса в опытах без замыкания системы (в 1g абсолют. чисел на 1 г сухого вещества)

Микроорганизмы	Фаза роста растений	Длительность использования раствора, сут		
		7		120
		Монокультура редиса	Разновозрастная поликультура овощей	
Бактерии аэробы	I	9,15±0,03	8,20±0,07	8,44±0,03
	II	9,01±0,04	8,59±0,04	8,61±0,16
	III	8,99±0,01	8,90±0,01	9,35±0,01
В том числе бактерии группы кишечных палочек	I	6,12±0,06	6,00±0,03	6,23±0,03
	II	5,49±0,05	4,84±0,02	5,69±0,03
	III	5,65±0,07	5,81±0,05	7,23±0,01
Молочнокислые бактерии	I	4,15±0,10	3,90±1,95	—
	II	0	4,44±0,01	6,05±0,01
	III	0	5,62±0,07	5,97±0,01
Грибы	I	6,26±0,13	5,88±0,05	6,22±0,05
	II	6,32±0,01	6,30±0,06	6,18±0,03
	III	6,27±0,01	6,46±0,02	6,30±0,02
Дрожжи	I	0	0	4,49±0,04
	II	0	0	0
	III	4,71±3,31	4,68±0	0
Актиномицеты	I	ед.	—	7,32±0,09
	II	6,59±0	6,09±2,95	6,70±3,26
	III	6,71±3,53	6,65±3,20	6,19±3,24

Примечание. В табл. 1—3: I — проростки, II — образование корнеплодов, III — техническая спелость.

Таблица 2

Численность микроорганизмов в прикорневой зоне редиса, выращенного в поликультуре овощей, в опыте с замкнутой системой (в 1g абсолют. чисел на 1 г сухого вещества)

Микроорганизмы	Фаза роста растений	Длительность использования раствора, сут		
		60	120	180*
Бактерии, аэробы	I	9,34±0,05	9,19±0,02	8,78±0,02
	II	9,09±0,05	9,24±0,01	9,04±0,02
	III	9,09±0,02	9,16±0,04	8,87±0,05
В том числе бактерии группы кишечных палочек	I	6,13±0,01	5,88±0,02	5,69±0,02
	II	4,58±0,08	6,00±0,02	6,32±0,03
	III	6,07±0,01	5,81±0,02	5,72±0,04
Молочнокислые бактерии	I	0	3,25±2,03	4,37±0,06
	II	0	4,45±0,01	0
	III	5,10±0	5,36±0,07	4,92±0,04
Грибы	I	6,44±0,04	6,78±0,06	6,11±0,13
	II	6,20±0,04	6,51±0,06	6,25±0,05
	III	6,41±0,03	6,61±0,05	6,71±0,01
Дрожжи	I	6,61±0	5,23±4,41	0
	II	5,25±0,08	5,07±0,05	0
	III	5,34±0,06	0	0
Актиномицеты	I	6,01±0	6,86±0	ед.
	II	6,43±0	6,77±3,28	6,64±4,00
	III	6,94±0	7,04±4,46	7,13±4,08

* 2 мес после ЗЭС.

филлосферы растений различаются между собой не только количеством микроорганизмов, но и их качественным составом. Наибольшее количество видов — в прикорневой и корневой зонах в фазу проростков и образования корнеплодов.

В микрофлоре прикорневой, корневой зон и филлосферы редиса преобладали неспороносные бактерии из родов *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Mycobacterium*, *Chromobacterium*. Соотношение их менялось в зависимости от вегетации растения и условий культивирования. Доля бактерий родов *Pseudobacterium*, *Micrococcus*, *Protymobacterium*, *Sarcina*, *Vibrio* и др. во всех экспериментах невелика, от 0 до 5%, изредка больше.

Микрофлора прикорневой, корневой зон и филлосферы редиса неодинакова в разные фазы роста растения, что обусловлено различным количественным и качественным составом корневых выделений в течение вегетации растения [15]. На численность и видовой состав микрофлоры разных частей редиса влияли и условия выращивания растений: длительность использования раствора в замкнутой экологической системе и вне ее, возможно, и фактор аллелопатических взаимоотношений растений при их совместном культивировании.

При 7-суточном использовании раствора обнаружено наименьшее количество микроорганизмов во всех опытах. Микрофлора находилась в состоянии динамической устойчивости. Использование питательного раствора в течение 4 мес в опытах без замыкания системы приводило к незначительным изменениям в численности и составе микробного населения растений редиса и небольшому снижению продуктивности редиса (до 4 кг/м² в сыром весе за вегетацию).

Таблица 3

Разность (t) между количеством микроорганизмов в прикорневой зоне редиса в различных опытах

Микроорганизмы	Фаза роста растений	t1	t2	t3	t4	t5
Бактерии аэробы	I	11,4	2,3	12,2	13,5	17,04
	II	8,39	0,01	14,0	9,9	3,7
	III	6,38	3,17	7,2	5,08	0
Грибы	I	2,7	4,3	10,7	0,46	6,66
	II	0,13	0	2,33	3,25	3,02
	III	0	0	3,0	0	6,14
Дрожжи	I	—	—	1,18	1,18	0,17
	II	—	—	5,07	5,07	5,07
	III	1,42	—	0	0	0
Актиномицеты	I	0,1	—	6,86	6,86	0
	II	0,2	0,14	0,15	0,02	0,02
	III	0,01	0	0,07	0	0,02

Примечание. t — разности между численностью микроорганизмов в прикорневой зоне редиса, выращенного в: t1 — моно- и поликультуре при 7-суточном использовании раствора вне ЗЭС; t2 — поликультуре при 120- и 7-суточном использовании раствора вне ЗЭС; t3 — поликультуре при 120-суточном (в ЗЭС) и 7-суточном (вне ЗЭС) использовании раствора; t4 — поликультуре при 120-суточном (в ЗЭС) и 180-суточном (2 мес после ЗЭС) использовании раствора; t5 — поликультуре при 120-суточном (в ЗЭС) и 120-суточном (вне ЗЭС) использовании раствора. t достоверно при $tst > 2,8$ для $P = 0,95$ [16].

В эксперименте в ЗЭС продолжительностью более 3 мес с поликультурой овощей увеличилась микробная обсемененность растений редиса, уменьшилось видовое разнообразие бактерий; доминировали отдельные виды, численность которых до замыкания была невелика (*Bacterium aerogenes*, *Bact. album*, *Pseudomonas cruciviae*, *Ps. cerevisiae* и др.). Изменения в микробном комплексе растений сопровождались снижением продуктивности редиса до 2,2 кг/м². Они, видимо, могли быть вызваны целым рядом факторов, в том числе накоплением в жидкой и газовой среде токсичных для растений веществ растительного, микробного происхождения, летучих соединений конструкционных материалов самой системы и его биокомпонентов: человека, водорослей и др., что приводило к изменениям взаимоотношений между микроорганизмами и растениями и, как следствие, к снижению урожая.

Микрофлора растений редиса, выращиваемого в моно- и поликультуре, различна. При совместном культивировании набора разновозрастных овощных растений на сменяемых через 7 сут растворах численность микроорганизмов на всех объектах, кроме филлосферы, ниже, чем при выращивании одновозрастной культуры редиса. По всей вероятности, действие моно- и поликультур через их корневые выделения и корневые остатки на рост и размножение микроорганизмов не однозначно. Так как количественный и качественный состав корневых выделений, за счет которых размножаются микробы, у разных растений неодинаков [1, 17], то и видовой состав микрофлоры растений будет разнообразнее при выращивании поликультуры, а не монокультуры. Такая микрофлора способна к быстрой минерализации органических веществ с меньшим количеством тупиков, т. е. создаются более сложные, а значит, и более устойчивые биоценозы. Кроме того, растения при совместном выращивании, выделяя различные фитонциды и другие вещества, видимо, подавляют развитие не только возбудителей болезней, но и

сапрофитной микрофлоры. В меньшей мере влияние совместного выращивания растений в поликультуре сказывается на микрофлоре филлосферы.

На основе идентификации выделенных штаммов бактерий установлено, что качественный состав микрофлоры редиса в опытах с поликультурой овощей более разнообразен, чем в опыте с монокультурой. При краткосрочном (7-сут) использовании питательного раствора с различных частей редиса в течение вегетации растения было выделено 32 вида бактерий при выращивании одновозрастной монокультуры и более 60 видов — при выращивании разновозрастной поликультуры. При длительном в течение опыта использовании раствора наблюдалось уменьшение видового разнообразия бактерий: в опыте без замыкания системы до 50 видов, в эксперименте с ЗЭС до 39 видов (в конце 120-суточного использования раствора).

При выращивании поликультуры овощей урожай редиса достигал 6,5 кг/м², при выращивании монокультуры не превышал 4 кг/м² в сыром весе съедобной биомассы за вегетацию. Можно сделать вывод, что выращивание растений в поликультуре предпочтительнее, чем в монокультуре, так как микробный комплекс более устойчив, выше надежность функционирования звена, больше урожай.

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

Поступила в редакцию
12/XII 1977

ЛИТЕРАТУРА

- Уляшова Р. М. Микрофлора гидропонной и почвенной культур помидоров. — Микробиология, 1966, т. XXXV, в. 5, с. 871—877.
- Зименко Т. Г., Горелик И. И. Микрофлора ризосферы культурных растений при выращивании их на ионитном субстрате. — В кн. Физиолого-биохимические исследования растений. Минск, «Наука и техника», 1970, с. 210—217.
- Szrakowska M., Polecka-Nowakowska A. Mikroflora owsa w wodej kulturze. "Biol. Inst. hod. i aklim. rosl.", 1970, w. 3—4, s. 49—53.
- Лисовский Г. М. Фототрофы как звено замкнутой экологической системы, включающей человека. Докт. дис. Красноярск, 1973. 368 с.
- Гительзон И. И., Ковров Б. Г., Лисовский Г. М. и др. Проблемы космической биологии. Т. 28. Экспериментальные экологические системы, включающие человека. М., «Наука», 1975. 312 с.
- Березова Е. Ф. Микрофлора корневой системы и ее роль в питании растений. — В кн. Использование микроорганизмов в сельском хозяйстве. Л.—М., Сельхозиздат, 1962, с. 81—95.
- Теппер Е. З., Шильникова В. К., Переверзева Г. И. Практикум по микробиологии. М., «Колос», 1972. 200 с.
- Haenel H., Muller-Beuthow W. Vergleich der faekalen Microökologie verschiedener Personengruppen. — Ernahrungsforschung, 1963, Bd. 8, s. 263—275.
- Heyde H. von der. Zur Vereinfachung der quantitativen und qualitativen Bestimmung der Bakterien unter Verwendung von Ringplatten. — Zbl. Bact., 1. Orig., 1963, Bd. 189, s. 224—228.
- Haenel H. Some rules in the ecology of the intestinal microflora of man. — J. Appl. Bacteriol., 1961, v. 2, n. 3, 242—251.
- Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949. 830 с.
- Курсанов Л. И., Наумов Н. А., Красильников Н. А., Горленко М. В. Определитель низших растений. Т. III. Грибы. М., «Советская наука», 1954.
- Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л. «Наука», 1967. 304 с.
- Пидопличко Н. М. Пенициллины. Киев, «Наукова думка», 1972. 150 с.
- Иванов В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М., «Наука», 1973. 295 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд. Моск. ун-та, 1970. 367 с.
- Возняковская Ю. М. Микрофлора растений и урожай. М., «Колос», 1969. 240 с.

MICROFLORA OF HYDROPONIC CULTURE OF SMALL RADISH

Quantitative and qualitative contents of small radish microflora in root zone, in the zone close to the root and in phyllosphere were studied in a series of experiments. Effect of duration of nutrient solution usage, conditions of closure, age of plants cultivated in mono- and polyculture on qualitative and species structure were investigated. The conclusion was drawn that the process of cultivating plants in polyculture is preferable to that of cultivating plants in monoculture, since microbial complex is more stable, the reliability of system functioning is higher and the yield is also higher.

УДК 595.773.4(571.64)

С. Д. АРТАМОНОВ

САРКОФАГИДЫ ДАЛЬНОГО ВОСТОКА

Двукрылые семейства *Sarcophagidae* представляют собой одну из важнейших групп насекомых. Некоторые из них являются механическими переносчиками возбудителей инфекций и в определенной мере поддерживают течение эпидемий и эпизоотий; другие виды вызывают различные типы миаза человека и теплокровных животных [1, 2]. Значительна роль хищных и паразитических представителей семейства в регуляции численности таких широко распространенных насекомых как чешуекрылые и прямокрылые (особенно саранчовые). Это позволяет использовать их в комплексной борьбе с наиболее массовыми вредителями [3, 4]. Известны саркофагиды — внутренние паразиты моллюсков, люмбрицид и паукообразных [1, 5]. Наконец, многие виды выступают как активные деструкторы, ускоряющие распад органических остатков животного и растительного происхождения.

Несмотря на большую роль саркофагид в дикой природе и в антропоценозах, эта группа двукрылых во многих регионах, в т. ч. и на востоке нашей страны, остается слабоизученной. Пионерами изучения саркофагид Дальнего Востока явились Б. Б. Родендорф и К. Я. Грунин, проводившие свои исследования в 1936 г. на территории Сихотэ-Алинского государственного заповедника [6]. В других опубликованных источниках [7—13] имеются разрозненные сведения о распространении отдельных видов в условиях региона. Значительно лучше изучены саркофагиды, входящие в комплекс синантропов и зоофилов [14, 15]. Данные по биологии некоторых саркофагид можно найти в работах зарубежных авторов [16, 17].

В основу настоящего исследования положены личные сборы автора (1560 экз.), произведенные в 1973—1977 гг. в Южном Приморье, центральной части Магаданской области и на о-ве Кунашир. Кроме того, использовались материалы, хранящиеся в коллекциях лаборатории энтомофагов Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР и Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства.

К настоящему времени для территории Дальнего Востока известно 92 вида саркофагид. 35 видов отсутствуют в наших отловах и включены в обзор по литературным данным: *Macronichia striginervis* (Ztt.), IV* [11, 13]; *M. polyodon* (Mg.), IV [11, 13]; *Amobia signata* (Mg.),

* Римскими цифрами после названия вида указана пищевая специализация личинок: I — некрофаги, II — копрофаги, III — паразиты и хищники, IV — инквилины.

IV [13]; *Senotainia conica* (Fl.), IV [11]; *S. imberbis* (Ztt.), IV [11]; *Pterella melanura* (Mg.), IV [11]; *Cylindrothecum ibericum* (Vill.) [11]; *Phrosinella pictipensis* Rohd. [12]; *Metopia suifenhoensis* Fan., IV [7]; *M. stackelbergi* Rohd., IV [11]; *M. campestris* (Fl.), IV [11]; *Sphenometopa stackelbergi* Rohd. [9]; *Sph. kurentzovi* Rohd. [9]; *Goniophyto honshuensis* Rohd., I [14, 15]; *Tephromyia grisea* (Mg.), III [1, 13]; *Blaesoxipha silantjevi* Rond., III [13]; *B. rossica* Vill., III [13]; *B. asiatica* Rohd., III [5]; *B. laticornis* (Mg.), III [13]; *B. cochlearis* (Pand.), III [6]; *Bellieria macrura* Rohd., II [13]; *B. noverca* (Rd.) [13]; *Thyrsoctema kentejana* Rohd. [6, 14]; *Bellieriomima subulata* (Pand.), III [13]; *Pierretia olsuffjevi* (Rohd.) [13]; *Heteronychia bajkalis* (Rohd.) [13]; *H. dissimilis* (Mg.) [5]; *Boettcherisca septentrionalis* Rohd. I [8, 14]; *B. peregrina* (R.—D.) I—III [14]; *Parasarcophaga knabi* (Park.) I—II [14]; *P. argyrostoma* (R.—D.) I—III [14]; *P. subharpax* Rohd., III [7, 13]; *Robineauella grunini* Rohd. [6, 13]; *Sarcophaga carnaria* (L.), I—III [6]; *S. subvicina* Rohd., III [14].

Следующие 39 видов выловлены нами, но ранее уже зарегистрированы на Дальнем Востоке (мы ссылаемся на наиболее важные источники). Это *Amobia distorta* (Allen), IV [13]; *Metopia grandii* Venturi, IV [11, 13]; *M. argyrocephala* (Mg.), IV [11]; *Wohlfahrtia meigeni* (Shiner), III [3, 15]; *Agria affinis* (Fl.), III [4]; *Sarcotachinella sinuata* (Mg.), II—III [8, 13]; *Bellieria melanura* (Mg.), I—III [1, 6]; *Athyrsoctema stackelbergi* Rohd. [6]; *Pierretia clathrata* (Mg.), III [5, 6]; *P. ugamskii* (Rohd.), I [1, 8]; *Heteronychia abramovi* (Rohd.) [6, 16]; *H. vagans* (Mg.), III [6, 16]; *H. obscurata* (Rohd.) [13, 16]; *Phallantha sichotealini* Rohd. [6, 13]; *Tricholioproctia antilope* (Bött.) I, III [8, 14]; *Kramerea schuetzei* (Kram.), I, III [3, 4, 15]; *Phallosphaera konakovi* Rohd. [6, 16]; *Bercaea haemorrhoidalis* (Fl.), II [9, 15]; *Parasarcophaga crassipalpis* (Mcq.), I [1, 14]; *P. macroauriculata* (Ho), II [8, 14]; *P. ungitigris* Rohd., I—II [6, 15]; *P. albiceps* (Mg.), I—III [8, 14]; *P. uliginosa* (Kram.), III [3, 15]; *P. atratrix* (Pand.), I, III [8, 16]; *P. similis* (Pand.), I [15, 16]; *P. polystilata* (Ho), I [6, 15]; *P. kanoi* (Park.), I [15, 16]; *P. tuberosa* (Pand.), I, III [2, 15]; *P. brevicornis* (Ho), I [1, 15]; *P. harpax* (Pand.), I, III [2, 14]; *P. pleskei* Rohd., II [3, 13]; *P. jaroshevskyi* Rohd. [1, 6]; *P. kobayashii* (Hori.) [5, 16]; *Phallosphaera minor* Rohd., II [6]; *Robineauella djakonovi* Rohd. [6, 13]; *Rob. scoparia* (Pand.), I, III [14, 15]; *Rob. pseudoscopia* (Kram.), III [3, 15]; *Takanoa rugosa* Rohd. [10]; *Ravinia striata* (F.), I—III [2, 4, 14].

Стали известны новые факты по биологии некоторых видов этой группы. Г. И. Юрченко передала нам для исследования саркофагид выведенные из *Dictyoploca japonica* Vtl., собранные в Партизанском районе Приморского края. Паразитами гусениц и куколок этой бабочки оказались *Kramerea schuetzei*, *Tricholioproctia antilope* и *Parasarcophaga harpax*.

Следующие обнаруженные нами 18 видов оказались новыми для фауны СССР или дальневосточного региона*.

Brachicoma devia (Fl.), IV. Для Дальнего Востока приводится впервые. Материал: Хас.—Краскино, берег реки, 23/VIII 1976 (1♂; Артамонов); Хас.—5 км вост. пос. Хасан, сухой лог, с трупа *Sorex*, 23/VIII 1976 (1♂; Артамонов); Хас.—пос. Кедровый, со шпал на

* При описании коллекционных материалов после названия населенных пунктов указаны место и дата поймки, а в круглых скобках — число насекомых и фамилия энтомолога. В тексте допущены сокращения: Маг.—Магаданская обл., Хаб.—Хабаровский край, Куш.—о-в Кунашир Сахалинской обл. Для районов Приморского края: Хас.—Хасанский, Над.—Надеждинский, Ус.—Уссурийский, Хан.—Ханкайский, Шк.—Шкотовский, Пар.—Партизанский, Чуг.—Чугуевский.

ж.-д. путях, 1/IX 1976 (1♂; Артамонов); Маг.— пос. Сеймчан, 12/VIII 1966 (1♂; Полякова); Хаб.— 15 км юго-зап. пос. Быстринск, 17/VII 1968 (6♂♂; Попов). Вид распространен в Европе, Якутии, Японии, Сев. Америке. Личинки живут в гнездах *Bombus* и *Vespa* [17].
Agria japonica Rohd. Новый вид для фауны СССР. Материал: Хас.— 9 км вост. пос. Хасан, песчаный берег моря, с пищевых отбросов (хлеб, сахар), 22/VIII 1976 (1♂; Артамонов). Ранее был известен только из Японии [17].

Agria monachae (Kram.), III. Для Дальнего Востока приводится впервые. Материал: Чуг.— с. Заветное, 14 и 21/V (3♂♂; Юрченко); Чуг.— р. Сияня, 7/VII 1977 (2♂♂; Юрченко); Чуг.— ключ Ветвистый, 1/VI, 1 и 15/VII 1977 (3♂♂; Юрченко); Чуг.— р. Поперечка, 21/VI и 11/VII 1977 (9♂♂; Юрченко). Все особи отловлены в очагах массового размножения *Dendrolimus sibiricus* Tscheltv. Вид известен в Европе и Японии, паразит гусениц *Ocnaria monacha* (L.) [17].

Blaesoxipha potanini Rohd., III. Новый вид для Дальнего Востока. Материал: Ус.— 4 км сев.-зап. с. Кроуновка, берег реки, с камней, 15/V 1977 (2♂♂; Артамонов). Ранее был известен в Средней Азии, на юге Сибири, в Монголии, Сев. Америке; паразит *Gomphocerus sibiricus* L. [1, 11].

Blaesoxipha japonensis Noji., III. Для фауны СССР приводится впервые. Материал: Кун.— Третьяково, 9, 10 и 12/VIII 1974 (5♂♂; Артамонов); Кун.— окр. оз. Лагуниного, 16/VIII 1974 (1♂; Артамонов). Обычен на открытых пространствах на злаках и белокопытнике. Ранее отмечался на Японских островах, возможный паразит *Acrididae* [16].

Blaesoxipha lineata (Fl.), III. Приводится впервые для Дальнего Востока. Материал: Шк.— с. Харитоновка, берег р. Артемовки, 29/VI 1968 (1♂; Петрова). Широко распространен в Южной Палеоарктике и Эфиопской области, важнейший паразит *Acrididae* и *Tettigoniidae* [1, 11].

Bellieria rosellei Bött. Новый вид для Дальнего Востока. Материал: Хаб.— юго-зап. пос. Быстринск, 17/VII 1968 (1♂; Попов). Известен в Европе и на Алтае [1].

Pierretia nigriventris (Meig.), III. Для Дальнего Востока указывается впервые. Материал: Приморье, IX/1974 (без точной этикетки), (1♂; Петрова). Распространен в Европе и Сев. Африке [1, 11]. Паразит моллюсков и некоторых насекомых [1].

Pierretia villeneuvei (Bött.). Новый вид для Дальнего Востока. Материал: Шк.— Уссурийский заповедник, 8/IX 1972 (1♂; Коломнец); Ус.— 5 км вост. г. Уссурийск, заросли лещины, с листьев кустарников, 6, 8 и 12/VII 1976 (5♂♂; Артамонов); Хас.— 8 км вост. пос. Хасан, у скалы «Голубиный утес», с камней и стволов деревьев, 22/VIII 1976 (5♂♂; Артамонов). Известен в Европе и на Алтае [1, 3].

Pierretia pterygota (Thomas) I. Вид впервые отмечается для фауны СССР. Материал: Ус.— 5 км вост. г. Уссурийск, вершина сопки, со стеблей злаков, 23/VI 1976 (1♂; Артамонов). Ранее был известен в Японии и Китае, некрофаг [16].

Pierretia takahashii Kano et Okazaki. Для фауны СССР отмечается впервые. Материал: Кун.— Назарово, обочина лесной дороги, с листьев белокопытника, 28/VII 1974 (1♂; Артамонов); Кун.— окр. оз. Лагуниного, с трав близ берега моря, 15/VIII 1974 (1♂; Артамонов). Был известен в Японии [16].

Pierretia fieldi Kano. Новый вид для фауны СССР. Материал: Ус.— 5 км вост. г. Уссурийск, 11/VI 1975 (1♂; Карпинский); там же — заболоченный луг, с осоки и злаков, 17/VI 1977 (3♂♂; Артамонов); там же, 22/VI 1977 (3♂♂; Артамонов); там же — вершина сопки, посадки

ясеня, со стволов деревьев, 9/VII 1976 (2♂♂; Артамонов); Ус.— 4 км зап. с. Глуховка, сухой луг, с листьев лещины, 25/VI 1976 (1♂; Артамонов). Ранее отмечался в Японии [16].

Phallosphaera graveleyi (S.—W.). Для фауны СССР приводится впервые. Материал: Кун.— Назарово, вершина сопки 300 м, луг, с листьев злаков, 2/VIII 1974 (1♂; Артамонов); Кун.— окр. оз. Лагуниного, трона у берега моря, с трав, 4/VIII 1974 (1♂; Артамонов). Известен в Японии, Корее и странах Юго-Восточной Азии [16].

Parasarcophaga portschinskyi Rohd., I—III. Новый вид для Дальнего Востока. Материал: Хаб.— 1 км южн. пос. Новокачалинск, каменистый берег оз. Ханка, с камней 7/IX 1976 (2♂♂; Артамонов). Распространен в Палеоарктике, обычен в ее степной зоне [1, 3, 13]. Конпрофаг, некрофаг, хищник ряда чешуекрылых [1, 3].

Parasarcophaga jacobsoni Rohd., I. Указывается впервые для Дальнего Востока. Материал: Хаб.— южн. окраина пос. Новокачалинск, берег оз. Ханка, с гниющей рыбы, 6/IX 1976 (1♂; Артамонов). Ранее был известен в Южной Европе, на Кавказе, в Средней Азии [13]. Личинки развиваются в гниющих насекомых [1].

Parasarcophaga kawayensis (Kano), I—II. Новый вид для фауны СССР. Материал: Кун.— Третьяково, трона у входа в лес, с поверхности почвы, 9/VIII 1974 (2♂♂; Артамонов); Кун.— Алехино, пастбище на берегу реки, с листьев клевера, 11/VIII 1974 (15♂♂; Артамонов). Ранее вид был известен в Японии, личинки развиваются в трупах и экскрементах животных [16].

Sinonipponia erecta (Ho), I. Для фауны СССР приводится впервые. Материал: Ус.— с. Новоникольск, окраина села, 100 м от скотного двора, на листьях подорожника, 22/V 1976 (1♂; Артамонов). Известен в Китае, на Тайване и в Японии [1, 6]. Личинки — некрофаги [8].

Sinonipponia musachinensis (Kano et Okazaki). Новый для фауны СССР вид. Материал: Ус.— 5 км вост. г. Уссурийск, дубовый лес, 6/VI 1975 (1♂; Карпинский); Ус.— 3 км сев. с. Каменушка, лесная дорога, на валежнике, 25/VI 1977 (2♂♂; Артамонов); там же — проселочная дорога, берег реки, на углях костровища, 7/VII 1977 (1♂; Артамонов). Известен в Японии [16].

Саркофаги региона представлены тремя подсемействами — *Macronichiniinae* (2 вида), *Miltogrammatinae* (14) и *Sarcophaginae* (76) видов. Хотя исследования по фауне семейства еще далеки до завершения, уже на данном этапе можно отметить относительно богатый видовой состав группы. Велико и родовое разнообразие (35 родов). Наибольшее количество видов содержат роды *Parasarcophaga* (21 вид), *Blaesoxipha* (9) и *Pierretia* (8).

По поводу новых находок можно сделать следующие замечания. Подтвердилось указание Б. Б. Родендорфа [8] на возможность обнаружения на Дальнем Востоке *Sinonipponia erecta*, довольно обычного в сопредельных странах. Фаунистический интерес представляет поимка на о-ве Кунашир трех островных эндемиков — *Pierretia takahashii*, *Blaesoxipha japonensis* и *Parasarcophaga kawayensis*, широко распространенных на территории Японии. Обнаружен здесь и *Phallosphaera graveleyi*, обитающий в Японии и странах Юго-Восточной Азии. На юге Приморья выявлены виды, известные ранее только в Японии (*Pierretia fieldi*, *Agria japonica*), в Японии и Китае (*Pierretia pterygota*), Японии и Корее (*Sinonipponia musachinensis*). Эти находки расширяют наши представления о палеоарктических элементах фауны СССР.

Закономерно наличие в фауне саркофагид региона таких политопных видов, как *Blaesoxipha potanini*, *Bellieria rosellei*, *Pierretia villeneuvei*, широко распространенного паразита прямокрылых *Blaesoxipha lineata*, а также характерного для степей Палеоарктики *Parasarcophaga portschinskyi*.

Как новость воспринимается наличие в фауне Приморья *Pierretia nigriiventris* и *Parasarcophaga jacobsoni*, которые до сих пор были известны лишь в наиболее западных частях Палеарктики. Для расшифровки ареалов этих видов требуются специальные исследования.

По поводу *Wohlfahrtia meigeni* следует заметить, что этот малоизученный вид (предполагают, что он паразитирует на лягушках и крысах) был ранее указан для Приморья по одному экземпляру [15]. По нашим данным, он является довольно обычным в окультуренных биотопах юга Приморского края. *Takanoa rugosa* до сих пор был известен по единственному самцу из Шкотовского района, послужившему для описания вида [10]. Нами поймано 18 экз. этого вида, преимущественно с гниющей рыбы на берегу оз. Ханка. Значительными оказались сборы *Agria affinis*, ранее не отмечавшегося на юге региона. Нашими исследованиями далеко на север (до среднего течения р. Колымы) продвинута граница ареала *Parasarcophaga pleskei*.

Говоря о пищевой специализации личинок саркофагид, надо отметить, что она установлена лишь для 70 видов. 54,3% этого числа (38 видов) составляют паразиты, хищники и инквилины (представители III и IV трофических групп).

С зоогеографической точки зрения ядро фауны саркофагид Дальнего Востока составляют виды с транспалеарктическим и палеархктическим типами ареалов.

Отдел леса Института леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
31/III 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Родендорф Б. Б. Семейство *Sarcophagidae*. Фауна СССР. Насекомые двукрылые, XIX, вып. 1. 1937. 501 с.
2. James M. T. The flies that cause myiasis in man.—U. S. Dept. Agric. Misc. Public. Washington, 1947, 631, 175 p.
3. Коломнец Н. Г. Обзор видов семейства *Sarcophagidae* (Diptera) Сибири.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1966, № 12, сер. биол.-мед. наук, вып. 3, с. 73—81.
4. Наконечный В. И. Роль двукрылых энтомофагов и вирусной эпизоотии в снижении численности шелкопряда-монашенки *Ocnieria monacha* L. (Lepidoptera) в светлых лесах Амуро-Зейского междуречья.—В кн.: Энтомологические исследования на Дальнем Востоке. Вып. 2. М., 1973, с. 140—152.
5. Грунин Г. Я. К биологии и распространению некоторых видов мух подсемейства *Sarcophaginae* (Diptera, *Sarcophagidae*) фауны СССР.—Энтомол. обзор, 1964, 43, 1, с. 71—79.
6. Родендорф Б. Б., Грунин К. Я. К фауне *Sarcophaginae* восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня. Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника, 2, 1938, с. 87—100.
7. Вербес Ю. Г. Новые и малоизвестные виды *Sarcophagidae* (Diptera) из Сибири и Дальнего Востока.—В кн.: Новые и малоизвестные виды фауны Сибири, Новосибирск, «Наука», 1978, с. 184—187.
8. Родендорф Б. Б. Виды мух подсемейства *Sarcophaginae* (Diptera) в фаунистических синантропных комплексах различных ландшафтных зон СССР.—Энтомол. обзор, 1959, 38, 4, с. 790—797.
9. Родендорф Б. Б. Палеарктические виды рода *Sphenometopa* Townsend (Diptera, *Sarcophagidae*).—Энтомол. обзор, 1967, 46, 2, с. 450—467.
10. Родендорф Б. Б. Некоторые новые виды *Sarcophaginae* (Diptera, *Sarcophagidae*) из Азии.—Энтомол. обзор, 1969, 48, 4, с. 943—950.
11. Родендорф Б. Б. Семейство *Sarcophagidae*.—Определитель насекомых Европейской части СССР, 1970, т. 5, ч. 2. М.—Л., «Наука», с. 624—670.
12. Родендорф Б. Б. Палеарктические виды рода *Phrosinella* R.—D. (Diptera, *Sarcophagidae*).—Энтомол. обзор, 1971, 50, 2, с. 450—451.
13. Хицова Л. Н. К фауне саркофагид (Diptera, *Sarcophagidae*) некоторых регионов СССР, Воронеж, 1976. 26 с. Рукопись депонирована в ВИНТИ.
14. Петрова Б. К. Определитель синантропных двукрылых Приморского края, Новосибирск, «Наука», 1974, с. 59—68.

15. Петрова Б. К. Некро- и копрофильные саркофагиды (Diptera, *Sarcophagidae*) Приморья.—Тр. биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР, 1974, 19 (122), 1, с. 18—30.
16. Kano R., Schinonaga S., Field G. Fauna Japonica. *Sarcophagidae*. (Insecta: *Diptera*). Tokyo, 1967, 168 p.
17. Kurahashi H. Studies on the calypterate muscoid flies from Japan XI. Subfamily *Agriinae* (Diptera, *Sarcophagidae*).—Konjyu, 1975, 43 (2), p. 202—213.

S. D. Artamonov

SARCOPHAGID FLIES OF FAR EAST

The data on biology and ecology of 92 species of sarcophagid flies, distributed on the territory of the Soviet Far East are given. 9 species are new for the fauna of the USSR, 9 species — for the Far Eastern region.

УДК 576.312.37 : 634.0.165.4

Е. Н. МУРАТОВА

ХАРАКТЕРИСТИКА КАРИОТИПА КЕДРА СИБИРСКОГО (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)

Изучение кариотипов растений имеет большое значение для решения многих вопросов эволюции. Кариологические признаки, наряду с классическими морфологическими, применяются для выяснения спорных вопросов таксономии и филогении. В последние годы цитогенетический анализ стал использоваться и при изучении состава природных популяций у растений. Древесные растения в этом отношении наименее изучены.

Род *Pinus* (сосна) объединяет около 100 видов, широко распространенных в бореальной зоне северного полушария. Виды сосен в кариологическом отношении изучены еще недостаточно. Если числа хромосом известны для большинства представителей этого рода [1—3], то краткое описание морфологии хромосом имеется у половины видов [4—9] и только для некоторых из них структура кариотипа изучена сравнительно детально [10—12].

Кариологические исследования показали что род *Pinus* характеризуется стабильностью числа хромосом и однообразием их морфологии. У большинства видов из 12 хромосом основного набора одна является гетеробрахимальной, а все остальные имеют медиальное положение центромеры. При постоянстве числа и сходной морфологии в пределах рода отдельные виды имеют четкие кариологические особенности. Например, все представители группы *Lariciones* из секции *Diploxylon*, выделенной Р. Г. Шоу [13] по морфологическим признакам, имеют не одну, а две гетеробрахимальные хромосомы [14—15]. Между кариотипами изученных видов сосен наблюдаются небольшие различия по длине и в положении центромеры. Одним из основных межвидовых различий является локализация и частота встречаемости вторичных перетяжек (хотя их локализация не всегда постоянна).

Полиплоиды в роде *Pinus*, как и у других представителей сем. *Pinaceae*, образуются очень редко. Они имеют слабый рост, недоразвитую корневую систему, более короткую и толстую хвою и другие ано-

мальные признаки. Полиплоидные семена элиминируют на ранних стадиях развития—это связано с пониженной их жизне- и конкурентоспособностью [16—17].

Наименее изученной в карнологическом отношении является группа кедровых сосен (*Pinus cembra*, *P. sibirica*, *P. koraiensis*, *P. pumila*), для которых установлены только числа хромосом [18—21]. В настоящем сообщении рассматриваются результаты карiotипического анализа сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour), именуемой в дальнейшем изложении кедром сибирским.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования служила высокотравно-папоротниковая группа кедровников, расположенных в Западном Саяне на высоте 350—700 м над ур. м. Анализ карiotипа проведен на проростках стратифицированных семян по общепринятым в карнологии растений методикам [22—23]. Для сокращения и оптимального разброса хромосом использовали 1%-ный раствор колхицина или проводили последовательную обработку 0,5%-ным раствором колхицина и насыщенным раствором 8-оксихинолина. После обработки кончики корешков фиксировали спиртово-уксусной смесью (3:1). В качестве красителя применяли ацетокармин или ацетогомотаксиллин.

Препараты просматривали под микроскопом МБИ-6; пластинки с хромосомами в одной плоскости и без наложений фотографировали в иммерсионной системе на фотопленку «Микрат-300». Хромосомы измеряли на увеличенных микрофотографиях. Ошибку измерений вычисляли по методу С. А. Павулсона и др. [24], с проведением многократного фотографирования и измерения одной из хромосом набора. Коэффициенты вариации абсолютной длины и центромерного индекса этой хромосомы составили соответственно 1,4 и 0,6%. Варьирование размеров крупных хромосом в результате спирализации значительно превышало эти величины, что позволило пренебречь ошибкой измерений.

Для каждой из 100 изученных метафазных пластинок определяли следующие параметры:

- 1) число хромосом;
- 2) абсолютную длину хромосом (L^a , в микропах);
- 3) суммарную длину диплоидного набора (Σ^a);
- 4) относительную длину хромосом (L^r , %);
- 5) центромерный индекс (I^c , %);
- 6) локализацию вторичной перетяжки (sc , %).

Для характеристики и анализа количественных показателей хромосом использовали метод поликартиограмм [24]. Необходимым условием их построения является создание статистически однородной выборки. Поскольку у *P. sibirica* выявлена очень высокая изменчивость митотической спирализации хромосом (суммарная длина диплоидного набора в разных клетках варьировала от 166,1 до 396,5 мк), то в окончательную выборку были включены только пластинки с общей длиной хромосом 260,0—320,0 мк (49 пластинок из общего количества 100). На основании количественных данных — абсолютной длины хромосом и индекса их центромеры — составлена идиограмма.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Хромосомный набор кедров сибирского, как и других представителей рода *Pinus*, равен 24 ($2n=24$). В единичных случаях наблюдались отклонения от нормального диплоидного числа. Например, при изучении потомства встречены анеуплоиды ($2n=23$ и $2n=25$) и миксоплоиды, которые содержали наряду с диплоидными клетки с удвоенным набором ($2n=48$). Карiotип *P. sibirica* из саянской низкорослой популяции представлен на рис. 1.

Анализ поликартиограммы (рис. 2) показал, что четко идентифицируется только одна пара хромосом, которая является самой короткой и асимметричной в наборе. Эта пара легко отличается и на микрофотографиях. Остальные 11 пар хромосом на поликартиограмме составляют одно большое облако точек. Тем не менее на поликартиограмме отмечаются неоднородные сгущения точек. Это позволяет предполагать, что различия между отдельными хромосомами в действительности су-

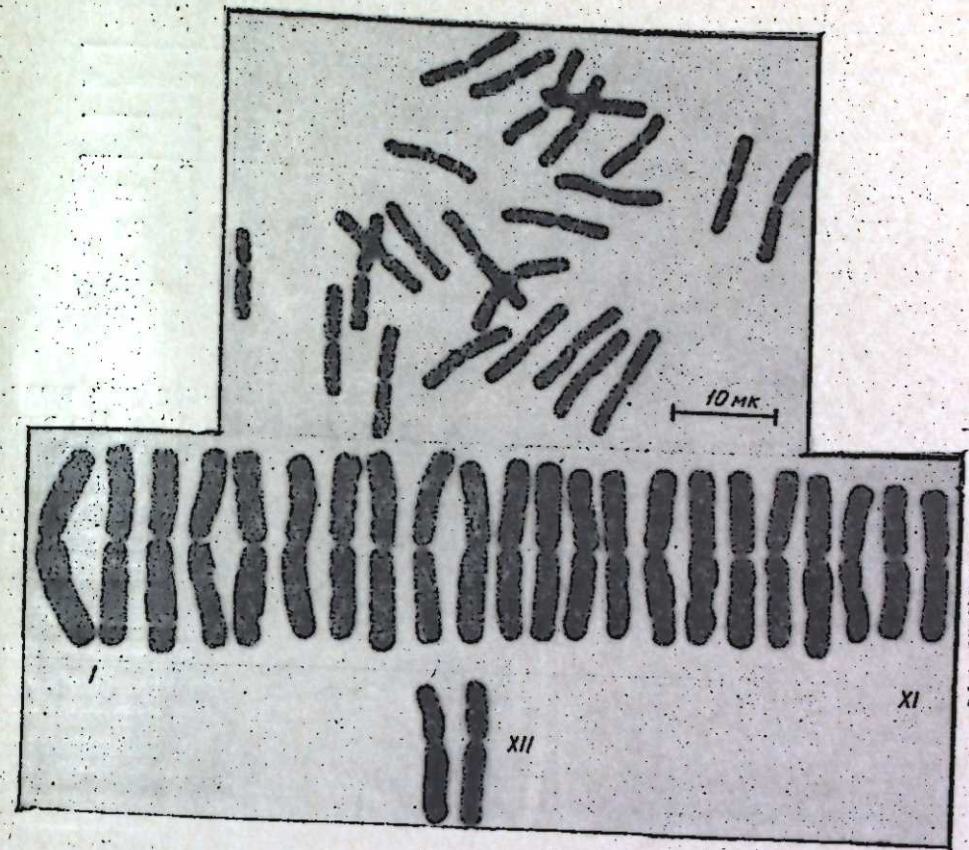


Рис. 1. Карiotип кедров сибирского.

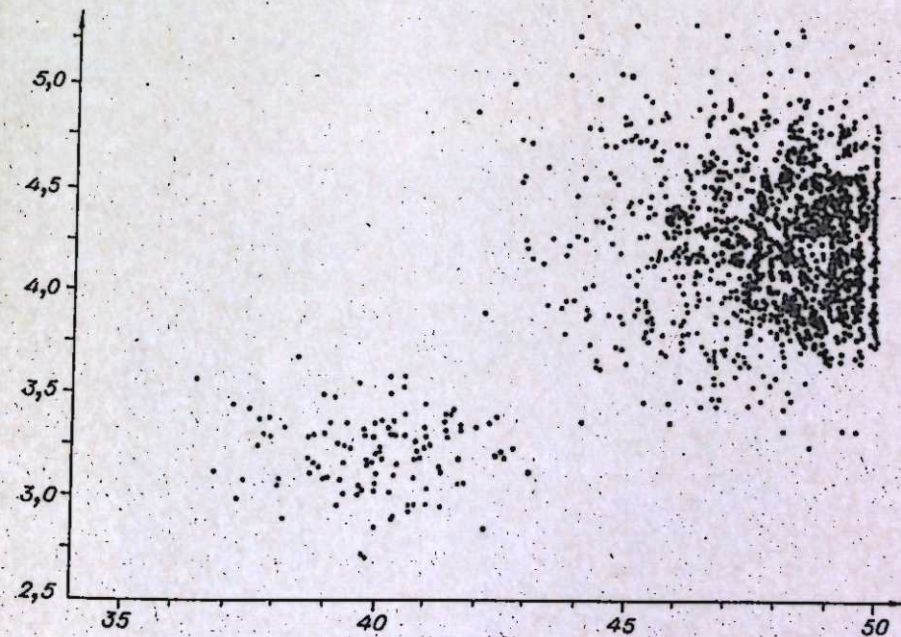


Рис. 2. Поликартиограмма кедров сибирского. По оси абсцисс — центромерный индекс, по оси ординат — относительная длина.

Биометрическая характеристика хромосом *P. sibirica* из саянской низкогорной популяции

Номера хромосом	Абсолютная длина хромосом, мк		Относительная длина хромосом, %		Центромерный индекс, %	
	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V
1—11	$12,3 \pm 0,08$	9,8	$4,2 \pm 0,02$	8,3	$47,3 \pm 0,07$	2,2
12	$9,0 \pm 0,10$	6,4	$3,2 \pm 0,03$	5,8	$40,1 \pm 0,25$	3,4

Примечание. Общая длина хромосом диплоидного набора равна $281,1 \pm 1,76$ мк.

ществуют, но нет достаточно четких объективных критериев для выделения большинства индивидуальных пар на поликардиограмме. Во всех однородных выборках еще остается автономная вариация хромосомных параметров, которая перекрывает различия между парами. Поскольку по размеру и положению центromеры ни одна из одиннадцати пар достоверно не идентифицируется, в таблице приведены средние данные для хромосом 1—11-й. Отдельно приводятся морфометрические данные 12-й пары.

По классификации А. Левана и др. [25], 1—11-ю хромосомы можно характеризовать как мета- и субметацентрические. Хромосомы 12-й пары субacroцентрические. В отдельных случаях они могут быть отнесены к типу субметацентрических, поскольку их центромерный индекс варьирует от 36,3 до 43,1%. Коэффициент вариации (абсолютной и относительной длины и индекса центromеры) довольно низкий. Он колеблется в пределах 2,2—9,8%, что соответствует умеренному варьированию. Наиболее низкий коэффициент вариации у центромерного индекса (2,2% для хромосом 1—11-й пар и 3,4% для 12-й пары), а наиболее высокая изменчивость отмечается для абсолютной длины группы из 11 неидентифицируемых пар ($C=9,8\%$).

Как отмечалось выше, хромосомы хвойных, особенно видов *Pinus*, характеризуются морфологическим сходством — гомеоморфностью. Это явление значительно затрудняет подбор гомологов и индивидуализацию отдельных хромосом в карิโอ типе. Идентифицировать удается лишь те хромосомы, которые по размерам и положению центromеры резко

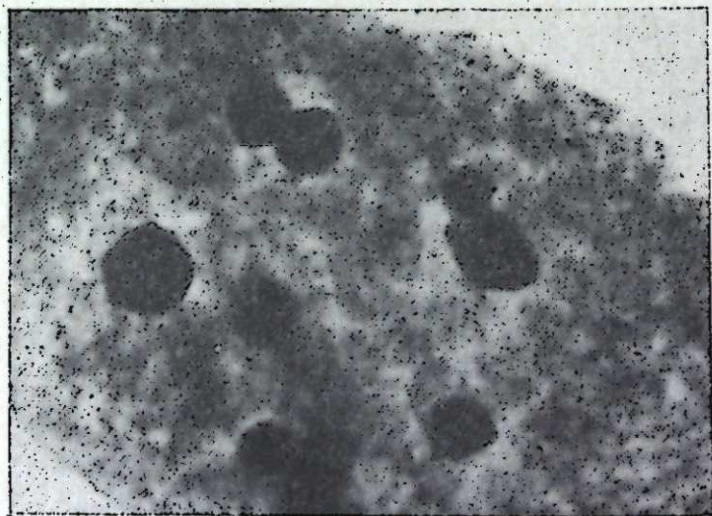


Рис. 3. Интерфазное ядро кедрa сибирского.

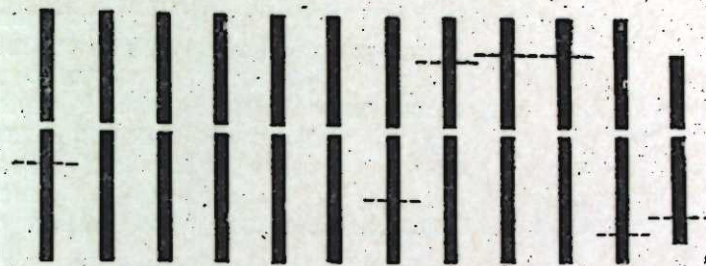


Рис. 4. Идиограмма кедрa сибирского.

отличаются от остальных. Именно поэтому в литературе обсуждается вопрос об использовании дополнительных диагностических признаков, таких как вторичные перетяжки и спутники [26—29]. В разных пластинках *P. sibirica* наблюдается от 1 до 16 хромосом с вторичными перетяжками, т. е. они отмечаются с разной частотой почти у всех хромосом набора (в том числе и у 12-й пары, где она имеется в 33% изученных кариотипов). Морфометрический анализ показал, что у 6 гомологов из неидентифицируемой группы встречаемость вторичных перетяжек сравнительно высокая. Место, которое занимает каждая перетяжка на хромосоме, строго постоянно [30], что позволяет в ряде случаев их идентифицировать по этому признаку.

Определение количества вероятных ядрышкообразующих районов (по числу ядрышек) показало, что в интерфазных ядрах этого вида имеется от 6 до 14 ядрышек. В телофазных ядрах находится 14 ядрышек — эта величина совпадает с числом более постоянных вторичных перетяжек. Для иллюстрации наличия у *P. sibirica* большого числа ядрышкообразующих хромосом на рис. 3 представлено одно из интерфазных ядер, в котором имеется 7 ядрышек.

Вторичные перетяжки кедрa сибирского имеют вид узких неокрашенных участков. Часто перетяжки выражены очень слабо, а во многих случаях они не выявляются совсем.

На рис. 4 приводится идиограмма кедрa сибирского. При ее построении использовали только средние значения параметров 1—11-й пар. Наиболее вероятные места встречаемости вторичных перетяжек на идиограмме показаны пунктирной линией.

ОБСУЖДЕНИЕ

По размеру хромосом и положению центromеры в карิโอ типе *P. sibirica* (как и у большинства видов *Pinus*) четко идентифицируется только одна пара хромосом. Поэтому для характеристики кариотипа важное значение имеет анализ встречаемости и расположения вторичных перетяжек. У всех представителей этого рода локализацию вторичных перетяжек не всегда можно рассматривать как константный признак, потому что они встречаются с разной частотой почти у всех хромосом набора. Вторичные перетяжки *P. sibirica*, как и других представителей семейства *Pinaceae*, не отчлениют «спутники» классического типа, они образуют «притянутый» спутник. У кедрa сибирского, как это было установлено ранее, и у других видов растений [31—32] наблюдается значительная вариабельность в величине вторичной перетяжки в зависимости от степени спирализации «спутничной нити».

Известно, что спутничные хромосомы играют важную роль в белковом метаболизме клетки. У большинства растений в районе вторичной перетяжки локализован ядрышковый организатор, который отвеча-

ет за синтез рибосомной РНК [33]. Число ядрышек строго определено генетически и связано с числом ядрышкообразующих хромосом. При определении числа этих хромосом подсчитывается число ядрышек. В интерфазных ядрах кедр сибирского имеется до 14 ядрышек, что подтверждает данные количественного анализа о наличии 7 пар ядрышкообразующих хромосом. Разная степень проявления, гетероморфизм хромосом по вторичным перетяжкам могут отражать различие в синтетической активности и расположенных в них ядрышковых организаторов [34].

Проведенные исследования показали, что по основному хромосомному набору *P. sibirica* имеет сходство с другими видами *Pinus*, но в отличие от них имеет 7 пар хромосом с вторичными перетяжками. При дальнейших исследованиях этого рода необходимо наряду с морфологическими признаками хромосом привлекать другие методы кариологического анализа, позволяющие изучать тонкую структуру хромосом.

ВЫВОДЫ

1. Кедр сибирский имеет в диплоидном наборе 24 хромосомы ($2n=24$). При этом достоверно идентифицируется только одна пара хромосом: она относится к типу, субacroцентрических. Остальные 11 пар составляют гомеоморфную группу, внутри которой идентификация затруднительна. Хромосомы, входящие в состав этой группы являются мета- и субметацентрическими.

2. Вторичные перетяжки встречаются у большинства хромосом набора, однако сравнительно постоянно они характерны только для 7 гомологичных пар.

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

Поступила в редакцию
20/VI 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Sax K., Sax H. Chromosome number and morphology in the conifers.—J. of the Arnold Arboretum, 1933, 14, 356—374.
2. Shibata K., Ogoshi Y., Nakata G. Chromosome numbers of some species in Coniferae.—Japanese J. Genetics, 1955, 30, 186.
3. Mehra P. N., Khoshoo T. N. Cytology of conifers. I.—J. Genetics, 1956, 54, 165—180.
4. Natarajan A. T., Ohba K., Šimak M. Karyotype analysis of *Pinus silvestris*.—Hereditas, 1961, 47, 379—382.
5. Yim K. B. Karyotype analysis of *Pinus rigida*.—Hereditas, 1963, 49, 274—276.
6. Pederick L. Chromosome relationships between *Pinus species*.—Silvae Genetica, 1970, 19, 171—180.
7. Upadhyaya L. P., Kedharnath S. Karyotype of four species of pines naturally occurring in India.—The Indian Forester, 1970, 96, 657—667.
8. Saylor L. C. Karyotype analysis of the genus *Pinus-subgenus Pinus*.—Silvae Genetica, 1972, 21, 155—163.
9. Dhillon S. S. Karyotype analysis of three species of *Pinus*.—The Indian Forester, 1973, 99, 698—706.
10. Pederick L. The structure and identification of the chromosomes of *Pinus radiata* D. Don.—Silvae Genetica, 1967, 16, 69—77.
11. Бударagini В. А. Анализ кариотипов изолированных популяций сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*, L.) в Северном и Центральном Казахстане.—Генетика, 1973, 9, 41—52.
12. Машкин С. И., Буторина А. К., Белозерова М. М., Пожидаева И. М., Мурая Л. С., Хатунцева Л. Н., Дорожин Ю. А. Сравнительное изучение кариотипов сосны меловой (*P. cretacea* Kalen.) и сосны обыкновенной (*P. silvestris* L.) в популяциях Центрального Черноземья.—В кн.: Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Воронеж, 1974, с. 10—31.
13. Shaw R. G. The genus *Pinus*. Cambridge, 1914.

14. Saylor L. C. A karyotypic analysis of selected species of *Pinus*.—Silvae Genetica, 1961, 10, 77—84.
15. Saylor L. C. Karyotype analysis of *Pinus* group Laricoides.—Silvae Genetica, 1964, 13, 165—170.
16. Kiellander C. L. Polyploidy in *Picea abies*.—Hereditas, 1950, 36, 513—516.
17. Zinna I. Tetraploid plants of Japanese red pine (*Pinus densiflora* Sieb.) discovered in transplant bed.—J. Japanese forestry society, 1952, 34, 185—187.
18. Santamour F. S. New chromosome counts in *Pinus* and *Picea*.—Silvae Genetica, 1960, 9, 87—88.
19. Sarkar P. Chromosome studies in *Pinus species*.—Canadian J. Genetics and Cytology, 1963, 5, 107.
20. Николаева А. Н. О кариотипе кедр сибирского.—В кн.: Исследования в лесах Сибири. Т. 1. Красноярск, 1968, с. 39—40.
21. Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. Комаровские чтения, 20. Владивосток, 1973, с. 47—62.
22. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., «Колос», 1974.
23. Правдин Л. Ф., Бударagini В. А., Круклис М. В., Шершуклова О. П. Методика кариологического изучения хвойных пород.—Лесоведение, 1972, № 23, 67—75.
24. Павулсоне С. А., Иорданский А. Б., Гиндилис В. М. Сравнительно-морфометрический анализ хромосом *Allium cepa* и *A. fistulosum*.—Генетика, 1970, 6, 40—55.
25. Levan A., Fredga K., Sanberg A. A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes.—Hereditas, 1964, 52, 201—220.
26. Šimak M. Karyotype analysis of *Larix gliffithiana* Carr.—Hereditas, 1966, 56, 137—141.
27. Thomas G., Ching K. K. A comparative karyotype analysis of *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco and *Pseudotsuga wilsoniana* (Hayata).—Silvae Genetica, 1968, 17, 138—143.
28. Круклис М. В. Кариологическое исследование лиственницы даурской (*Larix dahurica* Turcz.).—В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петропавловск, 1970, с. 39—46.
29. Буторина А. К., Мурая Л. С., Пожидаева И. М., Белозерова М. М., Хатунцева Л. Н. Вариации по числу и локализации вторичных перетяжек в хромосомном наборе сосны обыкновенной.—В кн.: Структура и функции клеточного ядра. Новосибирск, «Наука», 1975, с. 168—169.
30. Прокофьева-Бельговская А. А. Хромосомы человека.—В кн.: Руководство по цитологии. Т. 2, М.—Л., «Наука», 1966, с. 347—359.
31. Дерягин Г. В., Иорданский А. Б. Фенотипическая изменчивость спутничных хромосом. Сообщение 1. *Allium cepa* L., *Allium fistulosum* L., *Allium altaicum* Pall.—Генетика, 1971, 7, 13—22.
32. Иорданский А. Б., Павулсоне С. А., Бадаев Н. С. Фенотипическая изменчивость и репродукция спутничных хромосом *Allium fistulosum*.—ДАН СССР, 1971, 198, 215—217.
33. Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом. Л., «Наука», 1972.
34. Беляева Е. С., Ямполь Г. П. Гетероморфизм спутничных хромосом и ядрышек у лука *Allium fistulosum* L.—Цитология, 1973, 15, 1492—1499.

E. N. Muratova

CHARACTERISTIC OF THE KARYOTYPE OF SIBERIAN PINE (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR)

Karyological investigation of siberian pine (*Pinus sibirica* Du Tour) from Western Sayan showed that diploid complement of this species has 24 chromosomes ($2n=24$), from which only one pair of chromosomes may be identified reliably. Other eleven pairs on the polykaryogram consist one large cloud of points, inside of which it very difficult to identify homological pairs. Secondary constrictions occur with different frequency almost in all chromosomes of the complement but in seven of this more constant. The data received are compared with these of investigations of other species in the genus *Pinus*.

Г. М. СКУРИДИН, Г. Ф. ПРИВАЛОВ

ИЗУЧЕНИЕ СУММАРНОЙ ЭСТЕРАЗНОЙ АКТИВНОСТИ В ТКАНЯХ ИНДУЦИРОВАННЫХ МУТАНТОВ ОБЛЕПИХИ В ПРОЦЕССЕ ВЕГЕТАЦИИ

Облепиха крушиновидная (*Hipporhae rhamnoides*), как уникальный источник ценного сырья для фармацевтической и пищевой промышленности, привлекает пристальное внимание исследователей [1]. В настоящее время введение этого растения в культуру преимущественно осуществляется отбором и вегетативным размножением лучших форм из природных популяций. Двудомность этого вида затрудняет селекционные и генетические исследования из-за отсутствия надежных критериев подбора мужских экземпляров для скрещивания и анализа признаков, определяющих урожайность и качество плодов. Необходим поиск биохимических методов анализа для подбора исходных форм при скрещивании. С нашей точки зрения, такими биохимическими маркерами могут служить некоторые свойства ферментов — их активность, изоферментный спектр и динамика этих показателей в различных тканях растения в процессе вегетации.

Ранее [2] было показано, что в тканях листьев и побегов индуцированных мутантов клена ясенелистного (*Acer negundo*) сильно изменена активность некоторых изоферментов эстеразы по сравнению с исходными формами, растущими на общей корневой системе. При этом каждому типу мутации соответствовал определенный набор изоферментов. В лаборатории экспериментального мутагенеза получены мутанты облепихи в результате обработки семян γ -лучами [3]. Наша работа является первым этапом в изучении возможности биохимического прогнозирования признаков мутантов мужских и женских растений. Исследована динамика суммарной эстеразной активности (СЭА) в листьях и плодах индуцированных мутантов облепихи и их исходных форм в процессе вегетации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали 12 женских и 4 мужских формы в возрасте 7 лет, причем 5 экз. представляли собой химерные растения, сочетающие мутантный и исходный ствол на общей корневой системе. Это позволило вести индивидуальный контроль каждого мутанта. Кроме того, дополнительно были взяты полностью мутантные и контрольные растения.

Однолетние побеги с листьями и плоды, собранные 6 раз в период с 18 июня по 4 сентября 1976 г., помещали в полиэтиленовые пакеты и замораживали при -20°C . В таком виде материал хранился до момента исследования (ноябрь — декабрь 1975 г.).

Для получения препарата эстераз ткань измельчали и отбирали среднюю пробу весом 250 мг. Навеску ткани растирали в стеклянном гомогенизаторе при 0°C с 5 мл 0,1 М трис-буфера (рН 7,4) с добавлением 1,0 мг/мл трилона Б и 2,0 мг/мл диэтилдитиокарбоната натрия.

Гомогенат центрифугировали при 0° и 16 тыс. об/мин на центрифуге К-24 в течение 40 мин. Отбирали 1,0 мл надсадочной жидкости и смешивали с 5,0 мл раствора субстрата, приготовленного по методике [4]. Последующие операции по определению суммарной эстеразной активности проводили по той же методике. Все определения повторяли трижды и статистически обрабатывали данные по П. Рокницкому [5]. Активность фермента выражали в микрограммах продукта реакции (α -нафтола), наработанного эстеразами из 1,0 г сырой ткани за 1 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика суммарной эстеразной активности в листьях женских растений представлена на рис. 1—3. Высокопродуктивные мутантные формы № 118 и 120 (рис. 1, а) имели повышенную СЭА в июне и середине августа. Аналогичная двухвершинность кривой динамики СЭА была установлена при исследовании контрольных плодоносящих форм.

Динамика СЭА в листьях химерного женского растения № 1 с недостаточностью хлорофилла в мутантной части показана на рис. 1, б. Характерно, что СЭА в листьях мутантной части несколько выше, чем в листьях исходной формы. Такое же явление наблюдалось в листьях других хлорофилльных мутантов. В ткани листа узколистного плодоносящего растения достоверных различий СЭА между исходной и мутантной частью не было обнаружено, но форма кривой была также двухвершинной.

Женское химерное растение № 4 состоит из исходной фертильной и стерильной мутантной части. Уровень СЭА во все сроки наблюдений в листьях стерильной части ниже, чем в исходной, но особенно он низок в середине августа (рис. 2, а). В листьях другого, полностью стерильного растения № 5 (неясной половой принадлежности) в течение всего

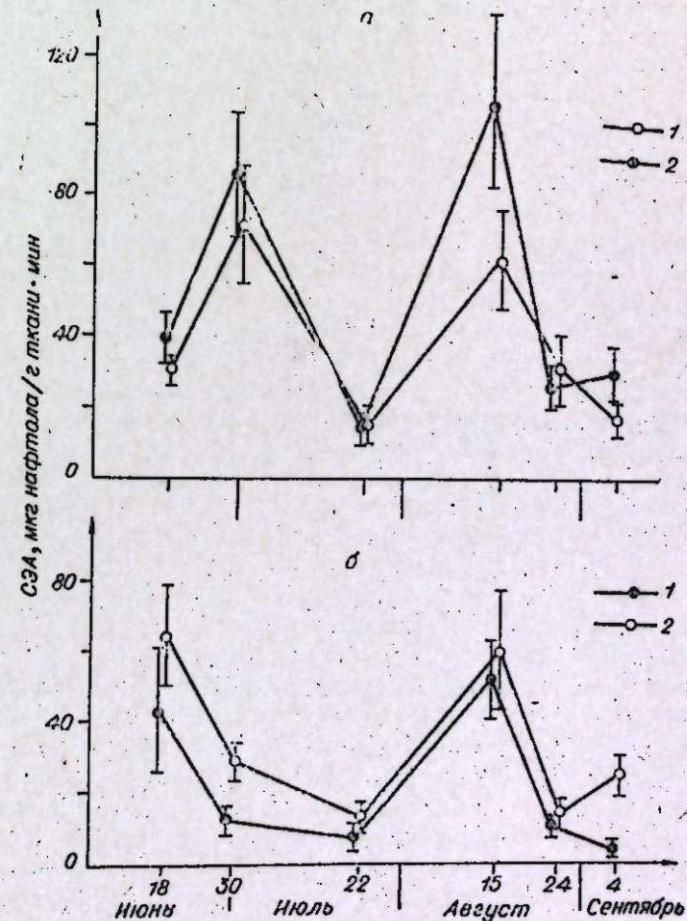


Рис. 1.

а — СЭА в листьях высокопродуктивных мутантов. 1 — № 118, 2 — № 120, б — СЭА в листьях химерного женского растения № 1. 1 — норма, 2 — мутант.

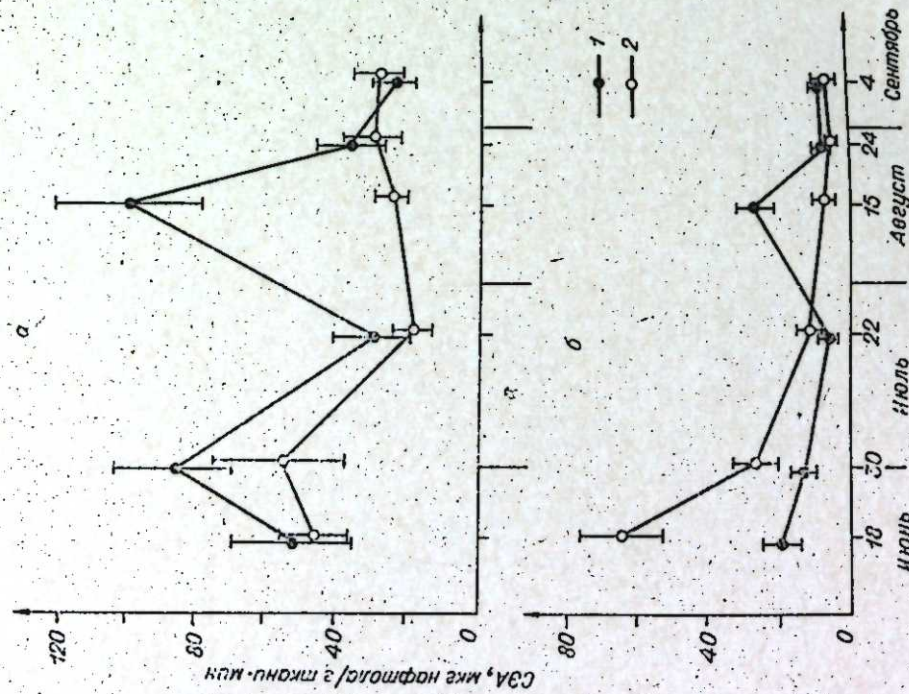


Рис. 2.
а — СЭА в листьях химерного женского растения № 4, 1 — норма, 2 — мутант. б — СЭА в листьях 1 — стерильного мутанта № 5, 2 — мутант.

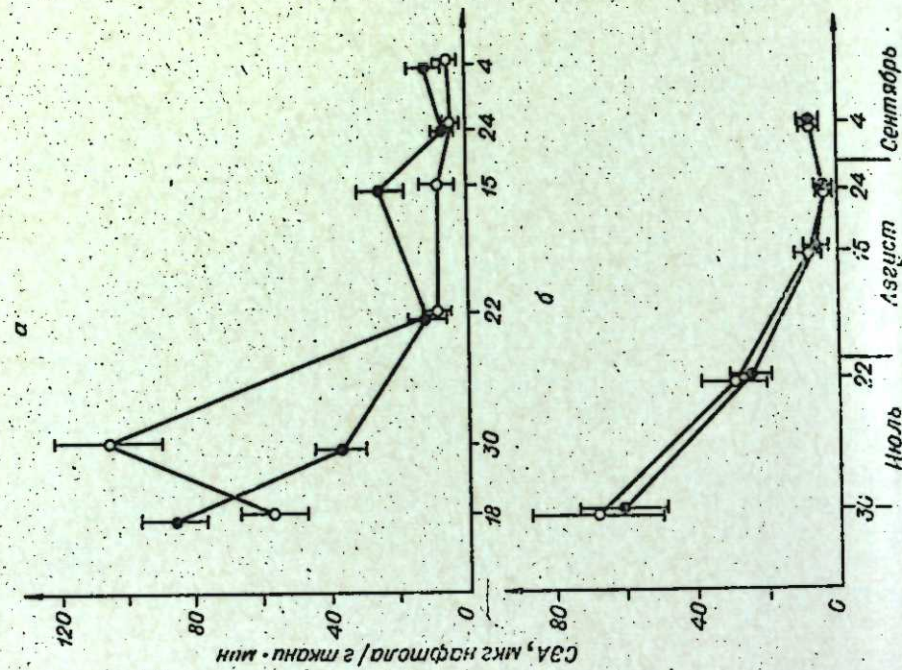


Рис. 3.
а — СЭА в листьях мужского химерного растения № 2, 1 — норма, 2 — мутант. б — СЭА в листьях плодов химерного женского растения № 1, 1 — норма, 2 — мутант.

периода вегетации наблюдались пониженные значения СЭА аналогично мутантной части женского растения № 4 (рис. 2, б).

Результаты, полученные при исследовании листьев мужских растений, показаны на рис. 2, б и 3, а. В отличие от женских плодоносящих форм, у мужских растений повышение СЭА в августе выражено гораздо слабее. В процессе роста и созревания плодов как у нормальных, так и у мутантных форм СЭА показывает сходную динамику (рис. 3, б), значительно отличающуюся от динамики СЭА листьев.

ОБСУЖДЕНИЕ

К группе эстераз относится ряд гидролитических ферментов, обладающих сравнительно широкой специфичностью. Они действуют на сложноэфирные связи большого числа эфиров карбоновых кислот и одноатомных спиртов, катализируя реакции превращения различных соединений [6]. Биологическая роль эстераз у растений изучена мало. Есть указания на то, что отдельные изоформы эстераз связаны с системой самонесовместимости у линии [7].

Наши исследования демонстрируют различия в динамике активности эстераз листьев между мутантными и исходными формами облепихи. В частности, листья мутантов с хлорофилльной недостаточностью имеют повышенную активность этих гидролаз по сравнению с нормой. Кроме того, результаты, полученные нами, показывают сходство в динамике СЭА у женских и мужских растений облепихи. Для растений обоих типов характерна высокая СЭА в период интенсивного роста вегетативной массы (июнь), что, по-видимому, связано с синтезом необходимых веществ. Аналогичное явление обнаружено Соколовой [8] для окислительных ферментов в листьях яблони.

Второй период повышенной активности совпадает с началом созревания плодов (август). При этом в плодах исчезает хлорофилл, повышается содержание сахаров, жиров, каротина и других жирорастворимых веществ. Предшественники этих веществ и некоторые запасные питательные вещества транспортируются из листьев и побегов, где идут интенсивные процессы гидролиза [9]. Этот период характерен значительными различиями в СЭА между женскими растениями, с одной стороны, мужскими и стерильными женскими — с другой. У мужских и стерильных женских мутантов повышение СЭА не выражено в такой степени, как у нормальных женских. Это свидетельствует о связи процессов роста и созревания плодов с активностью эстераз листьев.

Таким образом, по динамике СЭА существуют как сходство, так и различия между мутантными формами и между мужскими и женскими растениями облепихи. Особенно благоприятным для установления коррелятивных связей между свойствами эстераз и параметрами урожайности и состава плодов, на наш взгляд, является период созревания плодов (август). В связи с этим следует подчеркнуть, что у некоторых мужских форм в это время наблюдалась тенденция к повышению СЭА в листьях.

Наши данные, полученные на различном генетическом материале в сравнимых условиях (общая корневая система для мутантных и исходных форм), позволяют сделать предположение о связи суммарной эстеразной активности с ростовыми процессами в листьях и плодах. Следовательно, есть основания для более детального изучения изоферментов эстераз с целью биохимического прогнозирования ценных признаков у облепихи.

ВЫВОДЫ

1. Для контрольных женских растений облепихи характерны два периода повышенной суммарной активности эстераз — период роста (июнь) и период созревания плодов (август).
2. Различные типы мутантов облепихи обладают определенными изменениями в динамике СЭА листьев по сравнению с исходными формами.
3. В листьях мужских и стерильных женских форм в отличие от плодоносящих женских растений СЭА понижена в период созревания плодов (август).

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
7/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Облепиха в СССР. Библиографический указатель литературы за 1917—1972 гг. Горький, Горк. с.-х. ин-т, 1975.
2. Агафонова О. В., Привалов Г. Ф. Электрофоретическое исследование эстераз и каталазы у морфологически различающихся форм клена ясенелистного.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1976, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 108—111.
3. Привалов Г. Ф. Использование ионизирующих излучений с целью получения соматических мутаций у древесных растений.— В кн.: Радиация и селекция растений. М., Атомиздат, 1965, с. 192—199.
4. Bamford K., Harris H. Studies on "usual" and "atypical" serum cholinesterase using alpha-naphthyl acetate as substrate.— Ann. Human Genet., 1964, 27, 4, 417—425.
5. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, «Высшая школа», 1964, с. 85—107.
6. Диксон М., Уэбб Э. Ферменты. М., «Мир», 1966, с. 191—195.
7. Pandey K. K. Isozyme specificity to temperature.— Nature. New Biol., 1972, 239, 88, 27—29.
8. Соколова Р. А. 1972. Роль ферментов в устойчивости яблони к парше.— В кн.: Агротехнические приемы повышения урожайности сельскохозяйственных культур в Ивановской области.— М.—Иваново, 1972, с. 126—136.
9. Либерт Э. Физиология растений. М., «Мир», 1976, с. 443—444.

G. M. Skuridin, G. F. Privalov

STUDIES OF THE TOTAL ESTERASE ACTIVITY IN THE SEA BUCKTHORN TISSUES DURING THE VEGETATIVE PERIOD

The total esterase activity (TEA) in the leaf and fruit tissues of induced mutants of male and female sea buckthorn (*Hippophae rhamnoides*) plants was studied. It has been shown that different types of mutants were characterised by certain changes in its dynamics of TEA in leaves. The two periods of TEA increasing have been established for fruit-bearing female plants — on June and August. It has been shown that TEA in the fruit pulp had decrease during its growth and development.

It was suggested that TEA is connected with growth processes in the sea buckthorn tissues.

Ю. А. КИСЕЛЕВ

СКРЕЩИВАНИЕ ЯКУТСКОГО СКОТА С ДЖЕРСЕЙСКИМ С ЦЕЛЬЮ ПОЛУЧЕНИЯ ПОМЕСЕЙ МЯСНОГО ТИПА

Мясное скотоводство в Западной Сибири не получило широкого развития в силу ряда объективных причин. Главной из них являются суровые климатические условия, с которыми связана большая продолжительность стойлового периода и необходимость иметь для содержания скота дорогостоящие капитальные помещения. Кроме того, требования, которые предъявляются к скоту мясного направления, особенно в районах с суровыми климатическими условиями, нередко бывают взаимоисключающими. Животные маточного стада должны быть выносливыми, устойчивыми к продолжительному действию неблагоприятных условий среды, долголетними, обладать высокой плодовитостью, легкими телами, способностью хорошо использовать пастбища. Соединить эти качества с достаточной молочностью матерей, быстрым ростом потомства, скороспелостью практически невозможно [1].

Одним из существенных недостатков высокоспециализированных мясных пород скота является невысокая молочность матерей и, как следствие этого, замедленное развитие потомства [2]. Поэтому широкое распространение получило скрещивание молочных пород с мясными и создание новых, комбинированных пород, имеющих более высокую мясную производительность по сравнению с исходными [3]. Сравнительно невысокая средняя продолжительность жизни коров заводских пород мясного скота (5—6 лет в среднем) [4] в сочетании с продолжительным стойловым периодом в значительной степени увеличивает затраты на восстановление стада.

В условиях холодного, континентального климата Западной Сибири трудности разведения мясного скота могут быть отчасти преодолены генетическими методами: путем создания типов животных, способных в зимнее время обходиться без капитальных помещений, обладающих достаточно высокой собственной продуктивностью или способных при скрещивании производить помесей с выраженными мясными качествами. Эксперимент по созданию таких типов помесей был проведен нами в условиях экспериментального хозяйства Сибирского отделения АН СССР (г. Новосибирск).

Задачи и условия проведения эксперимента. Предпосылкой для скрещивания якутского и джерсейского скота послужила значительная генетическая отдаленность этих пород, в связи с чем у помесей мог проявиться гетерозис по признакам развития, в частности по весу животных.

Якутский скот, так же как и джерсейский, принадлежит к числу местных пород, но сформировались эти породы в предельно контрастных экологических условиях (мягкий, умеренный климат островов Ла-Манша и холодный, континентальный климат Якутии).

Отбор среди якутского скота был направлен в основном на способность животных выживать в чрезвычайно суровом климате на ограниченном количестве корма [5]. Среди джерсейского скота отбор был направлен на создание сравнительно небольших, но очень высокопродуктивных животных молочного типа, при постоянном обилии корма [6]. В обоих случаях шел очень жесткий отбор на плодовитость животных, обусловленный у якутского скота практической невозможностью содержания малоплодовитых животных в течение длительной зимы,

Таблица 1

Сравнительный вес маточного поголовья, кг			
Возраст	Якутский скот	Джерсейский скот	Помеси I поколения
18 мес	237,1±8,0(16)	250,8±11,0(16)	254,9±8,2(7)
Старше 5 лет	369,7±14,0(12)	396,3±8,0(12)	442,9±15,0(7)

Примечание. В скобках указано количество животных.

а у джерсейского — применявшимся в течение нескольких столетий инбридингом.

Обе породы в силу специфики длительного отбора имеют большую продолжительность продуктивной жизни. Из 12 коров якутского скота, завезенных в 1963 г. на ферму экспериментального хозяйства из западной Якутии, две коровы ежегодно приносили потомство до 22-летнего возраста, а остальные до 15 лет и старше. Среди крупного рогатого скота джерсейский скот является одной из наиболее долголетних пород, и коровы, лактирующие в возрасте 15 лет, не являются исключением.

Непосредственная цель эксперимента — изучение энергии роста полукровных (♀ якутская × ♂ джерсей) и 3/4 кровных помесей по якутской породе и их приспособленности к низким температурам. В начале эксперимента якутский скот (12 коров), датских джерсеев (25 коров), а также помесей I поколения (7 коров) содержали совместно в скотном дворе для определения уровня их молочной продуктивности. Определение удоев и жирномолочности у этих групп скота, а также веса помесей I поколения до возраста первой лактации было проведено Н. Ф. Решетниковой [7]. Молодняк джерсейского, якутского скота и помесей I поколения в молочный период выращивали с помощью отъемного метода для того, чтобы выровнять условия питания, связанные с неодинаковой молочностью матерей. Уровень молочного питания был достаточно высоким — в первые 3 мес жизни телята ежедневно получали по 6 л молока. При получении помесей II поколения якутский скот и помесей I поколения содержали зимой под навесом, а летом на лесном пастбище, где применялось подсосное выращивание молодняка. Минимальные зимние температуры, воздействию которых подвергались животные, достигали -44° и максимальные летние $+34^{\circ}\text{C}$.

Экспериментальные данные. Обе исходные породы относятся к числу мелких. Вес завезенных взрослых якутских коров в среднем был равен 347,4 кг (lim 310—434) и джерсейских — 396,3 кг (lim 320—477). Улучшенные условия выращивания в экспериментальном хозяйстве мало отразились на весе потомства якутского скота и дочери завезенных коров во взрослом состоянии весили в среднем 369,7 кг (lim 350—433). К 18 мес якутские телочки достигали веса $237,1 \pm 8,0$ и джерсейские — $250,8 \pm 11,0$ кг.

При сравнении веса исходных пород и помесей I поколения существенной разницы между группами животных в молодом возрасте не обнаруживается (табл. 1).

До возраста 18 мес вес помесей I поколения не превышал полусуммы веса исходных пород. Существенное превосходство помесей по этому признаку обнаруживается только у животных старше 5 лет. Помеси весили на 60 кг больше (15,7%), чем матери исходных пород в этом же возрасте ($p < 0,01$).

Энергия роста молодняка помесей II поколения (3/4 якутская, 1/4 джерсейская) была значительно более высокой, чем помесей I поколения (1/2 якутская, 1/2 джерсейская) (табл. 2).

Таблица 2

Возраст	Вес помесей-телок I и II поколения, кг					
	Помеси I поколения			Помеси II поколения		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
При рождении	7	19,0±1,0	16—23	8	23,1±1,4	17—28
3 мес	7	67,6±2,1	54—75	8	120,6±7,0	101—150,7
5 мес	7	224,4±7,0	204—254	8	295,6±16,6	231,6—366,5

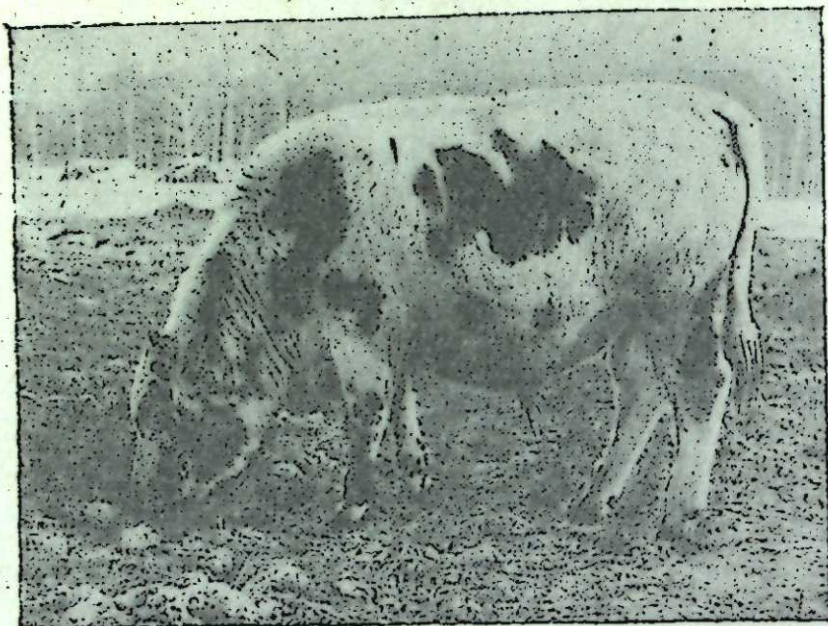
Во все три возрастных периода помеси II поколения превосходили по весу помесей I поколения. При рождении разница в пользу помесей II поколения составляла 4,1 кг или 21,6% ($p \leq 0,05$), в 3-месячном возрасте — 53 кг или 78,2% ($p < 0,01$) и 15-месячном — 71,2 кг или 31,8% ($p < 0,01$). Вес помесей II поколения к 15-месячному возрасту был примерно таким же, как у современных специализированных мясных пород. Например, средний вес телок наиболее распространенной в СССР герефордской породы в племенных хозяйствах в этом возрасте равен 287—346 кг. 15-месячные абердин-ангусские телки в условиях Казахстана весят в среднем 282 кг [8].

Особенно энергичный рост помесей II поколения происходил до 3-месячного возраста. В этот период их среднесуточный привес был равен 1083 г, а помесей I поколения только 540 г.

Расход корма. В пастбищный период якутский скот и помеси I и II поколений обходились подножным кормом. Выпас скота весной начинался сразу после появления травы (20—25 мая) и продолжался до выпадения снега (15—25 октября).

Зимний рацион в основном составляли грубые корма среднего качества — сено и силос. Концентраты в ограниченном количестве — 1 кг на голову молодняка и до 1,5 кг на корову — давались только с наступлением сильных морозов, с середины ноября или начала декабря. Суточный расход корма в наиболее жесткие зимние месяцы (декабрь — февраль) на одно взрослое животное был равен 6,3, для молодняка старше года — 5,5 и для телят в возрасте до 1 года — 3,3 кормовым единицам.

Приспособленность помесей к климату Западной Сибири. Низкие температуры (до -44°) не служили препятствием для содержания помесей I и II поколений под полукрытым навесом. При умеренно низких температурах ($-10, -15^{\circ}$) животные обычно ночевали около кормушек на остатках корма, не заходя под навес. Отел животных в зимнее время происходил под навесом, и новорожденный теленок после обсушивания помещался вместе с матерью в отгороженный участок навеса. Защитой от холода помесным животным служил сильно развитый шерстный покров, унаследованный от якутского скота (см. рисунок). Случаев обмороживания вымени не наблюдалось, поскольку оно было покрыто густым шерстным покровом. Следует, однако, отметить, что, несмотря на чрезвычайно высокую приспособленность помесей к низким температурам, рост телят, родившихся в позднесенний или раннезимний период, происходил медленнее по сравнению с родившимися весной и летом. Поэтому отели предпочтительнее проводить в ранневесенний или летний период. Линька помесных животных и якутского скота начиналась одновременно. С 10—15 февраля происходило выпадение остевого волоса на шее и спине. Полностью линька заканчивалась к 1—10 мая и у животных оставался короткий, блестящий волосяной покров.



Бык-помесь (3/4 якутский, 1/4 джерсейский), обросший густой, зимней шерстью в возрасте 15 мес.

Для сравнения животных по приспособленности к низким температурам совместно с якутским и помесным скотом в зимнее время содержали группу полуторалетних телок черно-пестрой породы ($n=30$) и помесей I поколения ♀ черно-пестрая × ♂ герефорд ($n=6$). Однако у черно-пестрого скота и его помесей с герефордами, в отличие от якутского скота и его помесей, при температурах ниже -35° отмечалось перемерзание капилляров легких, их разрывы, сопровождавшиеся обильным выделением крови из носовых отверстий. Животные отказывались от корма, предпочитая оставаться под навесами.

Половая скороспелость. Среди пород крупного рогатого скота наиболее ранней половой скороспелостью отличается джерсейский скот. У телок этой породы первые половые циклы наблюдаются в 7—8-месячном возрасте [9]. Появление течки у якутского скота и помесей I поколения не происходило ранее 8—9-месячного возраста. Однако помеси II поколения достигали половой зрелости чрезвычайно рано — в 4,5—5-месячном возрасте. Несколько животных в этом возрасте были оплодотворены чистопородным годовалым якутским быком, но беременность их на 5—6 мес была искусственно прервана для предотвращения задержки роста животных.

Выход мяса. Выход мяса был определен у 4 голов 15-месячных телок помесей II поколения, забитых сразу после окончания пастбищного периода. Средний вес туш по отношению к предубойному весу составил 63,3%, т. е. не меньше, чем у специализированных мясных пород.

Обсуждение результатов. Согласно генетическим законам, наибольшего проявления гетерозиса следовало ожидать у помесей I поколения. Но в данном случае их вес в молодом возрасте не превышал полусуммы веса исходных пород, и выраженное преимущество в этом признаке стало заметным только у взрослых помесей. Первопричиной замедленного темпа роста помесей I поколения, в особенности в молочный период, явилось, можно полагать, рождение очень мелких телят, неспособных потреблять больших количеств молока. Мелкоплодие у якут-

ского и у джерсейского скота относится к числу отличительных генетически стойко обусловленных породных признаков. Неспособность мелких телят к потреблению большого количества молока была обнаружена и в данном эксперименте. При выращивании на подсосе телят якутского скота их среднесуточный привес до 3-месячного возраста был равен всего 432 г. В то же время молочность матерей при удое от 5 до 8 л молока в сутки со средним процентом жира 4,97 была достаточной, чтобы обеспечить уровень привесов до 700 г в сутки. Из-за того, что телята не высасывали всего образующегося молока, по 1—2 соска вымени матерей оказывались запущенными. Зависимость между весом при рождении и привесами телят в молочный период довольно хорошо изучена [10]. По всей вероятности, ускоренный темп роста помесей II поколения следует объяснить большим, чем у исходных пород, весом телят при рождении и их способностью в результате этого потреблять такое количество молока, которое достаточно для получения привесов свыше 1 кг в сутки. Молочность матерей-помесей I поколения, определенная по первой лактации, равна 2753 литра за лактацию с процентом жира 4,57. Такой уровень молочной продуктивности вполне достаточен, чтобы теленок ежесуточно в первые 3 мес получал 9—9,5 л молока, необходимого для привесов за этот период по 1083 г в сутки. Повышенный по сравнению с исходными породами и помесями I поколения вес при рождении у помесей II поколения явился следствием материнского эффекта, т. е. результатом большого веса матерей. Увеличение веса матерей-помесей I поколения, в свою очередь, произошло вследствие действия гетерозиса, выявившегося при скрещивании столь генетически отдаленных пород. Сверхраннее половое созревание помесей II поколения вполне объяснимо обильным молочным питанием животных.

Таким образом, помеси I поколения, сохраняя приспособленность якутского скота к жизни при низких температурах, обладают молочностью, позволяющей выращивать быстрорастущий, крупный молодняк с мясным направлением продуктивности. Вариант скрещивания якутского скота с джерсейским следует рассматривать не как предварительный этап создания типа мясного скота, а как способ воспроизводства маточного поголовья, которое не нуждается в зимних помещениях и может при скрещивании с мясными породами давать молодняк, обладающий выраженными мясными качествами.

Долголетие исходных пород — якутской и джерсейской — позволяет предполагать, что срок продуктивной жизнедеятельности помесей будет значительно больше, чем существующих мясных пород скота.

ВЫВОДЫ

1. При скрещивании отдаленных в генетическом отношении пород крупного рогатого скота — якутской и джерсейской гетерозис по признаку веса у помесей I поколения обнаруживается в поздний период развития (у взрослых животных).

2. Помеси II поколения (3/4 якутская, 1/4 джерсейская) обладают энергичным темпом роста и пригодны для использования в качестве мясных животных.

3. Помеси I и II поколений, как и якутский скот, способны в условиях Западной Сибири обходиться в зимний период без капитальных помещений.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/Х 1977

1. Ланина А. В. Мясное скотоводство. М., «Колос», 1973.
2. Коджер М. Проблемы скотоводства во Флориде.— В кн.: Скрещивание в мясном скотоводстве. М., «Колос», 1965, с. 64—74.
3. Бугримов Е. И. Разведение и использование скороспелого мясного скота. М., «Колос», 1973.
4. Огрицек А., Смалчели И. Питание животных и плодовитость.— В кн.: VI Междунар. конгр. по животноводству. М., Изд-во иностр. лит., 1957, с. 183—191.
5. Шубская Е. И., Салтыков Ф. И. Якутский крупный рогатый скот. М., 1931.
6. Эклз К. Г. Молочное скотоводство США. М., Сельхозгиз, 1960.
7. Решетникова Н. Ф. Наследование некоторых признаков при межпородном скрещивании и прогнозирование генетического сдвига у крупного рогатого скота. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1970.
8. Храповский А. И. Абердин-ангусская порода.— В кн.: Импортный скот в СССР. М., «Колос», 1976, с. 83—101.
9. Стамм Г. У. Искусственное осеменение и улучшение сельскохозяйственных животных. М., Изд-во иностр. лит., 1968, с. 245.
10. Левантин В. Л. Разведение и генетика мясных пород скота.— В кн.: Генетические основы селекции животных. М., «Наука», 1969, с. 357—379.

Yu. A. Kiselev

OBTAINING OF-MEAT-TYPE CATTLE BY CROSSBREEDING OF JAKUTIAN AND GERSEY BREEDS

Jakut and gersey cattle was crossed to obtain hybrids of the meat type. In F₁ hybrids, marked heterosis for weight was manifest in adult cattle, at a late stage of development. The possible cause of the late manifestation of heterosis is the low milk productivity in Jakut cattle which was the maternal form in the crosses F₂ hybrids, (3/4 Jakut, 1/4 Gersey). F₂ in the result of the high milk productivity of them mothers, develop fast; they have a meat-type conformation and can be used as meat-type cattle.

Hybrids of the first and second generations are tolerant to the low temperature conditions of West Siberia; they do not require special shed in winter.

УДК 581.1+632.151

В. С. НИКОЛАЕВСКИЙ

АССИМИЛЯЦИЯ МЕЧЕНОГО УГЛЕРОДА И СЕРЫ РАСТЕНИЯМИ И ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ ПРИ ПОГЛОЩЕНИИ ЧИСТЫХ И СМЕШАННЫХ ГАЗОВ НА СВЕТУ И В ТЕМНОТЕ

Уже на рубеже XIX и XX вв. при изучении влияния сернистого газа на растения немецкими исследователями было обнаружено, что последний подавляет фотосинтез [1]. Поэтому сернистый газ стали считать «ассимиляционным ядом» или ингибитором фотосинтеза. Фотодинамическая теория [2, 1] предполагает, что сернистый газ угнетает ассимиляцию углекислого газа и синтез органических веществ, существ-

венно не нарушая связывание пигментами световой энергии, которая направляется на окисление клеточного субстрата и фотосинтетического аппарата. Эти положения привели нас [3] к выводу, что сернистый газ нарушает темновые биохимические реакции фотосинтеза и не влияет на световую стадию. Существуют серьезные основания для подобного утверждения:

1. Фотофизические процессы связывания квантов света пигментами не являются ферментативными, и поэтому для них не найдено еще ингибиторов.
2. Даже первый продукт разрушения хлорофилла, феофитин, обладает свойством связывать световую энергию и с большей интенсивностью, чем хлорофилл [4].
3. Запасание световой энергии в фотохимических реакциях может осуществляться в иных, чем при фотосинтезе, продуктах, которые могут быть промежуточными и неустойчивыми на пути образования АТФ и НАДФ·Н₂.

Темновые биохимические реакции фотосинтеза, начиная с ассимиляции CO₂ и кончая образованием мономерных (моно- и дисахара, аминокислоты и оргкислоты) и полимерных (крахмал, гемицеллюлоза, белки, жиры и др.) соединений, являются ферментативными и поэтому уязвимыми для ингибиторов и вредных веществ, антиметаболитов. Исследования показали [5], что сернистый газ угнетает активность кислой фосфатазы, участвующей в синтезе акцептора CO₂ рибулозо-дифосфата и других ферментов цикла Кальвина. Этим и объясняется резкое подавление фотосинтеза сернистым газом вследствие уменьшения количества акцептора CO₂ в хлоропластах.

По нашему мнению [3], это объяснение не является единственным и достаточным для понимания механизма токсического действия сернистого газа на фотосинтез. Не отрицая возможности уменьшения синтеза акцептора CO₂ рибулозо-дифосфата, можно предполагать, что содержание последнего снижается не только в результате подавления активности кислой фосфатазы, но и в результате угнетения циклического фотофосфорилирования и, следовательно, недостатка АТФ. С другой стороны, угнетение фотосинтеза сернистым газом можно связать с конкурентным с CO₂ механизмом проникновения и диффузии этого газа. Из физики газов известно, что молекула SO₂ обладает большей растворимостью в воде, меньшей энергией диссоциации и большей подвижностью по сравнению с CO₂. Это позволяет молекулам растворенного в воде сернистого газа быстрее проникать в клетку и по тем же каналам, что и CO₂, двигаться в хлоропласты. Можно и более просто объяснить влияние SO₂ на фотосинтез: подкисление воды, пропитывающей клеточные оболочки, и так называемое свободное водное пространство, резко уменьшает способность ее быть растворителем для CO₂. Известно, что слабо подкисленная вода используется в качестве затворной жидкости для меченого углекислого газа. Поэтому связывание растениями сернистого газа уменьшает растворимость в водной фазе клеток углекислого газа и снижает фотосинтез растений.

Представляет интерес изучить закономерности поглощения растениями углекислого и сернистого газов как в чистом виде, так и из смеси газов в зависимости от освещенности (на свету и в темноте) и газостойчивости видов. В своем исследовании мы определяли наличие или отсутствие конкурентного или другого механизма ассимиляции газов, роль световой энергии в поглощении SO₂, закономерности перераспределения меченого углерода и серы в растениях (за 24 ч) и зависимости их от газостойчивости видов. Использование меченых сернистого и углекислого газов, учитывая период полураспада серы (87 дней), позволило изучить закономерности поглощения газов из смеси, содержащей определенное соотношение двух газов.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для исследования использовали древесные растения: клен ясенелистный (устойчивый вид к SO_2) и липу мелколистную (неустойчивый вид к SO_2). В июле 1977 г. срезанные ветви клена и липы помещали в полиэтиленовые камеры объемом 4 л, в которые на 10 мин на свету и в темноте вводили в зависимости от вариантов $C^{14}O_2$ или $S^{35}O_2$ или смесь газов.

В каждом отдельном варианте вводили или 10 мл 1%-го $C^{14}O_2$ с удельной активностью 5 мкКи в 1 мл, или 1 мл $S^{35}O_2$ с удельной активностью 85 мкКи в 1 мл, или оба газа в тех же количествах одновременно. Активность сухих листьев определялась в круглых высечках размером 3,8 см², через 1 ч после ассимиляции газов и через 24 ч. Для определения соотношения в растениях C^{14} и S^{35} в 5 и 6 вариантах просчет активности повторили через 87 дней (период полураспада серы). Просчет активности проводили на установке ПСО2-08А счетчиком СБТ-7 при эффективности счета 25%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнивая интенсивность фотосинтеза у двух, различающихся по газостойчивости видов древесных растений, можно заметить (см. таблицу), что скорость поглощения $C^{14}O_2$ у липы почти в 2 раза выше, чем у клена. У липы в темноте поглощение меченого углекислого газа как по абсолютным, так и по относительным показателям (процент от ассимиляции на свету) меньше, чем у клена в 2—3 раза. Если у клена идет интенсивный отток меченых ассимилятов и удаление $C^{14}O_2$ в воздух (за сутки — 48,7%), то у липы увеличивается активность на 15%. Последнее возможно за счет поглощения из воды, в которой стояли ветви деревьев при газировании.

Поглощенный в темноте меченый углерод слабее подвергается транслокации, чем поглощенный на свету.

Прослеживая динамику поглощения $S^{35}O_2$, видим, что липа больше поглощает сернистого газа как на свету (на 165,7%), так и в темноте (на 3,7%) по сравнению с поглощением этого газа кленом. Растения через сутки содержат в листьях больше меченой серы, чем сразу после газации, и в световом, и в темновом варианте. Вероятная причина этого явления, как уже отмечалось выше, — поглощение меченого газа, растворенного в воде.

Ветви в темновом варианте поглощали за сутки (ветви после опыта находились на свету) меченой серы больше, чем ветви в световом

Поглощение и перераспределение меченого углекислого и сернистого газов растениями на свету и в темноте

№ варианта	Варианты опытов	Клен ясенелистный				Липа мелколистная			
		Активность диска, имп/мин		Темновой вариант в % от светового		Активность диска, имп/мин		Темновой вариант в % от светового	
		через 1 ч	через 24 ч	через 1 ч	через 24 ч	через 1 ч	через 24 ч	через 1 ч	через 24 ч
1	$C^{14}O_2$ на свету	7 644	3 922	100	100	13 695	15 738	100	100
2	$C^{14}O_2$ в темноте	313	256	4,1	6,5	165	336	1,2	2,1
3	$S^{35}O_2$ на свету	11 581	15 056	100	100	30 768	37 920	100	100
4	$S^{35}O_2$ в темноте	11 112	18 301	95,95	121,55	11 532	21 593	37,4	56,94
5	$S^{35}O_2 + C^{14}O_2$ на свету	S^{35} —10 766	8 507	100	100	17 254	8 783	100	100
		C^{14} —3 716	3 537	100	100	10 031	16 705	100	100
		14 482	12 044			27 285	25 488		
6	$S^{35}O_2 + C^{14}O_2$ в темноте	S^{35} —14 012	9 764	130,1	114,8	6 548	2 406	37,9	27,4
		C^{14} —1 985	4 246	53,4	120	0	160	0	0,9
		15 997	14 010			6 548	2 566		

варианте, на 37,7% (клен) и 6,4% (липа). В темновом варианте вода поглотила больше $S^{35}O_2$, чем в световом (в последнем большую часть SO_2 перехватила липа). Вследствие высокой физиологической активности липа интенсивнее поглощала воду и имеет больший процент повышения содержания $S^{35}O_2$ в темновом варианте.

Если поглощение $S^{35}O_2$ у клена (устойчивый вид) почти не зависит от света, то у липы (неустойчивый вид) свет активизирует поглощение $S^{35}O_2$ почти в 3 раза. Возможно, это связано со степенью светолюбия этих пород. Клен является сравнительно светолюбивым, а липа — теневынослива.

Суммарное поглощение обоих газов (вариант 5) меньше, чем арифметическая сумма поглощения меченого $C^{14}O_2$ и $S^{35}O_2$ в параллельных вариантах (1 и 3 вариант); у клена — 75,3%, у липы — 61,3%. Вероятно, это вызвано подавлением фотосинтеза под влиянием SO_2 (в смеси газов), и оно сильнее у устойчивого вида (на 14%). Определение радиоактивности этой же пробы через 87 дней для выявления соотношения поглощенных C^{14} и S^{35} из смеси газов (вариант 5, 6) показало, что на свету у клена в составе общей активности было S^{35} в среднем 75,2, а C^{14} — 24,8%, у липы соответственно — 62,3 и 37,7%.

Поглощение смеси газов ($C^{14}O_2 + S^{35}O_2$) в темноте у клена было более интенсивным, чем сумма поглощения газов по отдельности (140%), а у липы меньше (56,0%). Сравнение активности листьев темного и светового вариантов со смесью газов показывает, что темнота, вероятно, не успевает вызвать у клена закрывание устьиц, а поглощение газов даже усиливается (преимущественно SO_2). В то же время у липы темнота вызывает закрывание устьиц и угнетение поглощения газов. Природа активации поглощения смеси газов у клена в темноте неясна, но интересна, так как у неустойчивого к SO_2 вида наблюдается противоположное явление — угнетение.

Относительная доля отдельных газов, поглощенных из смеси на свету у клена $S^{35}O_2$ — 74,3%, $C^{14}O_2$ — 25,7%, у липы соответственно — $S^{35}O_2$ — 62,6%, $C^{14}O_2$ — 37,4%. Относительная доля отдельных газов, поглощенных из смеси в темноте у клена, составила: $S^{35}O_2$ — 87,4%, $C^{14}O_2$ — 12,6%, у липы соответственно — 100 и 0%. Эти результаты показывают, что у обоих видов во всех случаях из смеси газов поглощается преимущественно сернистый газ, последний подавляет поглощение углекислого газа на свету более значительно у клена, чем у липы. В темноте сернистый газ активизирует у клена поглощение CO_2 (с 4,1 до 12,6%, а в абсолютных цифрах с 313 до 1985 имп./мин, или в 6 раз), а у липы газ подавляет поглощение CO_2 полностью.

Другая интересная закономерность заключается в том, что у липы сохраняется большая, чем у клена, скорость поглощения смеси газов (как и чистых), но только на свету; в темноте больше скорость поглощения газов из смеси у клена. Можно предполагать, что сернистый газ в темноте вызывает раскрытие устьиц у растений, тогда как на свету он вызывает их закрывание [6].

Поглощение газов в темноте говорит о том, что у клена слабее, чем у липы, выражен фотоактивный механизм регуляции устьиц. Устьица остаются открытыми в первое время после перенесения в темноту, и газ поглощается с интенсивностью, близкой к дневной. У липы, вероятно, закрывание устьиц происходит быстрее, что вызывает подавление поглощения газа. Сравнение скорости поглощения $S^{35}O_2$ и $C^{14}O_2$ в темноте говорит о том, что поглощение первого идет в значительной мере путем обычной диффузии или с участием гетеротрофного механизма связывания.

Суммарная активность $C^{14}O_2$ и $S^{35}O_2$ в световом варианте у клена через сутки снижается до 83,2, у липы — до 93,4%, а в темновом варианте у клена — до 87,5, у липы — до 39,2%. При анализе абсолютных

значений активности на свету видно, что у клена транслокации больше подвергается сера, а у липы уменьшается количество серы и увеличивается количество углерода. В темноте у клена наблюдается удаление серы и поглощение углерода (как у липы на свету), а у липы — значительное удаление серы и слабое поглощение радиоуглерода.

Таким образом, можно констатировать: а) зависимость поглощения газа от биологических свойств вида (светолюбие), чем в значительной мере обеспечивается и разная газоустойчивость; б) конкурентный механизм поглощения сернистого газа (конкуренция с $C^{14}O_2$); в) подавление фотосинтеза сернистым газом; г) роль гетеротрофного механизма ассимиляции в поглощении углерода и серы на свету и в темноте у разных по устойчивости видов; е) поглощение сернистого газа у устойчивого вида осуществляется в значительной мере путем обычной диффузии, а у неустойчивого вида — путем активной.

Если учесть суммарное количество активного углерода и серы, вводимых в вариантах опыта ($C^{14}O_2$ — 50 мкКи, а $S^{35}O_2$ — 87 мкКи), то можно сравнить скорости поглощения газа у отдельных видов по вариантам и у видов между собой. В этом случае у клена интенсивность поглощения $S^{35}O_2$ на свету по сравнению с $C^{14}O_2$ ниже, а у липы больше. Вероятно, слабое поглощение $S^{35}O_2$ у клена вызвано в некоторой степени закрытием устьиц (б) и меньшей растворимостью в протоплазме газа из-за ее низкого рН. У липы регуляция устьиц под влиянием газа выражена слабее, а рН протоплазмы даже способствует поглощению газа.

ВЫВОДЫ

1. Основной причиной различной газоустойчивости видов является разная скорость поглощения вредных газов (SO_2), коррелирующая с интенсивностью фотосинтеза.

2. Устойчивый вид отличается большей интенсивностью гетеротрофной фиксации $C^{14}O_2$ (почти в 2 раза) и более интенсивной транслокацией меченых продуктов фотосинтеза.

3. Свет вызывает взаимное подавление поглощения меченых углекислого и сернистого газов растениями из смеси по сравнению с раздельным поглощением газов.

4. В темноте по сравнению со световым вариантом поглощение газов из смеси активизируется у клена и угнетается у липы.

5. Высокая интенсивность поглощения сернистого газа в темноте по сравнению с углекислым газом и смесью газов, вероятно, вызвано закрытием устьиц. Вместе с тем в ряде случаев можно предполагать взаимную конкуренцию газов при поглощении из смеси или, наоборот, активацию.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
7/VIII 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Красинский Н. П. Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений.— В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые сорта. М.— Горький, УНИИ АКХ и Горьк. гос. ун-т, 1950, с.
2. Noack K. Photochemische Wirkungen des Chlorophylls und ihre Bedeutung für Kohlensäureassimilation.— Zeitschr. Bot., 1925, 17.
3. Николаевский В. С. Биологические основы устойчивости декоративных растений к сернистому газу. Докт. дис. Пермь, 1972.

4. Красновский А. А. Фотобioхимический путь участия пигментов в реакции фотосинтеза.— В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.
5. Илькун Г. М. Влияние токсических газов на растения.— Физиология и биохимия культурных растений, 1971, 3, вып. 1.
6. Николаевский В. С. Некоторые закономерности поглощения сернистого газа растениями. Учен. зап. Перм. ун-та. Вып. 277. Пермь, 1971.

V. S. Nycolaevski

ASSIMILATION AND DISTRIBUTION RADIOACTIVE CARBON AND SULPHUR BY PLANTS OF ABSORPTION OF PURE GAS AND GAS MIXTURE BY LIGHT AND IN THE DARK.

The dependence of the velocity of gas absorption on the biological properties and resistance to gas of plant species has been established. The diffusive way of sulphureous gas absorption prevails in resistant species (maple) and in unresistant species (lime—tree) besides that, the assimilation of SO_2 activates by the light. The competition of gas absorption by the light, the activation in the dark and the role of heterotrophic assimilation of resistance to gas as well have been revealed.

УДК 581.10

Г. А. МАХОТКИНА

ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО РЕГУЛИРОВАНИЯ СОЗРЕВАНИЯ ЗЕРНА ПШЕНИЦЫ (СЕНИКАЦИИ) НА ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ БЕЛКА

Созревание семян зерновых культур во многом определяет скорость старения вегетативных органов, состав метаболитов и полнота их оттока. В условиях Сибири ток пластических веществ из вегетативных органов в колос заторможен из-за низких ночных температур и повышенной влажности воздуха, в результате задерживается и нарушается синтез запасных веществ в зерне. Созревание поля идет крайне неравномерно, зерно не успевает вызреть до наступления заморозков, получается физиологически и биохимически неполноценным, увеличиваются количественные и качественные потери урожая.

Сравнительное изучение действия ряда химических соединений, применяемых обычно при десикации и дефолиации для ускорения созревания, показало, что наиболее эффективным в смысле полноты оттоков, использования зерном метаболитов вегетативных органов, нормализации созревания зерна является прием сеникации с использованием азотнокислого аммония [1—3]. Обработка пшеницы в начале естественного старения вегетативных органов растений, в фазу тостообразной спелости зерна 10%-ным раствором азотнокислого аммония (при обильном смачивании) ускоряет процесс старения вегетативных органов. При этом усиленный отток метаболитов из вегетативных органов и дополнительно введенный в растения минеральный азот приводят в итоге к лучшей биохимической сформированности зерна и, как результат, к более ускоренному его созреванию. Концентрацию азотнокислого аммония в отдельных случаях можно увеличить. Так, при неблагоприятных прогнозах и необходимости быстро подсушить зерно

на корню лучше применять более высокую концентрацию — 15—20%-ый раствор азотнокислого аммония. При сеникации созревание ускоряется на 5—7 дней, увеличивается процент сухой массы в зерне, содержание общего и белкового азота, улучшаются технологические, производственные и семенные качества зерна [2, 3]. Увеличение содержания белка в зерне пшеницы после поверхностной обработки растений повышенной концентрацией азотнокислого аммония происходит как за счет усиления притока органического азота из вегетативных органов в зерно, так и за счет включения минерального [2].

Известно, что белок зерна пшеницы гетерогенен по составу и представляет собой комплекс белковых фракций. Поэтому наряду с определением общего содержания белка изучение его фракционного состава дает ценную информацию для характеристики качества зерна пшеницы. Цель настоящей работы — изучение влияния естественного и искусственно ускоренного, вызванного обработкой растений раствором азотнокислого аммония, созревания на фракционный состав белка.

Исследования проведены на пшенице сортов: Саратовская 29 и Новосибирская 67 в течение 1976—1977 гг. Растения опрыскивали 10%-ным раствором азотнокислого аммония в фазу тестообразной спелости зерна (при 45—50%-ном содержании воды). Пробы зерна после обработки отбирали через 5, 10, 15 и 25 дней (в день уборки) после обработки растений. Зерно фиксировали жидким азотом и высушивали при 50°C. Белки фракций выделяли последовательной экстракцией 1 М NaCl на фосфатном буфере с последующим диализом для разделения водо- и солерастворимых белков, 70%-ным спиртом и 0,05 М NaOH по методике, предложенной сотрудниками ВИРа [4]. Компонентный состав глинадина и глютеина изучали методом электрофореза в блоках полиакриламидного геля [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований за два года аналогичны, поэтому в данной статье приводятся результаты 1977 г. Под влиянием обработки растений 10%-ным раствором азотнокислого аммония содержание белка увеличивается (табл. 1). Значительным, устойчивым и достоверным оно становится через 15 дней после обработки.

Повышение общей белковости зерна коррелирует с повышением содержания отдельных его фракций. Результаты анализов представлены в табл. 2, где содержание белковых фракций рассчитано в процентах на абсолютно сухую массу, и на рис. 1, где показано относительное количество белковых фракций в процентах к суммарному белку.

Обработка растений первоначально увеличила содержание легкоподвижных фракций белка в зерне — альбуминов и глобулинов, причем наибольшее влияние обработка оказала на содержание солерастворимой фракции белка. Водо- и солерастворимые фракции в опыте характеризуются не только высоким процентным содержанием, но и повышенным относительным количеством, что хорошо иллюстрирует рисунок. При естественном созревании (в контроле) отмечено постепенное снижение содержания водо- и солерастворимых фракций в процентах от суммарного белка (за исключением солерастворимой фракции в момент уборки), абсолютное же содержание их по мере созревания увеличивается. Такое изменение количества водо- и солерастворимых фракций подтверждает высказывания ряда авторов [6—9] о том, что по мере созревания зерна происходит снижение доли легкорастворимых, неклеяковообразующих белков (альбуминов и глобулинов) в связи с более интенсивным синтезом клейковообразующих фракций белка (глиадинов и глютеинов).

Изучение фракционного состава клейковообразующих белков показало увеличение содержания глинадина и глютеина при естественном созревании (в контроле) и в нашем опыте (при сеникации). Ко-

Таблица 1
Влияние обработки растений пшеницы 10%-ным раствором азотнокислого аммония на содержание белка в зерне (в % на абсолютно сухую массу)

Вариант	Дни после обработки							
	5		10		15		25 (уборка)	
	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P
Контроль	12,70 ± 0,21		13,13 ± 0,19		14,55 ± 0,15		14,13 ± 0,19	
Сеникация	12,68 ± 0,19	> 0,05	13,80 ± 0,21	0,05	15,50 ± 0,17	< 0,01	15,33 ± 0,21	< 0,01

личество клейковообразующих белков по отношению к неклеяковообразующим при созревании повышается (табл. 2). В относительном выражении содержание глютеина и в контроле и в опыте увеличивается по мере созревания, содержание же глинадина через 15 дней после опрыскивания ниже чем через 10 дней. Вероятно, это произошло за счет более интенсивного образования глютеина в это время: относительное его содержание увеличилось в контроле с 32 до 34%. Такая же тенденция отмечена и при сеникации.

Первоначально после воздействия на растение 10%-го раствора азотнокислого аммония содержание глинадина и глютеина понижается, вероятно, за счет более интенсивного синтеза легкоподвижных белков в это время. Отношение клейковообразующих белков к неклеяковообразующим через 5 дней после обработки ниже, чем в контроле. Сеникация в большей степени оказывает влияние на содержание глютеина — значительно повышая его количество.

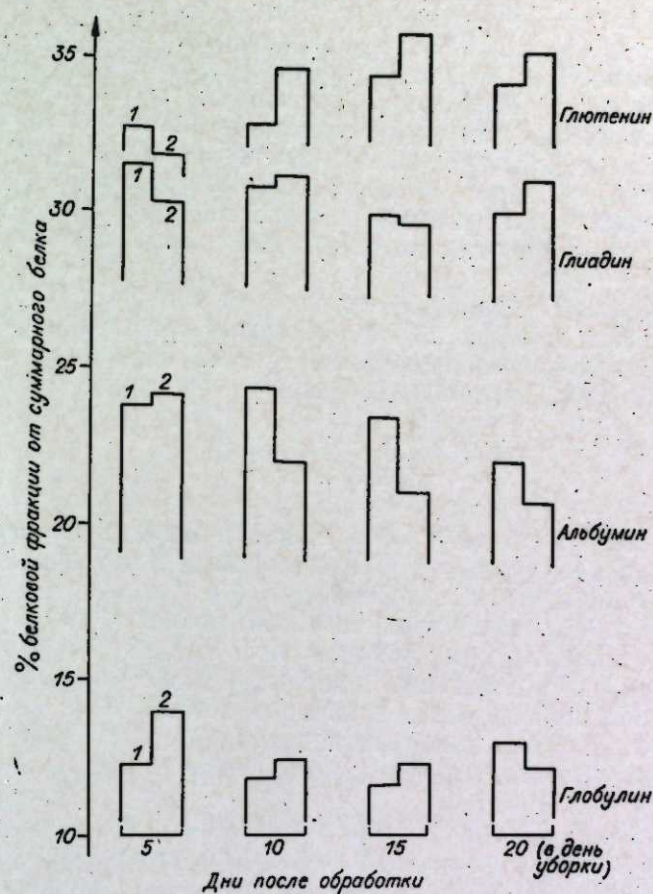
Известно, что азот, введенный в растение на поздних этапах развития (что по времени, способу введения и концентрации соединений азота аналогично разработанному нами приему сеникации), повышает содержание суммарного белка в зерне и увеличивает долю клейковообразующих фракций в нем [10, 11]. Наши результаты по влиянию сеникации азотнокислым аммонием на фракционный состав белка в зерне показывают, что общее и относительное содержание глинадина и глютеина в зерне после обработки растений увеличивается на фоне общего увеличения белка. В литературе нет единого мнения по вопросу о влиянии азота, введенного в растение на поздних этапах развития, на изменение фракционного состава белка. Одни исследователи утверждают, что происходит сначала увеличение фракции глютеина, а затем глинадина [12], другие — сначала глинадина, а затем глютеина [13]. Вероятно, эти разные результаты объясняются применением различных концентраций соединений в несколько отличающиеся фазы созревания. Результаты наших опытов с сеникацией показали большее увеличение фракции глютеина, а затем глинадина.

В предыдущих наших исследованиях [1—3] показано, что в первые дни после обработки растений повышенной концентрацией азотнокислого аммония процессы жизнедеятельности в растениях интенсифицируются. Это делает понятным усиление синтетических процессов в зерновках под влиянием нашей обработки: первоначальное увеличение более легкоподвижных водо- и солерастворимых белков. Дальнейшее понижение содержания легкорастворимых белков и довольно высокое содержание клейковообразующих белков в опыте дает возможность предположить, что низкомолекулярные альбумины были использованы в процессах образования более сложных высокомолекулярных запасных белков. Есть данные, что в зерновках пшеницы наряду с прямым образованием высокомолекулярных белков непосредственно из аминокислот возможно использование ранее синтезированных низкомолеку-

Таблица 2

Изменение фракционного состава белка зерна пшеницы после проведения приема сеникации (в % на абсолютно сухую массу)

Вариант	Дни после обработки	Фракции						Отношение клейковинно-обр. фракции к недействительной		
		водорастворимая		Солеорастворимая		Спирторастворимая			Щелочерастворимая	
		$M \pm m$	P	$M \pm m$	P	$M \pm m$	P		$M \pm m$	P
Контроль	5	$2,79 \pm 0,031$	$> 0,05$	$1,43 \pm 0,025$	$< 0,01$	$3,72 \pm 0,040$		$3,81 \pm 0,039$		1,78
Сеникация		$2,85 \pm 0,035$	$> 0,05$	$1,69 \pm 0,023$	$< 0,01$	$3,57 \pm 0,041$	$< 0,05$	$3,74 \pm 0,040$	$> 0,05$	1,61
Контроль	10	$3,01 \pm 0,031$		$1,46 \pm 0,020$		$3,80 \pm 0,045$		$4,02 \pm 0,043$		1,74
Сеникация		$2,74 \pm 0,030$	$< 0,01$	$1,56 \pm 0,019$	$< 0,05$	$3,90 \pm 0,042$	$> 0,05$	$4,34 \pm 0,051$	$< 0,05$	1,91
Контроль	15	$3,31 \pm 0,037$		$1,63 \pm 0,025$		$4,20 \pm 0,042$		$4,84 \pm 0,040$		1,83
Сеникация		$3,02 \pm 0,039$	$< 0,01$	$1,81 \pm 0,019$	$< 0,01$	$4,26 \pm 0,041$	$> 0,05$	$5,11 \pm 0,045$	$< 0,05$	1,93
Контроль	25 (уборка)	$3,10 \pm 0,030$		$1,86 \pm 0,027$		$4,20 \pm 0,043$		$4,78 \pm 0,040$		1,81
Сеникация		$2,94 \pm 0,030$	$< 0,05$	$1,74 \pm 0,027$	$< 0,05$	$4,38 \pm 0,040$	$< 0,05$	$4,96 \pm 0,046$	$< 0,05$	1,97

Рис. 1. Фракционный состав белка зерна пшеницы после сеникации.
1 — контроль, 2 — сеникация.

лярных альбуминов в качестве субъединиц при образовании белков с большим молекулярным весом [14].

По числу и подвижности компонентов электрофоретические спектры запасных белков сортоспецифичны, но погодные условия, различные воздействия и физиологические состояния благоприятствуют накоплению одних компонентов и торможению синтеза других [15—17]. Нами проведен электрофорез глиадина и глютеина в блоках полиакриламидного геля для выяснения влияния сеникации на качественный

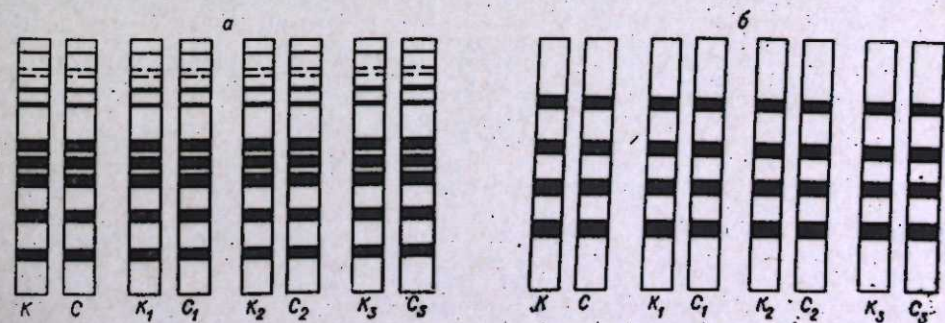


Рис. 2. Влияние сеникации на компонентный состав глиадина (а) и глютеина (б).

(К, К₁, К₂, К₃ — контроль через 5, 10, 15 и 25 дней; С, С₁, С₂, С₃ — то же, сеникация.

состав белковых фракций; белок расчленился на составляющие компоненты с большей или меньшей электрофоретической подвижностью. Как видно из рис. 2, электрофоретический спектр глиадина в опыте и контроле и по срокам после обработки (сеникации) мало отличался. Было обнаружено 5 быстродвижущихся компонентов и 4 медленных. Глютенин оказался менее гетерогенным по сравнению с глиадином. У глютенина было обнаружено 4 компонента. Интенсивность выраженности полос и их количество не отличались по вариантам и срокам отбора проб.

Таким образом, сеникация, проводимая в период созревания зерна, не оказывает влияния на компонентный состав запасных белков, а только увеличивает количественный состав отдельных, в частности клейковиннообразующих, фракций белка.

ВЫВОДЫ

1. В период естественного созревания в зерне пшеницы происходит снижение содержания водо- и солерастворимых и увеличение спирто- и щелочерастворимых фракций белка.

2. Под влиянием сеникации первоначально в зерне увеличивается содержание легкоподвижных фракций с последующим их уменьшением, но при увеличении содержания запасных белков. Сеникация стимулирует накопление прежде всего альбумина и глобулина, которые затем используются на синтез глиадина и глютенина. Следовательно, действие обработки проявляется через альбумин и глобулин на глиадин и глютенин.

3. Увеличение белковости зерна при сеникации в конечном итоге происходит за счет увеличения удельного веса прежде всего глютенина, а затем глиадина. Глютенин и глиадин формируют клейковину, от содержания и качества которой зависят технологические свойства муки.

4. Сеникация не влияет на электрофоретический спектр запасных белков, а только увеличивает их количество.

Центральный сибирский
ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
7/IV 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф., Галачалова З. Н., Марусина Т. М., Махоткина Г. А. Управление созреванием семени путем регулирования химическими средствами старения листа. В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск, «Наука», 1966, с. 126—134.
2. Альтергот В. Ф., Махоткина Г. А. Повышение конкурентоспособности колоса через усиление старения вегетативных органов.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1973, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 37—42.
3. Альтергот В. Ф., Галачалова З. Н., Махоткина Г. А. Приток пластических веществ в созревающее зерно пшеницы в зависимости от скорости старения листа.— В кн.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости у растений. Ч. I, Новосибирск, «Наука», 1972, с. 268—278.
4. Методы белкового и аминокислотного анализа растений. Метод. указания. Л., 1973. 69 с.
5. Бердников В. А., Горель Ф. Л. Изучение количественных соотношений между гистоновыми фракциями.— Молекулярная биология, 1975, 9, вып. 5, 699—705.
6. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы. М., «Наука», 1967, 339 с.
7. Jennings A. C., Morton R. K. Changes in carbohydrate, protein, and non-protein nitrogenous compounds of developing wheat grain. Aust. J. Biol. Sci., 1964, 16, 2, 318—331.

8. Karoog A. C., Heiner R. E.— Biochemical changes in developing wheat grains. 1. Changes in proteins, carbohydrates and nucleic acids, Can. J. Plant Sci., 1976, 56, 2, 385—391.
9. Мосолов И. В. Условия формирования белковых фракций в зерне зерновых и зернобобовых культур. Агрехимия, 1975, № 1, 58—62.
10. Павлов А. Н., Минеев В. Г. Влияние азотных удобрений на качество зерна пшеницы.— Вестник с.-х. науки, 1974, № 8, 61—66.
11. Воллейдт Л. П., Мяделец П. С., Купреш Н. П. Формирование фракционного состава белка в зерне озимой пшеницы в зависимости от условий питания. Агрехимия, № 5, 59—66.
12. Безлюдный Н. Н., Беленкевич О. А. Влияние на качество зерна яровой пшеницы поздней азотной подкормки. В кн.: Земледелие и растениеводство в БССР. Т. II, Минск, «Ураджай», 1973, с. 45—52.
13. Павлов А. Н., Колесник Т. П. Влияние поздних корневых и некорневых азотных подкормок на накопление белковых фракций в зерне пшеницы и овса.— Агрехимия, 1966, № 11, 3—10.
14. Максютова Н. Н., Тарчевский Н. А. Изменение интенсивности синтеза белков зерновок пшеницы в зависимости от времени суток. Физиология растений, 1975, 22, вып. 2, 289—294.
15. Graham J. S. D., Morton R. K. Studies of proteins of developing wheat endosperm: separation by starch-gel electrophoresis and incorporation of ³⁵S sulphate.— Aust. J. Biol. Sci., 1964, 16, 2, 357—365.
16. Jonston A. W. B., Brewster V., Davies D. R. Seed proteins of peas in relation to nitrogen fixation.— Annals of botany, 1977, 41, 172, 381—385.
17. Перуанский Ю. В., Надиров Б. Т. Соотношение компонентов глиадина, глютенина, содержание в них дисульфидных связей и технологические свойства муки пшеницы.— Прикладная биохимия и микробиология, 1977, 13, вып. 2, 157—166.

G. A. Makhotkina

THE IMPACT OF CHEMICAL REGULATION OF MATURATION OF WHEAT GRAIN (SENICATION) UPON FRACTIONAL COMPOSITION OF PROTEIN

The treatment of spring wheat before harvesting by 10% solution of ammonium nitrate with the purpose of acceleration and improvement of inside conditions of maturation of seed (method senication) brings to rise of protein in grain as a result of increase of gliadin and glutenin in generating gluten fractions.

УДК 543.42 : 581.13

А. В. ЛУКАНЕВ, Н. А. АНИСТРАТОВА, Ф. Я. СИДЬКО

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА НПВО ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ОПТИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ В ИНФРАКРАСНОЙ ОБЛАСТИ

Спектроскопия нарушенного полного внутреннего отражения (НПВО) широко используется в последние годы для решения различных задач биофизики и биохимии [1—5]. При этом методе исследуемый образец не требует специальной подготовки и может изучаться в естественном состоянии. Это преимущество особенно ценно при изучении биологических объектов: нативных органов и тканей, суспензий клеток, спектральное исследование которых по обычному методу пропускания затруднительно или вообще невозможно.

Настоящая работа посвящена изучению методом НПВО спектральных свойств листьев растений в ИК-области в зависимости от возраста растений и условий освещения.

МЕТОДИКА

Редис и пшеница выращивались в герметизируемом терморегулируемом вегетационном шкафу при круглосуточном освещении одной из областей ФАР: синей (400—500 нм), зеленой (500—600 нм) и красной (600—700 нм), а пшеница, кроме того, и под белым светом [6]. Редис выращивался при освещении различной интенсивности: 600 Вт/м² для синей, 200— для зеленой и 300 Вт/м² для красной областей ФАР. Выбранные интенсивности освещения являются близкими к интенсивностям, ингибирующим биосинтез в данных спектральных диапазонах. Интенсивность освещения посевов пшеницы во всех случаях была одинаковой и равнялась 100 Вт/м². Субстратом для выращивания служил керамзит, орошаемый питательным раствором Кюппа через каждые 6 ч.

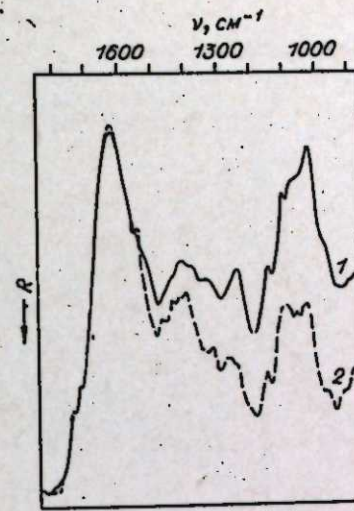
Для спектрофотометрирования отдельный лист прижимался к поверхности элемента НПВО, а исследуемые образцы до и после экстракции органических кислот приготавливались в виде пасты. (Органические кислоты экстрагировали из свежерастительного материала после фиксации паром [7].)* Спектры регистрировали на спектрофотометре ИКС-14 с приставкой НПВО-1 (элемент из KRS-5, $\theta=45^\circ$) в диапазоне 1800—850 см⁻¹. Скорость записи спектра 58 см⁻¹/мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1 представлены спектры сформировавшихся, несущих основную фотосинтетическую нагрузку листьев 10- и 21-дневных растений редиса, выращенных под синим светом. Развитие растения сопровождается значительными изменениями в спектрах его листьев. Наблюдается уменьшение интенсивности сложной полосы в области 900—1170 см⁻¹ (колебания С—О—С, С—ОН), характерной для полисахаридов [8], а также значительное изменение соотношения интенсивностей полос с максимумами при 1022, 1110 и 1150 см⁻¹. Это свидетельствует, с одной стороны, об общем снижении содержания углеводов в листьях с увеличением возраста растения и, с другой,— об изменении их качественного состава. Заметно также уменьшение относительной интенсивности полосы при 1245 см⁻¹ (колебания Р=О [8]) и смещение ее максимума в коротковолновую область. Кроме того, значительные изменения наблюдаются в области частот деформационных колебаний СН (1300—1480 см⁻¹), вклад в поглощение которой могут вносить органические кислоты и их соли (колебания СОО- [9]). Экстрагирование этих компонентов из образца (рис. 2) приводит к существенному уменьшению полосы около 1400 см⁻¹. Поэтому различия в спектрах листьев растений разного возраста (см. рис. 1) в этом диапазоне можно объяснить увеличением относительного содержания органических кислот в листьях 21-дневного растения. Подобные, но более выраженные различия наблюдаются и в спектрах молодого и старого листьев одного и того же растения (рис. 3).

Сопоставление спектров листьев растений, выращенных при разных условиях освещения, показывает, что если спектры листьев молодых растений практически не различаются, то в конце периода вегетации отличия в спектрах становятся отчетливыми. Так, например, для листьев редиса, выращенного под синим светом, характерно более сильное уменьшение и изменение формы полосы углеводов по сравнению со спектрами листьев растений, выращенных под красным и особенно зеленым светом. Кроме того, заметно более значительное увеличение ин-

Рис. 1. Спектры НПВО листьев растений редиса разного возраста.
1 — 10 дней, 2 — 21 день (синий свет).



тенсивности полосы около 1400 см⁻¹ и изменение формы полосы при 1245 см⁻¹. Эти результаты указывают на более быстрое старение листьев растений, выращиваемых под синим светом.

Динамика изменений спектров листьев пшеницы в процессе роста и развития имеет ряд характерных моментов, связанных как со структурой посева (ярусность расположения листьев), так и со спецификой самого объекта. При всех исследованных условиях спектры листьев разных ярусов (исключая нижний) различаются между собой несущественно, до выхода растения в трубку, однако, уже в период стеблевания различия в спектрах проявляются отчетливо, наступая постепенно от верхнего листа к нижнему. Из рис. 4 видно, что относительная интенсивность полосы около 1370 см⁻¹ больше в спектре нижнего листа по сравнению с верхним. Кроме того, заметно снижение содержания углеводов (полоса в области 900—1170 см⁻¹ уменьшается). Относительно меньшая интенсивность полос около 1735 см⁻¹ (колебания С=О сложноэфирных связей) и 1245 см⁻¹ (колебания Р=О) в этом спектре может быть связана со снижением содержания хлорофилла и фотосинтетической активности нижнего листа растения [10, 11]. Увеличение относительной интенсивности полосы около 1630 см⁻¹ указывает на большую оводненность нижнего листа.

При исследовании спектров листьев пшеницы через каждые 10 дней замечено, что нижние листья после выхода растения в трубку характеризуются довольно постоянными спектральными свойствами, тогда как для верхних листьев (рис. 5) характерно значительное изменение спектров в онтогенезе растения. Интересной представляется динамика

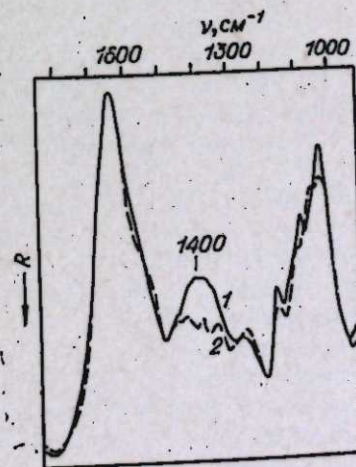


Рис. 2. Спектры НПВО листьев редиса до (1) и после (2) экстракции органических кислот.

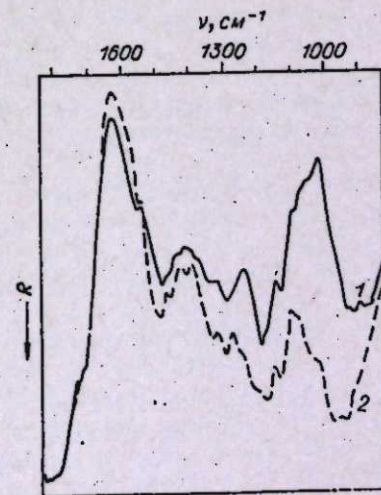


Рис. 3. Спектры НПВО листьев 18-дневного редиса, выращенного под синим светом, в зависимости от возраста листа.
1 — молодой лист, 2 — старый лист.

* Экстракция проведена в биохимической группе отдела биофизики Института физики Р. И. Андреевой.

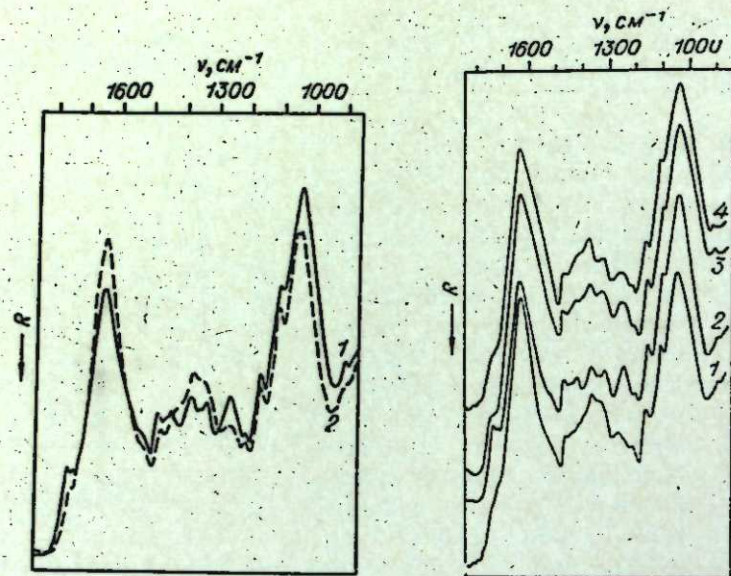


Рис. 4. Спектры НПВО листьев пшеницы разных ярусов. 1 — верхний лист; 2 — нижний лист (30 дней, красный свет).

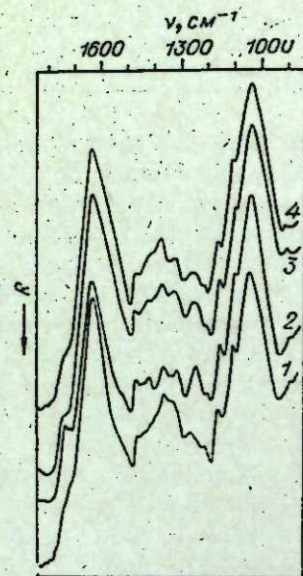


Рис. 5. Спектры НПВО верхних листьев растений пшеницы разного возраста. 1 — 10, 2 — 30, 3 — 50, 4 — 70 дней (красный свет).

содержания органических кислот в листьях в различные периоды вегетации. В начальном периоде (всходы и фаза кущения) наблюдается довольно высокое относительное содержание кислот в листе (кривая 1, полоса около 1370 см^{-1}). Затем их количество уменьшается, достигая минимума в конце фазы стеблевания (кривая 2), и снова постепенно возрастает после начала колосения по мере дальнейшего развития растения (кривые 3 и 4). Относительные интенсивности полос при 1245 и 1735 см^{-1} имеют максимальное значение между фазой стеблевания и началом колосения и меньше как в начале, так и в конце вегетации.

Таким образом, анализ спектров показывает, что период подготовки растения к колосению характеризуется своеобразными изменениями в спектрах листьев. Детальное исследование этого периода позволило обнаружить интересный спектральный эффект, который наблюдается в верхних листьях перед колосением (конец VI, начало VII этапа онтогенеза). Как показано на рис. 6, в этот период (кривая 2) резко увеличиваются полосы при 1245 и 1735 см^{-1} . Существенно изменяются интенсивность и форма полосы в области $900\text{--}1170\text{ см}^{-1}$. Увеличиваются относительные интенсивности полос при 900 , 1040 , 1160 см^{-1} ; появляется добавочный максимум при 996 см^{-1} и исчезает плечо при 1110 см^{-1} . Кроме того, отчетливо проявляется полоса Амид II (около 1530 см^{-1}), характерная для колебаний пептидных групп белков [8] (кривая 1 соответствует спектру листьев до наступления эффекта).

Следовательно, перед колосением наблюдаются весьма значительные изменения спектральных свойств верхних листьев растений отражающие серьезные сдвиги в обмене веществ и фотосинтетической активности, происходящие в этот период. Это явление неоднократно наблюдалось в спектрах листьев пшеницы, выращенной при всех исследуемых условиях освещения.

Различия в спектрах листьев пшеницы в зависимости от освещения светом в отдельных областях ФАР отчетливо проявляются, начиная с фазы налива семян. Например, при выращивании растений под синим светом в спектрах верхних листьев наблюдаются более интен-

Рис. 6. Спектры НПВО верхних листьев растений пшеницы, близких по возрасту, перед колосением до (1) и после (2) наступления эффекта. Пояснения в тексте.



сивные (чем под красным и зеленым светом) полосы, характерные для полисахаридов и органических кислот.

Таким образом, результаты изучения оптических свойств в ИК-области листьев растений методом НПВО показывают перспективность и широкие возможности этого метода при исследовании различных аспектов биосинтеза растений в процессе онтогенеза в зависимости от условий выращивания.

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

Поступила в редакцию
30/11 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Харрик Н. Спектроскопия внутреннего отражения. М., «Мир», 1970.
2. Золотарев В. М. Спектроскопия по нарушенному полному внутреннему отражению и некоторые ее приложения. Автореф. канд. дис. Л., ГОИ, 1967.
3. Булатов Д. С. Интенсивность полос поглощения амид А и амид I для α -спиральной конформации тропомизоина. — Биофизика, 1974, 19, вып. 5, 797—800.
4. Королев Ю. Н. Особенности определения оптических постоянных неразрушенных микроорганизмов методом спектроскопии НПВО. — Биофизика, 1975, 20, № 2, 271—275.
5. Deb K. K. Group Classification of biological Tissues by Infrared Spectroscopy. — Spectroscopy Letters, 1975, 8, № 4, 185—200.
6. Сидько Ф. Я., Лисовский Г. М., Сарычев Г. С., Тихомиров А. А., Золотухин И. Г., Прикупец Л. Б. Влияние света различной интенсивности и спектрального состава на продукционные процессы в ценозах редиса. — В кн.: Интенсивная светокультура растений. Красноярск, 1977.
7. Ермаков А. И., Арасимович В. В., Смирнова-Иконникова М. И., Ярош Н. П., Луковникова Г. А. Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос», 1972. 211 с.
8. Parker F. S. Infrared Spectroscopy in biochemistry, biology and medicine. London, 1971.
9. Беллами Л. Инфракрасные спектры сложных молекул. М., Изд-во иностр. лит., 1963.
10. Тихомиров А. А. Формирование структуры и фотосинтеза ценозов при использовании света различной интенсивности в отдельных областях ФАР. — В кн.: Интенсивная светокультура растений. Красноярск, 1977.
11. Чучалин А. И., Ерошин Н. С., Тихомиров А. А., Анистратова Н. А., Шур Л. А., Шиленко М. П. Содержание пигментов и оптические свойства листьев пшеницы в условиях интенсивной светокультуры растений. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1977, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 38—43.

A. V. Lukanev, N. A. Anistratova, F. Ya. Sidko
APPLICATION OF ATR METHOD TO INVESTIGATION
OF OPTICAL PROPERTIES OF PLANT LEAVES
IN INFRARED REGION

Infrared spectra of plant leaves were studied by ATR method depending on the age and lighting conditions. Essential dependence of optical properties of garden radish leaves on leave age was found. The main changes in wheat leaves spectra are dependent on their layers as well as on the stage of organogenesis.

The differences of leaves spectra of garden radish growing in different lighting conditions distinctly observed only by the end of vegetative period. The same is true for wheat leaves.

УДК 58.036.1+633.111.1

Ф. Р. КАЛИМУЛЛИНА, Л. А. ИГНАТЬЕВ

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ
В СВЯЗИ С ХАРАКТЕРОМ ДЕЙСТВИЯ
ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

I. ПОСТЕПЕННО ВОЗРАСТАЮЩЕЕ И ВНЕЗАПНОЕ ДЕЙСТВИЕ

При оценке возможности возделывания той или иной культуры в данном регионе обычно руководствуются суммой положительных температур; при изучении возможных повреждений и их последствий — указанием на минимумы или максимумы температуры за определенный период. В настоящем исследовании подчеркивается роль не всегда учитываемого характера действия неблагоприятного фактора.

Известно, что индуцированное повышение устойчивости растений к засухе, действию холода, повышенной температуре и т. д. возможно при предварительном более «мягком», постепенном действии повреждающего фактора. Новой сопряженности процессов и более устойчивой организации растительного организма должно предшествовать частичное нарушение существующих его структур и функций в результате обратимых нарушений [1]. При исследовании повреждающего действия факторов внешней среды экспериментатор чаще всего учитывает их абсолютную величину, интенсивность. В действительности же устойчивость растений не в меньшей мере определяется их физиологическим состоянием, предшествующим неблагоприятному воздействию [2], характером действия фактора и экологической обстановкой, в которой растения оказываются после полученных повреждений [2]. Самого пристального внимания заслуживает характер действия фактора. От того, как действует фактор: внезапно или постепенно возрастая, кратковременно или длительно, прерывисто или непрерывно, монотонно или ступенчато возрастая при повторных наложениях, возможно очень большое многообразие ответных реакций растительного организма [3]. В одном из экспериментов [4] один и тот же эффект — равная потеря влаги и снижение интенсивности фотосинтеза до компенсационной точки одновозрастными листьями фасоли — был достигнут быстрым (2-часовым) и медленным (в течение 7 дней) обезвоживанием. Если быстрое обезвоживание при этом вызывало заметные нарушения ультраструктуры хлоропластов, то медленное приводило лишь к незначительным ее изменениям. Авторы считают, что при медленном нарастании

повреждающего фактора ингибирование функций опережает структурные нарушения. Можно полагать, что различный характер действия повреждающего фактора будет оказывать влияние и на характер адаптационных изменений у растений. Ранее исследовалось влияние кратковременного и длительного [5], однократного и многократного [6] действия повышенной температуры на уровень тепловой закалки изолированной ткани, отделенных органов растений. Однако вряд ли выявленные при этом закономерности могут в полной мере отражать адаптационные возможности целостного растения с взаимодействиями органов, над- и подземной частями, интенсивным синтезом и транспортом веществ и обменом специфическими метаболитами. И если уровень индуцированного повышения теплоустойчивости клетки мало зависит от действия фактора [5, 6], то те немногие работы, в которых объектом исследования явились интактные растения, свидетельствуют об обратном. Так, при воздействии на проростки кукурузы пониженной температурой с целью повышения их холодоустойчивости было показано [7, 8], что как степень повреждаемости растений, так и уровень индуцированного повышения устойчивости их к холоду заметно изменяются от длительности, прерывистости и постепенности снижения температуры. Следовательно, характер действия неблагоприятных факторов внешней среды на степень повреждаемости, адаптационные возможности растений, а в связи с этим и уровень устойчивости остается не выясненным. В практическом плане очень важно в целях прогнозирования устойчивости и продуктивности культуры соответственно учитывать характер повреждения, возможность адаптации растений.

Любой экологический фактор характеризуется динамичностью и изменяющейся интенсивностью действия. Различное сочетание этих характеристик и формирует на каждый данный момент определенный способ воздействия на растения. Нам представляется возможным выделение элементов этого процесса, чтобы изучить влияние каждого из них в отдельности и постепенно усложняющегося комплекса их на величину повреждения растений повышенной температурой, а после ее действия — на уровень индуцированной жароустойчивости. В данном сообщении рассматривается элемент внезапности и постепенности возрастания экстремальной температуры.

МЕТОДИКА

В эксперименте использовались проростки яровой пшеницы сорта Лютеценс 758 10—12-дневного возраста, которые выращивались в бумажных рулонах на однократном растворе Кнопа при 12-часовом фотопериоде с освещенностью в 30 тыс. люкс. Действию повышенной температуры они подвергались в освещенной (10 тыс. люкс) камере с относительной влажностью воздуха 50—60%. Прогреву подвергалась только надземная часть растений в одном случае с постепенным подъемом температуры до заданного уровня в течение 3 ч (режим O_1), в другом — без предварительного подъема (режим O_2). Температура в зоне корневой системы поддерживалась на уровне $+20^\circ C$. Необходимость дифференцированного прогрева была вызвана желанием приблизить обстановку действия температурного фактора к природным условиям. Кроме того, корни по сравнению с надземной частью обладают более низкой термоустойчивостью, и если специально подобранная тепловая нагрузка вызывает у листьев обратимые повреждения, то для корней она может оказаться летальной.

Степень теплового повреждения опытных растений, кроме визуальной оценки, определяли сразу после прогрева, затем через 4, 8 и 12 дней по их способности к накоплению сухого вещества, интенсивности дыхания и видимого фотосинтеза, вымываемости из листьев в бидистиллат электролитов [9]. Интенсивность видимого фотосинтеза рассчитывали по затратам энергетического материала на темновое дыхание растений в целом и по приросту сухого вещества и выражали в процентах к весу надземной части в сутки [10]. В качестве сопутствующего показателя было избрано определение общего содержания углеводов антроновым методом [11].

Целесообразность динамического подхода в определении физиологического состояния растений объясняется фазовым характером их реакций на неблагоприятное дей-

ствие фактора; в оптимальных условиях состояние депрессии, как следствие тепловых повреждений, переходит в стимуляцию процессов жизнедеятельности, повышенную физиологическую активность, адаптацию [12]. Подобный подход обусловлен признанием единства и общности механизмов, лежащих в основе повреждения, адаптации и устойчивости растений [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИИ

Исследованию физиологического состояния растений пшеницы после действия повышенной температуры предшествовал поиск оптимальных режимов. Задача состояла в том, чтобы оказать такое воздействие, которое вызывало бы заметные, но обратимые повреждения. В режиме с постепенным подъемом температуры такой мерой оказался прогрев при $+50^\circ$ в течение 2 ч (режим O_1 : $25^\circ \rightarrow 50^\circ \times 3$ ч $+ 50^\circ \times 2$ ч). При внезапном действии этой температуры в течение 2 ч проростки оказывались сильно поврежденными, наблюдалось массовое подсыхание листьев и различия сохранялись достаточно длительное время, о чем можно было судить по внешнему виду растений через 12 дней после испытательного прогрева (рис. 1). Уже сам этот факт свидетельствует о положительном влиянии постепенности подъема температуры на устойчивость растений при последующем ее экстремальном воздействии. Даже при снижении температуры до $+48^\circ$ в этом варианте (режим O_2 : $48^\circ \times 2$ ч) растения повреждались в большей мере, чем в режиме O_1 . Подтверждением этому явились результаты физиологических наблюдений.

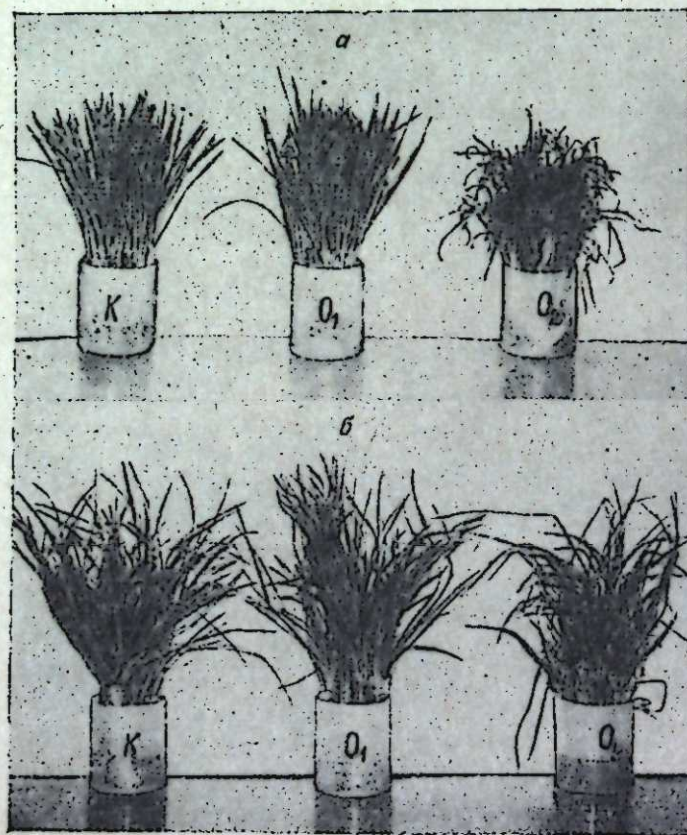
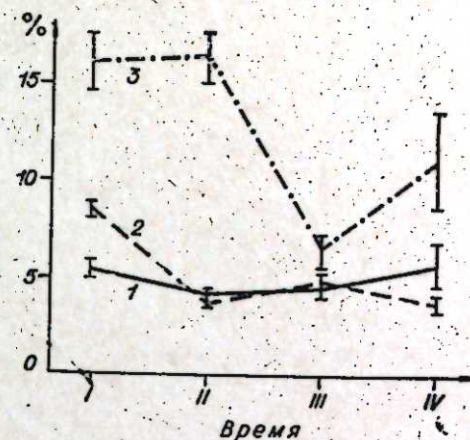


Рис. 1. Состояние растений пшеницы после воздействия повышенной температуры ($50^\circ \times 2$ ч) при постоянном (O_1) ее воз-
растании и внезапном (O_2) действии;
а — сразу после воздействия; б — через 12 дней.

Рис. 2. Вымываемость электролитов из листьев пшеницы под влиянием повышенной температуры при постепенном ее возрастании (O_1 — $25^\circ \rightarrow 50^\circ \times 3$ ч $+ 50^\circ \times 2$ ч) и внезапном действии (O_2 — $48^\circ \times 2$ ч) в % от максимальной.
1 — контроль, 2 — O_1 , 3 — O_2 . I, II, III, IV — соответственно сразу и после воздействия через 4, 8 и 12 дней.



Довольно простым способом определения степени теплового повреждения растений может быть вымываемость электролитов [14]. В нашем опыте использовались целые листья определенного яруса с удалением поврежденной части, а количество перешедших в раствор электролитов исчислялось в процентах от максимального их содержания. В период последствия повышенной температуры вымываемость электролитов определяли на вновь выращенных листьях.

Сразу после прогрева опытные растения имели повышенную вымываемость электролитов, но в варианте O_1 она была все же ниже, чем в варианте O_2 (рис. 2). У растений режима с постепенным подъемом температуры этот показатель через 4 дня был на контрольном уровне, а через 12 дней после прогрева ниже контроля, а у растений подвергнутых внезапному действию повышенной температуры (режим O_2) он сохранялся на высоком уровне на протяжении всего исследуемого периода (рис. 2).

В соответствии с различной вымываемостью электролитов после прогрева находилось изменение других физиологических показателей. Так, растения варианта O_2 имели самые низкие показатели интенсивности дыхания (рис. 3), фотосинтеза (рис. 4), темпов прироста сухого вещества (рис. 5). Растения варианта O_1 по состоянию этих показателей были близки к контролю (рис. 3—5), и если у них и были отклонения от контрольных растений, то эти изменения наблюдались только сразу после прогрева. Например, повышенной вымываемостью электролитов, что может быть косвенным показателем некоторых структур-

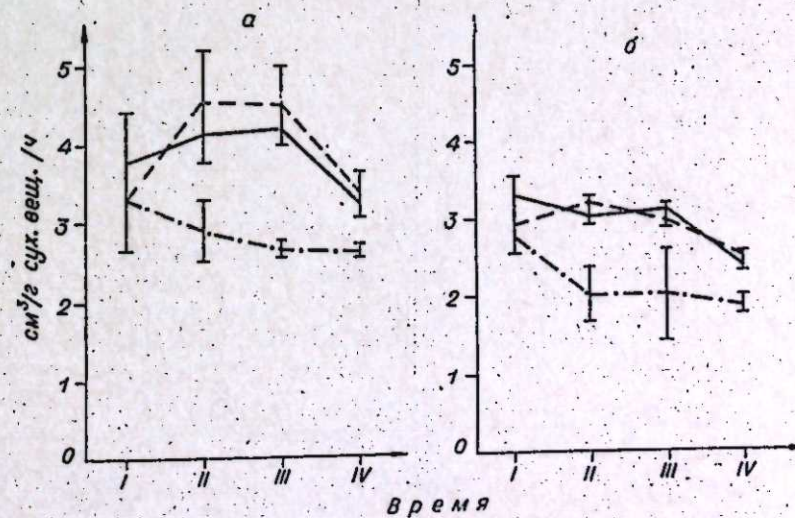


Рис. 3. Интенсивность дыхания растений пшеницы после действия повышенной температуры в режимах O_1 и O_2 ;
а — надземная часть, б — корни; обозначения те же, что и на рис. 2.

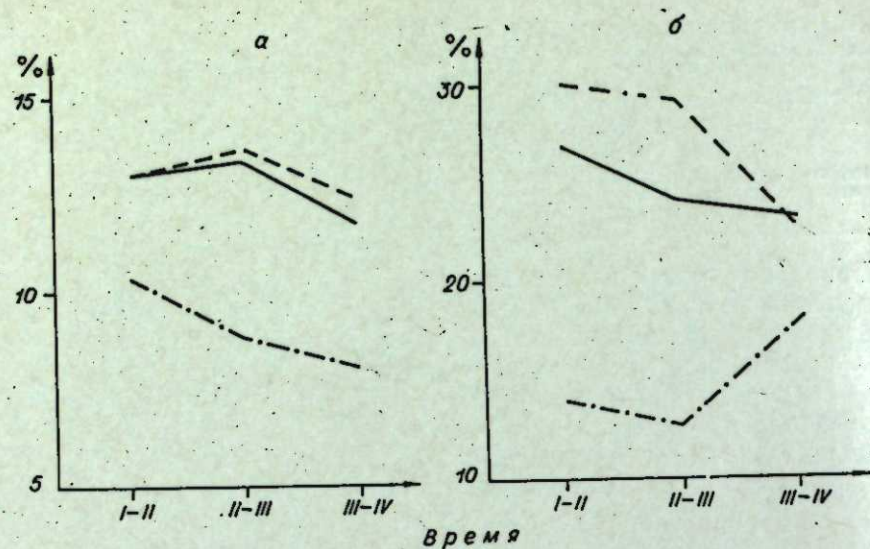


Рис. 4. Затраты энергетического материала на дыхание (а) и интенсивность видимого фотосинтеза (б) после действия повышенной температуры в режимах O_1 и O_2 в % к весу надземной части в сутки. Обозначения те же, что и на рис. 2.

ных изменений, они обладали только по завершению режима (рис. 2). Эти растения сохранили на высоком уровне не только интенсивность дыхания (рис. 3), как достаточно термоустойчивую функцию, но и фотосинтетическую активность (рис. 4). Иначе ведут себя растения после внезапного действия повышенной температуры (режим O_2). Вымываемость электролитов у них сохраняется на высоком уровне на протяжении всех 12 сут после испытательного прогрева (рис. 2). Значительно снижается в этом случае и интенсивность видимого фотосинтеза (рис. 4). Подтверждением ингибирования фотосинтеза может служить не только снижение его интенсивности. Имея пониженную интенсив-

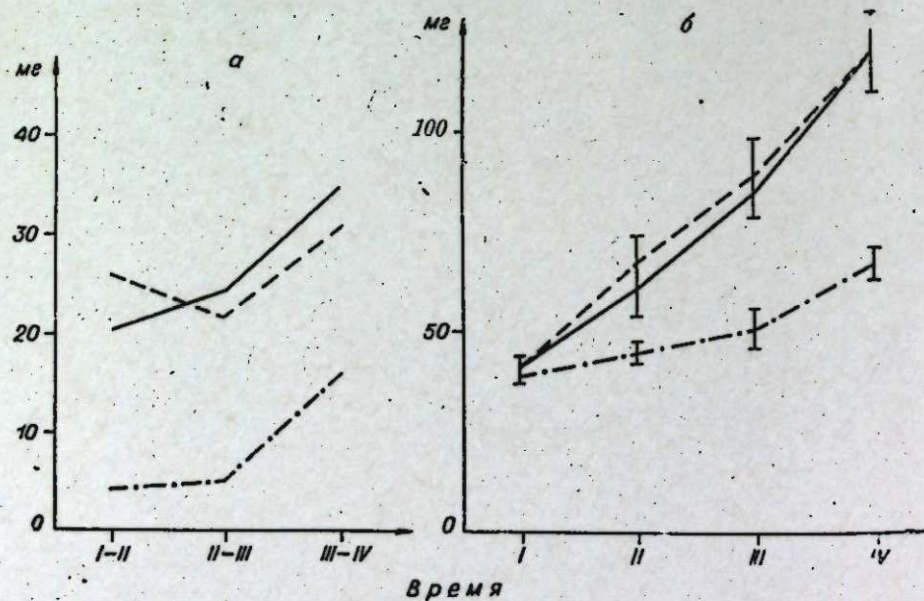


Рис. 5. Темпы прироста сухого вещества (а) и абсолютный вес растений (б) пшеницы под влиянием повышенной температуры в режимах O_1 и O_2 . Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

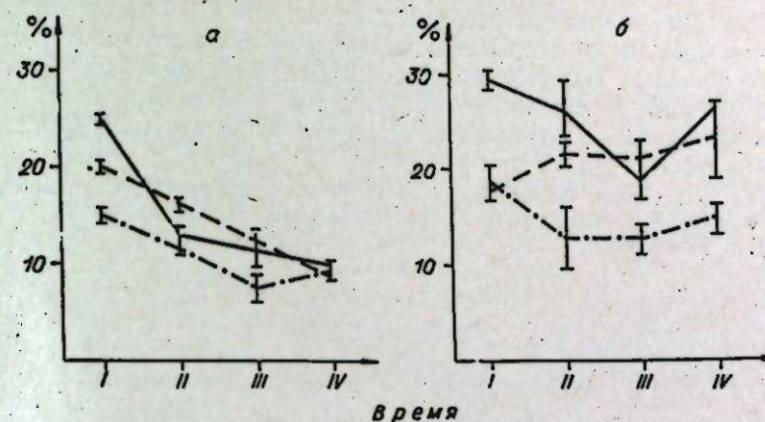


Рис. 6. Содержание углеводов в растениях пшеницы после действия повышенной температуры в режимах O_1 и O_2 в % к сухому веществу.

а и б — общее количество углеводов соответственно в корнях и надземной части; обозначения те же, что и на рис. 2.

ность дыхания, а соответственно и более низкие затраты энергетического материала на его осуществление (рис. 4), эти растения содержали меньшее количество углеводов (рис. 6). Само по себе снижение интенсивности дыхания на фоне ингибированных синтетических процессов свидетельствует о глубоком повреждении растений. Тем не менее при выращивании их в оптимальных условиях через 6—8 дней после полученных повреждений они начинают проявлять тенденцию к интенсификации функций, о чем можно судить по повышенной интенсивности видимого фотосинтеза (рис. 4), увеличению общего содержания углеводов (рис. 6) и усилению темпов прироста сухого вещества (рис. 5). Однако такой переход из состояния депрессии в состояние стимуляции процессов жизнедеятельности возможен при оптимальных условиях вегетации растений. В природной обстановке очень часто имеет место наложение повреждающего действия одного фактора на другой и за счет этого может происходить, наоборот, усиление ранее полученных повреждений. При постепенном подъеме температуры до уровня экстремального ее значения эта же мера воздействия уже не оказывает такого пагубного влияния на физиологическое состояние растений. После незначительных повреждений они быстро переходят в состояние стимуляции, повышая интенсивность функций (рис. 3—5) и устойчивость, что подтверждается, в частности, пониженной по сравнению с контролем вымываемостью электролитов через 8—12 дней после испытательного прогрева (рис. 2).

В естественных условиях экологические факторы могут действовать внезапно (сухой, тепловой удар) и с постепенным нарастанием интенсивности. Поэтому необходимо учитывать не только абсолютное значение фактора, но и элемент его внезапности или постепенности действия. Учет этой стороны процесса обязателен и при индуцированном формировании устойчивости растений в эксперименте.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительный анализ физиологического состояния растений пшеницы после действия повышенной температуры показал, что внезапное ее действие на надземные органы целостного растения ($48^\circ \times 2$ ч) оказывает более глубокие тепловые повреждения, чем более высокая температура ($50^\circ \times 2$ ч), но с постепенным ее возрастанием.

2. Постепенно возрастающее действие повышенной температуры до определенных пределов создает возможность сравнительно быстрого обращения тепловых повреждений и благоприятствует дальнейшему переходу растений в состояние повышенной физиологической активности и, следовательно, возможности адаптации в процессе роста.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/Х 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. Приспособление растений к повышенной температуре среды.— В кн.: Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск, «Наука», 1969, с. 169—186.
2. Илчев П. Формы общебиологической стимуляции у растений.— В кн.: Стимуляция растений. София, изд-во Болгарской АН, 1969, с. 81—90.
3. Альтергот В. Ф. Действие повышенных температур на растение.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, № 1, 57—73.
4. Куркова Е. Б., Моторина М. В. Ультраструктура хлоропластов и фотосинтез при различной скорости обезвоживания.— Физиол. раст., 1974, 21, вып. 1, 40.
5. Ломагин А. Г. Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры.— Цитология, 1961, 3, № 4, 426—436.
6. Шухтина Г. Г. Влияние повторных тепловых закалок на теплоустойчивость растительных клеток.— В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л., «Наука», 1964, с. 26—30.
7. Есипова И. В. К обоснованию режимов закаливания наклонившихся семян кукурузы к холоду.— В кн.: Физиологические основы приемов повышения продуктивности и устойчивости растений в Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1963, с. 39—51.
8. Новикова Г. Г. Об условиях формирования холодоустойчивости у проростков кукурузы при действии пониженных температур на наклонившиеся семена.— В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск, «Наука», 1966, с. 64—70.
9. Методика диагностики устойчивости растений. Л., 1970, с. 74.
10. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент процесса растений. Новосибирск, «Наука», 1977, с. 171.
11. Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос», 1972, с. 143—145.
12. Севрова О. К. Формирование индуцированной жароустойчивости растений.— Автореф. канд. дис. Томск, 1968, с. 28.
13. Альтергот В. Ф. Общность механизмов повреждения, адаптации и формирования устойчивости растений к экстремальным температурам. Тез. докл. конф. по физиологии устойчивости растений. Киев, «Наукова думка», 1968, с. 13—15.
14. Васильева Н. Г. Влияние высоких температур на коллоидно-химические свойства протоплазмы.— ДАН СССР, 1953, 88, № 2.

F. R. Kalimullina, L. A. Ignatyev

STEADINESS OF SPRING WHEAT PLANTS IN VIEW OF THE CHARACTER OF HIGH TEMPERATURE EFFECT. I. GRADUALLY RISING AND ABRAPT (SUDDEN) ACTION

Overground part of 12-day spring wheat plants has been heated in a light climatic chamber for 2 hours at the temperature of 48—50°C with its preceding gradual rising for 3 hours (regime O₁) and abruptly (regime O₂). The effect of the high temperature at the regime O₁ caused less thermal damages in plants in comparison with a same thermal load, but a sudden one, and favoured their subsequent change into a state of high physiological activity and stability.

Л. К. САВИНКОВА, Л. Ю. ЕФИМОВА, В. Л. КНОРРЕ, Р. И. САЛГАНИК

ОБРАЗОВАНИЕ СПЕЦИФИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ ОЛИГОРИБОНУКЛЕОТИДОВ С РНК-ПОЛИМЕРАЗой, ИНДУЦИРУЕМОЙ ФАГОМ Т7

При инкубации РНК-полимеразы *E. coli* (КФ 2.7.7.6) с изоплитными наборами олигорибонуклеотидов, полученных эндонуклеазным гидролизом РНК, фермент избирательно связывает определенные олигорибонуклеотиды длиной не менее пяти мономеров [1—4]. Такие олигорибонуклеотиды, отделенные от фермента, способны конкурентно тормозить ДНК-зависимый синтез РНК, катализируемый РНК-полимеразой *E. coli*. Проведенные исследования позволили предположить, что связываемые ферментом олигорибонуклеотиды имитируют опознаваемые РНК-полимеразой *E. coli* участки промотора.

Необходимо выяснить, способны ли РНК-полимеразы из иных источников образовывать комплексы с олигорибонуклеотидами и насколько специфично осуществляется этот процесс. В настоящей работе показано, что РНК-полимераза, индуцируемая фагом Т7 (Т7 РНК-полимераза КФ 2.7.7.6), обладает способностью селективно связывать определенные олигорибонуклеотиды в условиях для транскрипции.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Реактивы. В работе использовали ДЭАЭ-целлюлозу ДЭ-52, фосфоцеллюлозу и стеклбумагу GF/B фирмы «Whatman» (Англия); сефадекс С-50 (fine) и G-100 фирмы «Pharmacia» (Швеция); миллипоровые фильтры AUF5 фирмы «Siprog» (Чехословакия); АТФ, СТР, УТФ и СТФ производства Специального конструкторско-технологического бюро биологически активных веществ (Новосибирск); С¹⁴-АТФ (удельная активность 62 мкюри/ммоль) фирмы «Amersham» (Англия). Все растворы готовили на деионизованной воде.

Выделение Т7 РНК-полимеразы в основном по методу Майтра с соавторами [5], разработанному для выделения РНК-полимеразы, индуцированной фагом Т3, с некоторыми изменениями. Так, сырой экстракт получали центрифугированием озвученной в течение 10 мин при 4—6°C инфицированной фагом Т7 биомассы *E. coli* (50 г), гомогенизированной в 3 объемах буфера (озвучивали на ультразвуковой установке мощностью 20 кГц). Кроме того, для освобождения фермента от ДНК сульфат-аммонийную фракцию белка (0,3—0,5 насыщения), диализованную в течение 6 ч против буфера, содержащего 0,05 М трис-НСI (рН 7,9), 0,01 М β-меркаптоэтанол, 5%-ный глицерин, сразу наносили на колонку с ДЭАЭ-целлюлозой (объем — 60 мл). Т7 РНК-полимеразу элюировали тем же буфером, содержащим 0,25 М КСI. Концентрирование разбавленного раствора фермента после хроматографии на фосфоцеллюлозе [5] проводили с осаждением его с альбумином, предварительно очищенным гель-фильтрацией на сефадексе G-100.

Полученный препарат Т7 РНК-полимеразы был активен при использовании в качестве матрицы двунитевой Т7 ДНК, но не транскрибировал l-нить Т7 ДНК. Рифампицин, добавленный в реакционную смесь до внесения 4 нуклеозидтрифосфатов, не ингибировал синтез РНК.

Определение активности Т7 РНК-полимеразы проводили в стандартных условиях. Реакционная смесь (0,5 мл) содержала 0,05 М трис-НСI (рН 7,9), 10 мМ β-меркаптоэтанол, 10 мМ MgCl₂, по 0,4 мМ каждого АТФ, ЦТФ, УТФ и ГТФ и 0,03 мкюри С¹⁴-АТФ, 250 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, 10—15 мкг Т7 ДНК и Т7 РНК-полимеразу. Смесь инкубировали при 37°C. За ходом реакции следили по включению С¹⁴-АТФ в кислотонерастворимый материал. Для этого в реакционную смесь добавляли 0,1 мл 1%-ного раствора РНК и 1,5—2 мл холодной 5%-ной трихлоруксусной кислоты. Смесь выдерживали 10—20 мин при 0°C. Осадок отфильтровывали на миллипоровых фильтрах AUF5. Фильтры высушивали и определяли их радиоактивность в толуольном сцинтиллаторе на счетчике «Mark II» (Nuclear Chicago, США). За единицу активности Т7 РНК-полимеразы принимали такое ее количество, которое катализирует включение 1 пмоля С¹⁴-АТФ за 15 мин. За 1 пмоль Т7 РНК-полимеразы принимали количество фермента, равное 15 единицам активности [6, 7].

Изоплитную смесь СМ-гептарибонуклеотидов получали эндонуклеазным гидролизом меченой РНК, синтезированной РНК-полимеразой *E. coli* на Т7 ДНК в качестве матрицы в условиях симметричного синтеза РНК, как это описано ранее [1]. Удельная активность олигомеров 219 мккюри/ммоль.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исчерпывающее связывание гептарибонуклеотидов, избирательно связываемых Т7 РНК-полимеразой, из изоплитной смеси их. Для решения вопроса о том, обладает ли РНК-полимераза фага Т7 способностью образовывать комплексы с олигорибонуклеотидами, была использована изоплитная смесь гептарибонуклеотидов. Для этого Т7 РНК-полимеразу инкубировали с изоплитной смесью гептарибонуклеотидов при комнатной температуре, затем реакционную смесь подвергли гель-фильтрации на сефадексе G-50. Данные, представленные на рис. 1, показывают, что, действительно, Т7 РНК-полимераза образует с частью изоплитной смеси устойчивый комплекс, который при гель-фильтрации выходит в исключенном объеме.

При увеличении концентрации Т7 РНК-полимеразы в реакционной смеси (при постоянной концентрации гептарибонуклеотидов, составляющей 1,20 мкмоль/мл) пропорционально увеличивается количество олигомеров, связываемых Т7 РНК-полимеразой (рис. 2). При молярном соотношении фермент/гептарибонуклеотиды 1:30 количество связываемых гептарибонуклеотидов становится максимальным и при дальнейшем увеличении концентрации фермента более не возрастает. Эти данные, очевидно, свидетельствуют, что из изоплитной смеси полностью исчерпаны олигорибонуклеотиды, способные связаться с Т7 РНК-полимеразой. В изоплитной смеси таких связываемых Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотидов немного, примерно 1,5%.

Если концентрация Т7 РНК-полимеразы в реакционной смеси постоянна, а возрастает концентрация гептарибонуклеотидов, то вначале количество связываемых олигорибонуклеотидов пропорционально увеличивается, затем при насыщении Т7 РНК-полимеразы кривая связывания выходит на плато (рис. 3). В условиях насыщения на одну молекулу Т7 РНК-полимеразы приходится две молекулы присоединяемых ферментом гептарибонуклеотидов.

Факторы, влияющие на образование комплекса Т7 РНК-полимеразы с гептарибонуклеотидами. Известно, что Т7 РНК-полимераза представляет собой весьма лабильный фермент. Для сохранения его ферментативной активности необходимо, чтобы в реакционной среде присутствовал альбумин в концентрации 100—250 мкг/мл [6, 8].

При выделении комплексов РНК-полимеразы с олигорибонуклеотидами путем гель-фильтрации имеет место интенсивная инактивация РНК-полимеразы, которая может быть предотвращена добавлением альбумина в инкубационную смесь и элюирующий буфер. На рис. 4 показана ферментативная активность Т7 РНК-поли-

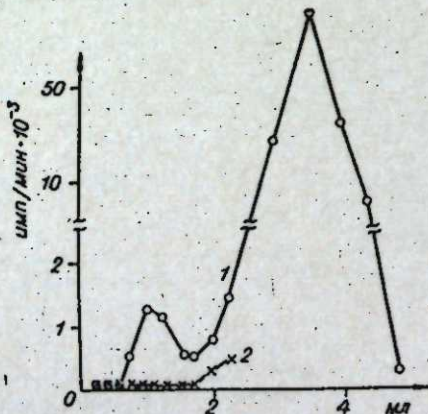


Рис. 1. Выделение комплексов Т7 РНК-полимеразы с гептарибонуклеотидами с помощью гель-фильтрации.

Объем реакционной смеси 0,2 мл, объем колонки с сефадексом G-50 3 мл. I — комплексы Т7 РНК-полимеразы с гептарибонуклеотидами, II — несвязанные олигомеры, I — реакционная смесь содержала 224 п моль/мл Т7 РНК-полимеразы, 5000 п моль/мл изоплитной смеси СМ-гептарибонуклеотидов, 250-мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, 0,05 М трис-НСI (рН 7,9), 0,01 М MgCl₂, 0,01 М β-меркаптоэтанол; 2 — контроль (без Т7 РНК-полимеразы).



Рис. 2. Зависимость количества связываемых Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотидов от концентрации фермента.

Концентрация изоплитной смеси гептарибонуклеотидов составляла 1200 пмоль/мл, концентрацию фермента изменяли от 3 до 139 п моль/мл.

меразы и способность Т7 РНК-полимеразы связывать олигорибонуклеотиды в зависимости от концентрации альбумина в среде. Видно, что при уменьшении концентрации альбумина падает связывающая способность Т7 РНК-полимеразы параллельно с падением и активности. Таким образом, для связывания РНК-полимеразой олигорибонуклеотидов необходимо сохранение ее ферментативной активности.

Данные, представленные на рис. 5, показывают, что при увеличении ионной силы в реакционной смеси количество связываемых Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотидов уменьшается. Величину ионной силы изменяли добавлением KCl в реакционную смесь в концентрациях от 0 до 0,50 М; значение ионной силы изменялось при этом от 0,09 до 0,59 соответственно. При увеличении концентрации KCl от 0 до 0,20 М количество связанных гептарибонуклеотидов уменьшилось до ~10% от исходного числа. Дальнейшее увеличение концентрации KCl до 0,50 М не привело к снижению этого остаточного количества образующихся комплексов. Известно, что как процесс образования комплексов Т7 РНК-полимеразы с Т7 ДНК, так и транскрипция, осуществляемая этой фаговой РНК-полимеразой, наиболее эффективно происходят при низкой концентрации KCl, равной 0,01—0,05 М [5, 9, 7]. Ранее нами было показано [2], что значение ионной силы ~0,2, оптимальное для процесса транскрипции, осуществляемой РНК-полимеразой *E. coli*, является оптимальным и для образования комплекса этого фермента с олигорибонуклеотидами. Таким образом, для Т7 РНК-полимеразы, как и для РНК-полимеразы *E. coli*, оптимальные условия для образования комплексов с олигорибонуклеотидами совпадают с оптимальными условиями для транскрипции.

В статистической смеси гептарибонуклеотидов, полученной эндонуклеазным гидролизом РНК, транскрибированной с обеих нитей ДНК фага Т7, содержится ограниченное число гептарибонуклеотидов, опознаваемых и свя-

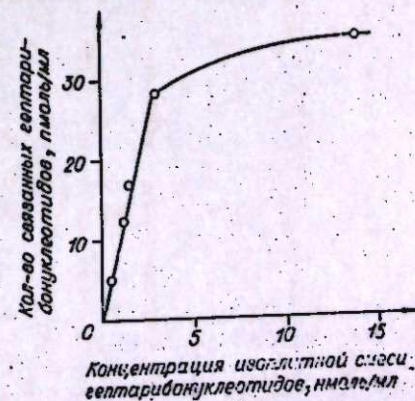


Рис. 3. Зависимость количества связанных Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотидов от концентрации их в реакционной смеси. Концентрация фермента составляла 17,5 пмоль/мл, концентрацию изоплитной смеси гептарибонуклеотидов изменяли от 50 до 14600 пмоль/мл.

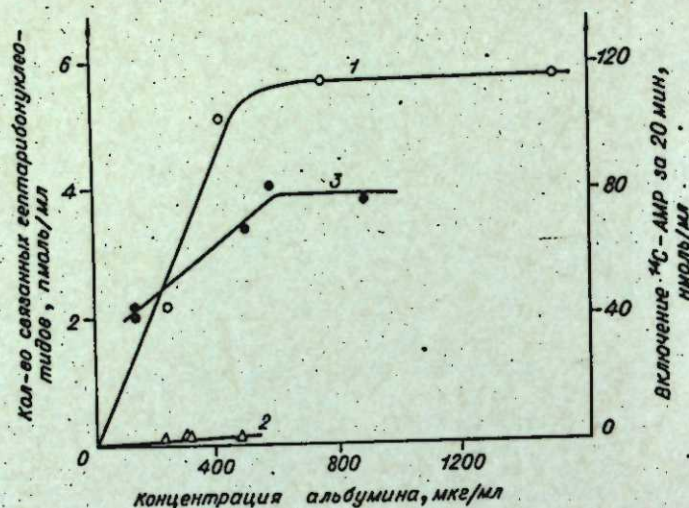


Рис. 4. Зависимость количества связанных Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотидов от концентрации альбумина в реакционной среде.

1 — связывание гептарибонуклеотидов Т7 РНК-полимеразой. Концентрация фермента составляет 17,5 пмоль/мл, а концентрация изоплитной смеси 900 пмоль/мл. 2 — контроль (без Т7 РНК-полимеразы), 3 — активность Т7 РНК-полимеразы (концентрация П 1 пмоль/мл).

завязываемых Т7 РНК-полимеразой (~1,5%). Молекула Т7 РНК-полимеразы присоединяет не более двух молекул таких гептарибонуклеотидов в условиях, оптимальных для транскрипции. Полученные данные позволяют предположить, что гептарибонуклеотиды, связываемые Т7 РНК-полимеразой, являются аналогами нуклеотидных последовательностей промотора, опознаваемых этим ферментом.

Авторы выражают благодарность Т. Г. Максимовой за любезно предоставленную биомассу *E. coli*, инфицированную фагом Т7.

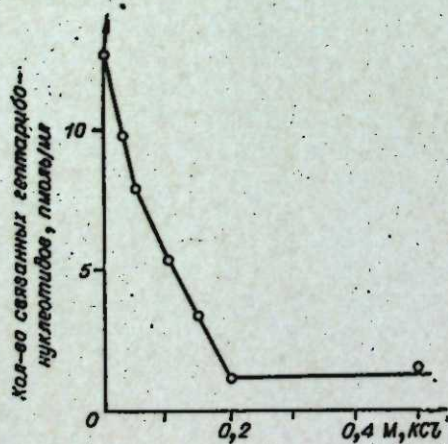


Рис. 5. Влияние ионной силы на образование комплексов Т7 РНК-полимеразы с гептарибонуклеотидами.

Концентрация Т7 РНК-полимеразы составляла 51 пмоль/мл, а изоплитной смеси гептарибонуклеотидов — 1,25 пмоль/мл. Ионную силу в реакционной смеси изменяли добавлением КСl в концентрациях от 0 до 0,50 М. Ионная сила менялась соответственно от 0,09 до 0,59.

Институт цитологии и генетики СО АН СССР,
Новосибирский государственный университет,
Институт химизации сельского хозяйства
СО ВАСХНИЛ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/III 1978

ЛИТЕРАТУРА

- Knorre V. L., Vasilenko S. V., Salganik R. I. Specific binding of oligoribonucleotide fractions to *E. coli* RNA polymerase. FEBS Lett., 1973, 30, 229—230.
- Ефимова Л. Ю., Кнорре В. Л., Василенко С. К., Савинкова Л. К., Салганик Р. И. Изучение условий специфического связывания олигорибонуклеотидов с РНК-полимеразой *E. coli*. Молекул. биология, 1976, 10, 373—385.

- Knorre V. L., Efimova L. Yu., Salganik R. I. Влияние олигорибонуклеотидов, избирательно связываемых РНК-полимеразой *E. coli* на ДНК-зависимый синтез РНК. Молекул. биология, 1976, 10, 604—608.
- Yefimova L. Yu., Knorre V. L., Savinkova L. K., Salganik R. I. Selective binding of oligoribonucleotides by *E. coli* RNA polymerase and their effect on DNA-dependent RNA synthesis. FEBS Lett., 1975, 58, 359—362.
- Chakraborty P. R., Sarkar P. S., Huang H. H., Maitra U. Studies on T3-induced ribonucleic acid polymerase. III Purification and characterization of the T3-induced ribonucleic acid polymerase from bacteriophage T3-infected *Escherichia coli* cells. J. Biol. Chem., 1973, 249, 6637—6646.
- Chamberlin M., McGrath J., Waskell L. New RNA polymerase from *Escherichia coli* infected with bacteriophage T7. Nature, 1970, 228, 227—231.
- Niles E. G., Colon S. W., Summers W. S. Purification and physical characterization of T7-infected *Escherichia coli* B. Biochemistry, 1974, 13, 3904—3911.
- Shishido K. Selection by T7 RNA polymerase T7 DNA as the template for RNA synthesis. Biochem. Biophys. Acta, 1973, 317, 708—715.
- Chamberlin M., King J. Characterization of T7-specific ribonucleic acid polymerase. I. General properties of the enzymatic reaction and the template specificity of the enzyme. J. Biol. Chem., 1973, 248, 2235—2235.

L. K. Savinkova, L. Yu. Yefimova, V. L. Knorre,
R. I. Salganik

FORMATION OF SPECIFIC COMPLEX BETWEEN OLIGORIBONUCLEOTIDES AND T7 PHAGE INDUCED RNA-POLYMERASE

It was shown that T7 phage induced RNA polymerase (T7 RNA polymerase) formed specific complexes with heptaribonucleotides, binding a small amount of them (~1,5%). At saturating concentration of heptaribonucleotides one molecule T7 RNA polymerase binds two molecules of heptaribonucleotides. To form the complexes with oligomers the enzyme have to be in an active state. Formation of the specific complexes as far as transcription carried out by RNA polymerase is inhibited by high concentration of KCl. The data suggest that enzyme bound heptaribonucleotides mimic the promoter regions of T7 DNA.

УДК 577.15+616—006

В. П. ТОМСОНС, Н. П. МЕРТВЕЦОВ, С. В. ЛЕМЗА

АКТИВНОСТЬ ТИРОЗИНАМИНОТРАНСФЕРАЗЫ И ГЛЮКОЗО-6-ФОСФАТДЕГИДРОГЕНАЗЫ В ГЕПАТОМЕ И НОРМАЛЬНЫХ ТКАНЯХ МЫШЕЙ, ПОЛУЧАВШИХ РНК

Показано, что введение животным полирибонуклеотидов тормозит рост трансплантированных и спонтанных опухолей [1—4]. Некоторые природные и синтетические РНК угнетают активность ферментов репликации и транскрипции в системах *in vitro*, например, активность обратной транскриптазы онкорнавирусов, активность ДНК-полимеразы, терминальной дезоксирибонуклеотидилтрансферазы и ДНК-зависимой РНК-полимеразы нормальных клеток [5, 6]. Можно полагать, что РНК обладает цитостатической активностью и таким путем угнетает рост опухолевых клеток. С другой стороны, РНК благодаря своим физико-химическим свойствам может выступать в роли регулятора генной активности [7].

Удобным объектом для проверки возможных путей воздействия РНК на метаболизм опухолевой ткани в сравнении с нормой является

гепатомы и печень млекопитающих. В качестве модели для изучения эффектов РНК мы избрали тирозинминотрансферазу (ТАТ; *l*-тирозин: 2-оксоглутарат аминотрансфераза, КФ 2. 6. 1. 5). Известно, что ТАТ печени мышей индуцируется гидрокортизоном, причем индукция опосредуется усилением процессов транскрипции в клетках-мишенях и выражается в синтезе ферментного белка *de novo* [8].

Установлено, что не все гепатомы реагируют на глюкокортикоидные гормоны индукцией ТАТ. Потерю гепатомой способности отвечать на гормон-индуктор связывают, как правило, с отсутствием «активной формы» специфических рецепторов гормона в цитозоле опухолевых клеток [9]. Если выбранная нами гепатома продолжает реагировать на воздействие гормона индукцией гормонзависимого фермента, то можно ждать изменений в активности ТАТ после инъекций животным РНК. Такие изменения могут быть следствием воздействия РНК на регуляцию хотя бы одного из этапов процесса транскрипции или трансляции. Если же исследуемая нами гепатома относится ко второму типу, т. е. не реагирует на глюкокортикоидный гормон, то можно предполагать, что инъекции РНК восстановят гормональную чувствительность [10].

Большое значение в углеводном обмене и биосинтетической активности опухолевых клеток играет пентозофосфатный цикл. Возможно, РНК оказывает влияние на эту ферментную систему клетки. Мы исследовали влияние экзогенной РНК на активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФДГаза, КФ 1. 1. 1. 49) печени и гепатомы мышей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опыт брали мышей линии А/Не, которым подкожно или внутрибрюшинно (по 0,2 мл 20%-ной взвеси опухолевых клеток) перевивали гепатому, первично индуцированную ортоаминоазотолуолом [11] РНК и олигорибонуклеотиды получали из печени крупного рогатого скота [12]. Вещества вводили животным внутрибрюшинно по 0,25 мг на 10 г веса тела через день в течение 1—2 мес, последняя инъекция препаратов была за 3 ч до забоя животных. Данная доза РНК угнетала рост аденокарциномы молочной железы у мышей линии А/Не [4].

Гидрокортизон-ацетат («Рихтер», Венгрия) вводили внутрибрюшинно по 0,5 мг на 10 г веса тела за 5 ч до забоя животных. Активность ТАТ и Г-6-ФДГазы определяли в печени, почках и гепатоме. Для этого ткани гомогенизировали в 0,14 М КСl в отношении 1:10 (вес: объем), центрифугировали при 22 000 *g* в течение 40 мин. В супернатанте измеряли содержание белка по Лоури [13] и активность ТАТ — по Даймондстоуну [14], а Г-6-ФДГазы — по Кочетову [15]. Энзим-электрофорез Г-6-ФДГазы проводили по методу Шоу [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении ТАТ установлено, что активность этого фермента в печени интактных мышей и в печени мышей с гепатомой не различается. В гепатоме активность ТАТ в 3—4 раза ниже по сравнению с печенью. Многократное введение животным РНК не повлияло на активность ТАТ ни в печени интактных или опухолевых животных, ни в гепатоме (табл. 1).

Известно, что активность ТАТ печени под влиянием гидрокортизона увеличивается в 5—10 раз [8]. В наших опытах активность ТАТ в печени опухоленосителей через 5 ч после введения гидрокортизона увеличивалась примерно в 12 раз, оставаясь на прежнем уровне в гепатоме подопытных животных. Многократное введение мышам РНК не изменило реакции данного фермента в печени и гепатоме на гидрокортизон (см. табл. 1). Следовательно, в данном случае РНК не оказывает влияния на активность ТАТ изучаемых тканей. Отличие наших данных от результатов Литвэк и Даймондстоуна [17], которые наблюдали

Таблица 1
Активность ТАТ печени и гепатомы мышей А/Не (мкмоль *l*-оксифенилпирувата, образованного за 20 мин 1 мг белка)

Условия опыта	Количество опытов	Активность
Печень (норма)	9	0,358 ± 0,055
Печень животных с гепатомой	5	0,369 ± 0,052
Печень животных с гепатомой + РНК	5	0,332 ± 0,040
Гепатома	10	0,095 ± 0,008
Гепатома + РНК	9	0,090 ± 0,008
Печень животных с гепатомой + гидрокортизон	6	4,495 ± 0,039
Гепатома + гидрокортизон	5	0,087 ± 0,008
Гепатома + гидрокортизон + РНК	13	0,094 ± 0,015

индукцию ТАТ при введении крысам дрожжевой РНК, возможно, объясняется тем, что доза РНК в наших опытах была в 12 раз ниже, чем в работе указанных авторов, и не вызвала «стресса» у подопытных животных.

Таким образом, выявлена нечувствительность клеток гепатомы мышей к гормональному индуктору — гидрокортизону, в то время как в печени мышей под действием гидрокортизона активность индуцибельного фермента ТАТ возрастает в 12 раз. Введение животным экзогенной РНК не устраняет нечувствительность клеток гепатомы к гормональному индуктору и не оказывает влияния на величину индукционного ответа печени на гидрокортизон.

При изучении активности Г-6-ФДГазы печени интактных животных и животных-опухоленосителей мы установили, что активность фермента в печени этих животных не различалась. В гепатоме активность Г-6-ФДГазы была примерно в 5 раз выше, чем в печени (табл. 2). После многократного введения РНК мышам с гепатомой мы не наблюдали никаких изменений в активности Г-6-ФДГазы печени, в то время как активность этого фермента в гепатоме снизилась примерно в 2 раза (табл. 2). Аналогичным действием обладали олигорибонуклеотиды, введение их животным также угнетало активность Г-6-ФДГазы в гепатоме примерно в 2 раза (табл. 2).

Следовательно, под влиянием РНК активность Г-6-ФДГазы печени не изменилась. Возможно, это связано с низким уровнем активности Г-6-ФДГазы печени, дальнейшее снижение которого может вести к нарушению ферментного гомеостаза. В почках интактных мышей и мышей с гепатомами уровень активности Г-6-ФДГазы оказался в 2 раза выше, чем в печени. Однако длительное введение РНК мышам не повлияло и на активность Г-6-ФДГазы почек (см. табл. 2).

Итак, длительное введение РНК или олигорибонуклеотидов изменило активность Г-6-ФДГазы только в гепатоме, снизив ее в 2 раза по сравнению с контролем. Результаты энзим-электрофореза не выявили никаких качественных изменений в изоферментном спектре Г-6-ФДГазы нормальных тканей (печень, почки) и гепатомы, а также гепатомы после многократных инъекций РНК животным.

Пока неизвестно, связан ли эффект угнетения Г-6-ФДГазы активностью в гепатоме с ретронингибированием активности фермента рибозой, образующейся в процессе гидролиза РНК или олигорибонуклеотидов, с угнетением изучаемыми веществами одного клона клеток или стимуляцией другого, с ингибирующим воздействием на определенный

Таблица 2

Активность Г-6-ФДГазы в нормальных тканях и в гепатоме мышей А/He (нмоль НАДФН на 1 мг белка в 1 мин)

Условия опыта	Количество опытов	Активность
Печень (норма)	7	3,858 ± 0,361
Печень опухоленосителей	6	4,582 ± 0,241
Печень опухоленосителей + РНК	8	4,582 ± 0,482
Гепатома	7	18,930 ± 1,447
Гепатома + РНК	6	10,008 ± 0,844
Гепатома + олигорибонуклеотиды	2	11,937 ± 0,120
Почка (норма)	6	7,837 ± 0,602
Почка опухоленосителей	4	6,631 ± 0,602
Почка опухоленосителей + РНК	4	6,752 ± 0,361

этап митотического цикла. Механизм реализации эффекта пока не ясен, и вмешательство препаратов РНК в метаболизм опухолевой ткани требует дальнейших исследований.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что инъекции препарата РНК мышам не изменяют чувствительности тканей печени и гепатомы к гормональному индуктору — гидрокортизону.

2. Под действием препарата РНК активность ключевого фермента пентозного пути — Г-6-ФДГазы — в гепатоме мышей значительно снижается, оставаясь на постоянном уровне в нормальных тканях (печени и почках).

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/III 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К., Мартынова Р. П., Матиенко Н. А., Роничевская Г. М., Салганик Р. И. Влияние парентерального введения РНК из тканей мышей низкораковой и высокораковой линий на спонтанные опухоли молочной железы мышей высокораковых линий А и СЗН.— Докл. АН СССР, 1966, 169, 728—732.
2. Матиенко Н. А., Роничевская Г. М., Мартынова Р. П., Беляев Д. К., Салганик Р. И. Влияние различных препаратов гетерологичной РНК на рост спонтанных опухолей молочной железы у мышей линии СЗН и А/He.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1970, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 102—106.
3. Raudsepp J. Eksperimentaalseid andmeid pärmil ribonukleinhappe suurte dooside antiblastilisest toimest.— Nõukog. Eesti tervishoid, 1970, 6, 421—423.
4. Томсон В. П., Веревкина К. Н., Матиенко Н. А. Влияние РНК на рост опухоли у мышей факторных и бесфакторных линий.— Докл. АН СССР, 1977, 232, № 1, 217—220.
5. Srivastava B. I. S. Inhibition of oncorna virus and cellular DNA polymerase by natural and synthetic polynucleotides.— Biochim. Biophys. Acta, 1974, 335, 77—85.
6. Sasaki R., Goto H., Arima K., Sasaki Y. Effect of polyribonucleotides on eukaryotic DNA-dependent RNA polymerases.— Biochim. Biophys. Acta, 1974, 366, 435—442.

7. Dickson E., Robertson H. D. Potential regulatory roles for RNA in cellular development.— Cancer Res., 1976, 36, 3387—3393.
8. Blake R. L. Control of liver tyrosin aminotransferase expression enzyme regulatory studies on inbred and mutant mice.— Biochemical Genetics, 1970, 4, 215—235.
9. Шапот В. С. Биохимические аспекты опухолевого роста. М., «Медицина», 1975, с. 48—68.
10. Klein E. Studies on the substrate induced arginase synthesis in animal cell strains cultured in vitro.— Exper. Cell. Res., 1961, 22, 226—232.
11. Каледин В. И. Новый перевиваемый штамм гепатомы мышей А/He. Тезисы докл. конф. Лабораторные животные в медицинских исследованиях. М., 1974, с. 50—52.
12. Томсон В. П., Веревкина К. Н., Закабуини А. И., Томилова В. И. Противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК и отдельных фракций олигорибонуклеотидов.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1975, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 139—143.
13. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Measurement with the Folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, 193, 265—275.
14. Diamondstone T. I. Assay of tyrosine transaminase activity by conversion of p-hydroxyphenylpyruvate to p-hydroxybenzaldehyde.— Anal. Biochem., 1966, 16, 395—401.
15. Кочетов Г. А. Выделение и очистка глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы из живых дрожжей и определение ее активности. Практ. руководство по энзимологии. М., «Высшая школа», 1971, с. 71—72.
16. Show Ch. R. Starch gel electrophoresis of enzymes.— Biochemical Genetics, 1970, 4, 297—320.
17. Litwack G., Diamondstone T. I. Nonspecific stimulation of tyrosine- α -ketoglutarate transaminase activity in vivo.— J. Biol. Chem., 1962, 237, 469—472.

V. P. Tomsons, N. P. Mervetsov, S. V. Lomsa

TYROSINE AMINOTRANSFERASE
AND GLUCOSE-6-PHOSPHATE DEHYDROGENASE ACTIVITIES
IN HEPATOMA AND NORMAL TISSUES OF MICE ADMINISTERED RNA

Tyrosine aminotransferase (TAT) and glucose-6-phosphate dehydrogenase (G-6-PD) were studied in transplanted hepatoma primarily induced by orthoaminoazotoluol, and in normal tissues of A/He mice administered cattle liver RNA (0,25 mg/10 g body weight) during 1—2 months.

RNA injections to mice failed to change TAT activity of liver or hepatoma and the response of these tissues to hormone induction.

RNA inhibited G-6-PD activity, the key enzyme of pentose cycle, in the hepatoma, but did not affect enzyme activity in liver and kidneys.

УДК 616.006+576.807.7

С. И. ИЛЬНИЦКАЯ, В. П. ТОМСОН, В. П. НИКОЛИН,
Е. В. ГРУНТЕНКО

ВЛИЯНИЕ РНК НА СПОСОБНОСТЬ ЛИМФОЦИТОВ
ИНАКТИВИРОВАТЬ НЕСИНГЕННЫЕ СТЕЛОВЫЕ КЛЕТКИ

Показано, что введение препаратов РНК экспериментальным животным приводит к торможению роста перевиваемых и спонтанных опухолей [1—4]. Получены данные о том, что противоопухолевый эффект препаратов РНК может осуществляться через иммунную систему организма [4—7]. Для понимания механизма влияния препаратов РНК на противоопухолевый иммунитет необходимо выяснить, как действуют

эти препараты на функцию лимфоидных клеток, которые, как известно, играют главную роль в противоопухолевой резистентности.

В настоящей работе было исследовано влияние РНК на функциональную активность лимфоцитов при инактивации ими стволовых кроветворных клеток.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В опытах использовали мышей-самцов 2—3-месячного возраста линий СЗН/Не, С57В1/6 и их реципрокных гибридов первого поколения. Для получения эндогенных колоний кроветворных клеток в селезенке животных облучали сублетальной дозой (500—600 R) на рентгеновской установке РУП-150/300·10-1 при мощности дозы 50 R/мин с использованием алюминиевого фильтра (А1-3 мм). Мышам-гибридам на следующий день после облучения вводили в хвостовую вену по $0,25 \times 10^6$ клеток лимфоузлов, взятых от мышей родительской линии СЗН/Не, интактных или иммунизированных клетками лимфоузлов другой родительской линии. Иммунизацию мышей проводили дважды с недельным интервалом клетками паховых и подмышечных лимфоузлов в дозе 6×10^7 подкожно в 4 лапы. За 12 дней до получения лимфоцитов от интактных или иммунизированных доноров части этих доноров вводили внутривенно РНК (по 0,25 мг на 10 г веса тела) ежедневно.

Для учета экзогенных колоний мышам СЗН/Не или (СЗН/Не \times С57В1/6) F₁, облученным летальной дозой (800 R), на следующий день после облучения внутривенно вводили смесь лимфоидных клеток СЗН/Не с клетками костного мозга. Донорами костномозговых клеток для реципиентов СЗН/Не служили мыши (СЗН/Не \times С57В1/6) F₁, а для гибридных реципиентов — мыши С57В1/6. Клетки лимфоузлов, взятые от интактных или иммунизированных вышеуказанным способом доноров, перед смешиванием с костномозговыми клетками инкубировали в растворе Хенкса с РНК (1 мг РНК на 5×10^6 клеток) в течение 30 мин при 37°C. Контролем служили клетки, инкубированные в растворе Хенкса без РНК. Жизнеспособность клеток после инкубации оценивали с помощью прижизненного окрашивания их 0,1%-ным раствором эозина. Возможное цитотоксическое действие РНК определяли по учету экзогенных колоний при трансплантации клеток костного мозга, инкубированных с РНК.

Для учета как эндогенных, так и экзогенных колоний мышей-реципиентов забивали на 10-й день после облучения, селезенки фиксировали в жидкости Карнуа и подсчитывали число образовавшихся колоний. Уменьшение количества колоний под влиянием трансплантированных лимфоцитов выражали в процентах по отношению к числу колоний в селезенке контрольных животных (индекс инактивации). Стандартную ошибку средней арифметической и значение p оценивали по критерию Стьюдента.

Препараты РНК выделяли фенольным методом из печени крупного рогатого скота на опытной установке в СКТБ БАВ (Новосибирск) и дополнительно очищали в лабораторных условиях четырехкратным переосаждением 1 M NaCl. Ферментативный гидролизат РНК получали путем гидролиза панкреатической рибонуклеазой (КФ 2.7.7.76) производства Ленинградского мясокомбината в 0,1 M трис-НСl буфере, (рН 7,4) в течение 15—17 ч при 37°C и в весовом соотношении РНК/фермент-100/1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из табл. 1, введение лимфоцитов интактных мышей СЗН/Не гибридам (С57В1/6 \times СЗН/Не) F₁ и (СЗН/Не \times С57В1/6) F₁, облученным дозой 500R, достоверно снижало количество эндогенных колоний в селезенке (индекс инактивации 24 и 18% соответственно). Если доноры лимфоидных клеток получали РНК, то способность таких лимфоцитов инактивировать колониеобразующие единицы (КОЕ) несколько повышалась (индекс инактивации 31—33%). Казалось, что влияние РНК на сенсibilизированные лимфоциты должно приводить к еще более выраженной реакции инактивации КОЕ. Однако введение РНК донорам, иммунизированным клетками второго родительского генотипа, не только не повысило способность лимфоцитов подавлять размножение стволовых клеток у гибридов F₁, а напротив, привело к отмене инактивации КОЕ. Так, если при введении реципиентам лимфоцитов от сенсibilизированных доноров индекс инактивации составлял 43%, то лимфоциты таких же доноров, получавших РНК, оказались неспособными угнетать колониеобразование (табл. 1). Ферментатив-

Таблица 1
Изменение количества эндогенных колоний в селезенке мышей-гибридов F₁ после трансплантации им клеток лимфоузлов мышей родительской линии, получавших или не получавших РНК

№ п. п.	Доноры лимфоцитов (СЗН/Не)	(С57В1 \times СЗН/Не) F ₁ , 600R			(С57В1 \times СЗН/Не) F ₁ , 500R			(СЗН/Не \times С57В1) F ₁ , 500R		
		среднее число колоний	индекс инактивации, %	p	среднее число колоний	индекс инактивации, %	p	среднее число колоний	индекс инактивации, %	p
1	—	8,1 \pm 1,43 (8)	—	—	15,0 \pm 1,37 (23)	—	—	21,2 \pm 1,52 (29)	—	—
2	Интактные	7,8 \pm 1,12 (10)	4	> 0,1	11,5 \pm 1,24 (25)	24	\leq 0,05	17,3 \pm 1,26 (27)	18	\leq 0,05
3	Получавшие РНК	4,6 \pm 0,46 (20)	43,2	< 0,05	10,4 \pm 0,94 (33)	31	< 0,01	14,2 \pm 1,19 (28)	33	< 0,001
4	Иммунизированные клетками генотипа С57В1	3,9 \pm 0,61 (10)	52	\leq 0,02	8,1 \pm 0,93 (26)	46	< 0,001	12,0 \pm 1,31 (21)	43	< 0,001
5	Иммунизированные клетками генотипа С57В1 и получавшие РНК	6,9 \pm 0,9 (10)	15	> 0,1	14,5 \pm 1,51 (9)	4	> 0,1	24,5 \pm 1,96 (6)	0	> 0,1

Примечание. В скобках — количество мышей в группе.

Таблица 2

Влияние РНК и ее ферментативного гидролизата на способность несингенных иммунных лимфоцитов подавлять образование эндогенных колоний у гибридов (СЗН/Не×С57В1/6)F₁

Доноры лимфоцитов (СЗН/Не)	Число мышей	Среднее число колоний	Индекс инактивации, %	Достоверность различия средних между группами
—	14	5,4±0,72	—	—
Иммунизированные клетками генотипа С57В1	13	2,1±1,06	61	P ₁₋₂ <0,05
Иммунизированные клетками генотипа С57В1 и получавшие РНК	14	5,0±1,08	7	P ₂₋₃ ≤0,05
Иммунизированные клетками генотипа С57В1 и получавшие ферментативный гидролизат РНК	13	2,6±1,28	52	P ₂₋₄ >0,05
Иммунизированные клетками генотипа С57В1 и получавшие РНКазу	13	2,9±0,99	47	P ₂₋₅ >0,05

ный гидролизат той же РНК или рибонуклеаза в дозе, соответствующей ее содержанию в ферментативном гидролизате, не влияла на реакцию инактивации КОЕ (табл. 2).

Для того чтобы выяснить, оказывает ли РНК в данном случае влияние непосредственно на клетки-киллеры или же на определенные этапы иммуногенеза (пролиферация, дифференцировка, клеточная кооперация), была исследована активность иммунных и интактных лимфоцитов после воздействия на них РНК *in vitro*. Летально облученным мышам вводили смесь клеток костного мозга с несингенными лимфоцитами. Оказалось, что после инкубации с РНК киллерная активность в отношении КОЕ как несенсибилизированных, так и сенсибилизированных лимфоцитов снижается. При этом несенсибилизированные лимфоциты полностью теряли способность к инактивации стволовых клеток (табл. 3).

По-видимому, снижение способности сенсибилизированных лимфоцитов инактивировать КОЕ обусловлено влиянием препарата РНК непосредственно на эффекторные клетки. Снижение функциональной активности лимфоцитов не связано с цитотоксическим действием препарата РНК, так как инкубация клеток костного мозга с РНК не влияла на размножение стволовых элементов и образование колоний в селезенке реципиента, а прижизненное окрашивание лимфоцитов эозином показало, что их жизнеспособность не снижается после инкубации с препаратом РНК по сравнению с контролем. Наблюдаемый эффект отмены инактивации КОЕ, видимо, обусловлен действием рибонуклеиновой кислоты, а не другими компонентами препарата, поскольку гидролиз препарата рибонуклеазой приводил к отмене этого эффекта.

Показано, что инактивация КОЕ осуществляется лишь функционально активными лимфоцитами [8]. Взаимодействие аллогенных лимфоцитов со стволовыми клетками, приводящее к инактивации КОЕ, осуществляется с помощью специальных структур, имеющих на лимфоцитах и стволовых клетках [9]. Можно предположить, что РНК, контактируя с поверхностными структурами лимфоцита, блокирует или каким-то образом изменяет часть рецепторов, в результате чего нарушается взаимодействие лимфоцита с клетками-мишенями. Не исключена и возможность влияния РНК на определенные биосинтетические процессы, связанные со специфической функцией лимфоцитов, например с угнетением выработки факторов, ответственных за цитотоксический эффект.

Таблица 3

Инактивация КОЕ при трансплантации облученным реципиентам смеси клеток костного мозга с несингенными лимфоцитами, инкубированными с РНК

Трансплантируемые клетки	СЗН/Не (Доноры КМ (СЗН/Не×С57В1/6)F ₁)			(ЗН/Не×С57В1/6) F ₁ (Доноры КМ С57В1/6)				
	n	среднее число колоний на селезенку	индекс инактивации, %	p	n	среднее число колоний на селезенку	индекс инактивации, %	p
Контроль (одно облучение)	8	0	—	—	11	0,18±0,14	—	—
КМ	8	36,7±3,22	—	—	11	25,8±2,28	—	—
КМ+РНК	4	39,2±2,66	—	—	11	21,5±2,22	16,6	>0,05
КМ+лимфоциты	5	2,8±0,66	92,4	<0,001	11	14,7±2,70	43,0	<0,01
КМ+лимфоциты+РНК	5	38,6±1,83	—	—	14	22,0±1,71	14,5	>0,1
КМ+иммунные лимфоциты*	7	0,43±0,20	98,9	<0,001	13	0,38±0,17	98,5	<0,001
КМ+иммунные лимфоциты*+РНК	5	3,4±1,21	90,5	<0,001	14	8,5±2,10	67,1	<0,001

Примечание. КМ — клетки костного мозга; +РНК — клетки, инкубированные с РНК. Звездочкой обозначены лимфоциты мышей линии СЗН/Не, иммунизированных взвесью клеток лимфоузлов С57В1/6.

Сопоставляя наши результаты с противоопухолевой активностью РНК, следует отметить, что противоопухолевый эффект изучаемого препарата РНК получен главным образом на опухоли молочной железы у мышей высокоракковой линии СЗН/Не. Известно, что при спонтанном канцерогенезе у мышей этой линии рост опухоли находится под стимулирующим влиянием иммунитета [10]. Различные виды иммунодепрессии, в том числе и антилимфоцитарная сыворотка, тормозят рост опухоли молочной железы у этих животных. Логично предположить, что в механизме противоопухолевого действия препарата РНК, выступающего в роли иммунодепрессора, существенным моментом является инактивирующее влияние его на эффекторную функцию лимфоцитов.

Однако объяснить противоопухолевый эффект РНК в отношении опухолей, находящихся под сдерживающим влиянием иммунитета, действием только на лимфоциты не представляется возможным, так как иммуносупрессия обычно приводит к стимуляции роста таких опухолей [10]. По-видимому, введение препарата РНК в организм животных сопровождается множественными эффектами, в том числе и непосредственным действием на опухолевые клетки, и в таком случае судьба опухоли будет зависеть от соотношения факторов, контролирующих ее рост.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск,

Поступила в редакцию
15/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К., Мартынова Р. П., Матненко Н. А., Роничевская Г. М., Салганик Р. И. Влияние парентерального введения рибонуклеопротеидов из тканей мышей низкоракковой и высокоракковой линий на спонтанные опухоли молочной железы мышей высокоракковых линий А и СЗН.— Докл. АН СССР, 1966, 169, № 3, 728—730.

2. Матвеев Н. А., Роничевская Г. М., Мартынова Р. П., Беляев Д. К., Салганик Р. И. Влияние различных препаратов гетерологичной РНК на рост спонтанных опухолей молочных желез у мышей линий А и СЗН.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1970, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 102—105.
3. Szebro Z., Pierscinska E., Weber M. Inhibition of tumor growth and prolonged survival of Ehrlich ascites carcinoma bearing C57BL mice treated with CVA liver and spleen ribonucleic acid.— Folia biol. (Polska), 1969, 17, № 3, 219—228.
4. Томсон В. П., Веревкина К. Н., Матвеев Н. А. Влияние РНК на рост опухолей у мышей факторных и бесфакторных линий.— Докл. АН СССР, 1977, 232, № 1, 217—220.
5. Rigby P. G. The effect of exogenous RNA on the improvement of syngeneic tumor immunity.— Cancer Res., 1971, 31, № 1, 4—6.
6. Kazuyuki Masakawa, Masahisa Kushibe. Repression of propagation of Ehrlich ascites tumors by means of attenuating tumor cells.— Cancer, 1972, 30, № 2, 366—372.
7. Николин В. П., Матвеев Н. А., Беляев Д. К. Влияние препарата РНК на иммунитет к спонтанной опухоли у мышей линии СЗН/He.— Докл. АН СССР, 1974, 215, № 3, 718—720.
8. Манько В. М. Действие радиации на трансплантационный иммунитет: отмена инактивации несингенных стволовых клеток лимфоцитами.— Радиобиология, 1971, 11, вып. 4; 545—549.
9. Манько В. М. Значение антигенного стимула для инактивации стволовых клеток аллогенными лимфоцитами.— Цитология, 1977, 19, № 10, 1176—1181.
10. Грунтенко Е. В. Иммунитет и возникновение злокачественных опухолей. Новосибирск, «Наука», 1977.

S. I. Ilitskaya, V. P. Tomsons, V. P. Nikolin,
E. V. Gruntenko

RNA EFFECT ON THE LYMPHOCYTE CAPACITY TO INACTIVATE NONSYNGENEIC STEM CELLS

The effect of cattle liver RNA on the functional capacity of lymphocytes to inhibit bone — marrow stem cells was studied. A decrease in the endogenic colony of haemopoietic stem cells in the recipient spleens followed the transplantation of parental lymphocytes to subletally irradiated F₁ mice hybrids. The colony forming inactivation was more expressed, when lymphocytes of immunized donors of the other parental line were injected. The injections of RNA to immunized lymphocyte donors abolished colony — forming unit (CFU) inactivation. The incubation of the lymphocytes in vitro with RNA also inhibited their capacity to inactivate exogenic colony formation, when they were mixed with nonsyngeneic bone — marrow cells and transplanted to lethally irradiated mice. The abolition of CFU inactivation under RNA treatment was not related to a cytotoxic effect.

УДК 577.49 : 612.453+612.627+612.621.5

Ю. С. БЕНИМЕЦКИЙ, Д. В. КЛОЧКОВ

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО КРУГЛОСУТОЧНОГО ОСВЕЩЕНИЯ НА ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ НАДПОЧЕЧНИКОВ И ПОЛОВОГО АППАРАТА САМОК КРЫС ВИСТАР

В промышленных комплексах ввиду производственной необходимости животные нередко находятся при круглосуточном освещении на протяжении довольно длительного времени. Изучение влияния такого светового режима на функциональное состояние эндокринных желез — органов, в значительной степени определяющих продуктивность животных — приобретает большое практическое значение. Кроме того, рас-

сматриваемая проблема имеет и определенный теоретический интерес. Приспособление животных к столь необычному световому режиму, очевидно, сопровождается изменением всей гормональной системы. Между тем обширнейшая литература, посвященная этому вопросу, в основном рассматривает изменения функционального состояния гонад [1—8]. В гораздо меньшей степени изучено воздействие непрерывного в течение суток освещения на надпочечники, имеющие, как известно, определяющее значение в адаптации [9].

В связи с этим была поставлена задача — исследовать воздействие круглосуточной световой нагрузки на функциональную активность надпочечников наряду с происходящими при этом изменениями состояния полового аппарата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве экспериментального объекта были использованы виргинские самки крыс Вистар весом от 170 до 260 г. Животные содержались по 8 шт. в решетчатых клетках из нержавеющей стали размерами 120×35×25 см. Диета на протяжении эксперимента состояла из зерен овса, хлеба, моркови, комбикорма. Водопроводную воду животные получали ad libitum. Температура воздуха в виварии колебалась от 20 до 24°C, а влажность была практически постоянной. Источником света служили три лампы накаливания (300 Вт), которые располагались таким образом, что обеспечивали равномерное освещение животных внутри клеток.

Стандартный режим освещения состоял из 14 ч света (6—20 ч) и 10 ч темноты (20—6 ч) — С14Т10. При таком освещении животные содержались со дня рождения до 2-месячного возраста. Затем они были разделены на две группы, каждая из которых помещалась в отдельной комнате. Контрольная группа продолжала находиться до конца опыта при периодическом (С14Т10), а опытная — при круглосуточном (С12С12) освещении.

Работа проводилась в течение 6 мес. — с октября по апрель. Ежемесячно забивали 6—12 самок из каждой группы. Из подопытных крыс в опыт брали лишь тех, у которых на протяжении последних 5—6 суток был перманентный эструс, а из контрольных — только тех, у которых в этот день была течковая фаза цикла.

Опыты всегда начинались в 9 ч 30 мин — 10 ч. Функциональная активность надпочечников определялась по их относительному весу и по концентрации кортикостероидов в плазме крови [10]. Физиологическое состояние полового аппарата крыс оценивалось по цитологической картине вагинальных мазков и по весовым показателям яичников и маток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вес тела крыс из опытной и контрольной групп (рис. 1) был практически одинаковым в течение всего эксперимента. Следовательно, условия освещения не оказали заметного влияния на этот показатель.

Со 2-го по 5—6-й мес опыта наблюдалось постепенное нарастание веса тела как тех, так и других крыс. Увеличение веса тела объясняется продолжавшимся ростом животных.

Абсолютный и относительный вес яичников крыс из обеих групп (см. таблицу) был одинаковым через 1, 2 и 3 мес после начала круглосуточного освещения. С 4-го мес и до конца эксперимента морфометрические показатели подопытных самок были достоверно ниже, чем контрольных. В значительной степени это обусловлено резким снижением как величины, так и количества желтых тел (рис. 2) яичников самок из группы с постоянным освещением. Необходимо отметить, что фолликулярное вещество гонад в основном состояло из персенетирующих фолликулярных кист. Аналогичные изменения яичников обнаруживаются практически всегда под влиянием достаточно длительного круглосуточного освещения животных [1—8].

Абсолютный и относительный вес маток крыс из экспериментальной группы (см. табл.) был всегда выше, чем у контрольных самок.

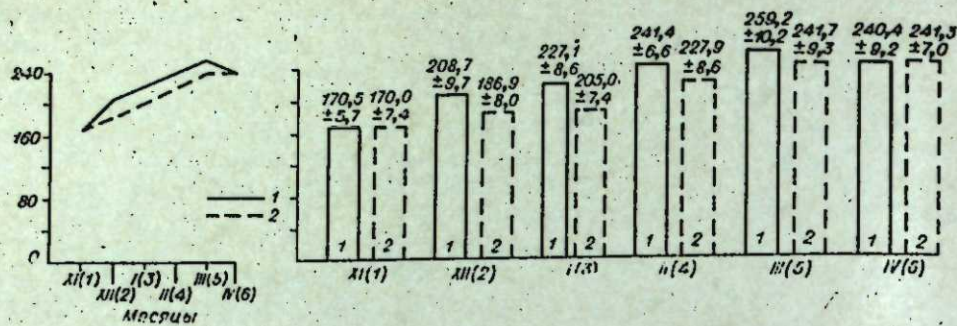


Рис. 1. Вес тела самок крыс Вистар, содержащихся при периодическом и постоянном освещении. $P < 0,5$.
1 — $C_{14}T_{10}$ (СТ); 2 — $C_{12}C_{12}$ (СС).

Однако различия между этими показателями оставались в течение опыта статистически недостоверными, за исключением последнего месяца ($P < 0,05$).

Как известно [11], персистирующие фолликулы и фолликулярные кисты являются источником избыточного образования эстрогенов. Следствием же достаточно длительного воздействия избытка этих гормонов являются и постоянная течка [3, 5, 7], и в той или иной степени заметное увеличение матки грызунов [8, 12]. На основании полученных данных можно заключить, что у крыс, содержащихся при круглосуточном освещении, наблюдалось в достаточной мере выраженное усиление секреции эстрогенов.

Относительный вес надпочечников в обеих группах крыс оставался неизменным (рис. 3) от начала и до конца опыта. Этот факт подтверждается и литературными данными. У самок крыс Спрейг-Даули [13], у мышей линии ДБА и С57 [14] после содержания их на протяжении нескольких месяцев при круглосуточном освещении вес надпочечников также не изменялся.

Концентрация кортикостероидов в плазме крови крыс из экспериментальной группы, как видно на рис. 4, на протяжении всего опыта, за исключением 3-го месяца постоянного освещения, была достоверно выше, чем у контрольных самок. Полученные результаты совпадают с данными Кригера [16]; Шевинга [17]. Более высокий уровень 11-ОКС у подопытных крыс, очевидно, в определенной мере зависит от повышенного содержания эстрогенов. Такое предположение подтверждается рядом исследований [18—22], в которых показано, что малые дозы этих стероидов оказывают стимулирующее воздействие на функциональную способность коры надпочечников.

Повышенное содержание кортикостероидов у подопытных самок в утренние часы может быть объяснено и следующим образом. При длительном круглосуточном освещении животных происходит существенное сглаживание суточных колебаний количества эозинофилов в плазме крови [23—24], концентрации РНК [25], содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках [24], АКГГ в гипофизах [26]. В результате у грызунов устанавливается в той или иной мере монотонный, усредненный из максимальных и минимальных суточных значений уровень кортикостероидов [27], который и превышает в утренние часы относительно низкие показатели концентрации кортикостероидов при переменном освещении. Одинаковое содержание надпочечниковых гормонов у самок обеих групп в январе объясняется тем, что в зависимости от времени года наибольшее содержание кортикостероидов в плазме крови у крыс постепенно смещается. Например, в июне оно приходится на 18, в сентябре — на 16, а в январе — на 14 ч [23]. Вследствие этого, по всей вероятности, в январе в нашем эксперименте

Вес яичников и маток крыс Вистар, содержащихся при периодическом ($C_{14}T_{10}$) и постоянном ($C_{12}C_{12}$) освещении

Время эксперимента	Вес яичников				Вес маток			
	абсолютный		относительный		абсолютный		относительный	
	$C_{14}T_{10}$	$C_{12}C_{12}$	$C_{14}T_{10}$	$C_{12}C_{12}$	$C_{14}T_{10}$	$C_{12}C_{12}$	$C_{14}T_{10}$	$C_{12}C_{12}$
Ноябрь (1)	64,5 ± 2,3	57,6 ± 5,2	38,1 ± 1,6	33,2 ± 2,8	423,2 ± 57,9	430,6 ± 27,9	246,9 ± 30,0	253,6 ± 19,0
Декабрь (2)	80,3 ± 5,6	77,4 ± 3,9	43,3 ± 2,9	40,2 ± 2,4	442,3 ± 36,6	500,6 ± 40,2	218,5 ± 15,8	255,7 ± 16,6
Январь (3)	90,9 ± 5,1	66,1 ± 7,8	40,2 ± 2,0	36,9 ± 4,3	420,0 ± 27,7	426,0 ± 52,6	185,2 ± 11,5	204,9 ± 17,8
Февраль (4)	73,4 ± 3,6*	43,4 ± 5,2*	30,5 ± 1,2*	19,2 ± 2,1*	483,4 ± 37,6	517,6 ± 60,7	201,6 ± 16,9	238,4 ± 20,7
Март (5)	80,4 ± 4,9*	53,7 ± 6,9*	31,3 ± 1,9*	22,1 ± 1,6*	512,7 ± 26,0	525,0 ± 56,7	201,2 ± 12,6	227,3 ± 28,2
Апрель (6)	73,2 ± 7,2*	40,0 ± 3,2*	30,0 ± 2,4*	17,9 ± 2,0*	525,1 ± 49,3	661,3 ± 67,4	215,9 ± 15,2	292,2 ± 29,5

* $P < 0,05$.

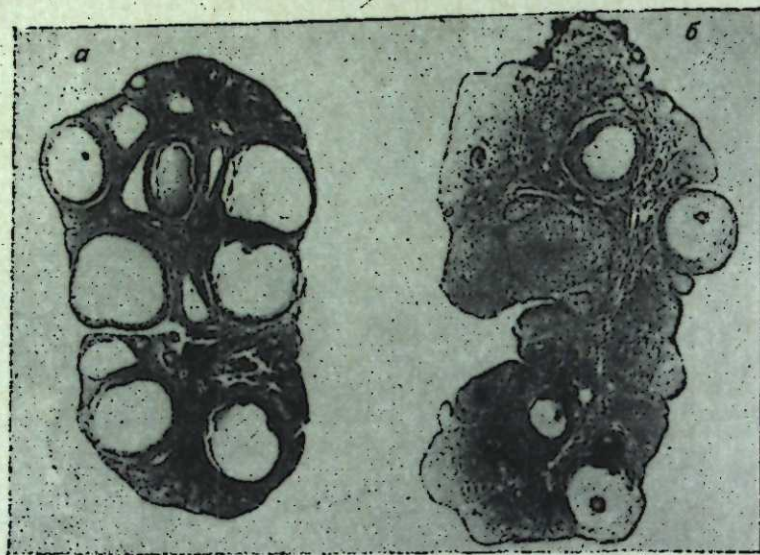


Рис. 2. Морфологическая картина поперечного среза яичника крыс при постоянном освещении (а) и в условиях естественного светового режима (б). $\times 20$.

концентрация гормонов утром у контрольных животных и среднесуточный уровень стероидов у опытных самок были приблизительно одинаковыми.

Рассматривая изменения функционального состояния надпочечников на протяжении всего эксперимента (см. рис. 4), можно отметить, что у самок из контрольной группы уровень кортикостероидов повышался с ноября по декабрь ($P_{IX-XII} < 0,01$) и январь ($P_{IX-I} < 0,5$), резко падал в феврале ($P_{I-II} < 0,01$), возрастал в марте ($P_{II-III} < 0,01$) и вновь снижался в апреле ($P_{III-IV} < 0,01$). У крыс из группы с постоянным освещением концентрация гормонов надпочечников в ноябре и декабре была одинаково высокой (см. рис. 3), затем резко уменьшалась в январе ($P_{XII-I} < 0,01$) и феврале ($P_{XII-II} < 0,01$), значительно поднималась в марте ($P_{II-III} < 0,01$) и резко снижалась в апреле ($P_{III-IV} < 0,01$). Таким образом, с января по апрель изменения содержания стероидов в плазме крови у подопытных и контрольных самок происходили параллельно. В качестве одной из причин таких зимне-весенних колебаний концентрации кортикостероидов у крыс из обеих групп может быть сезонная ритмика надпочечниковой активности. Такое предположение в определенной мере подтверждается данными Старыгина [28], который определял уровень кортикостероидов в кро-

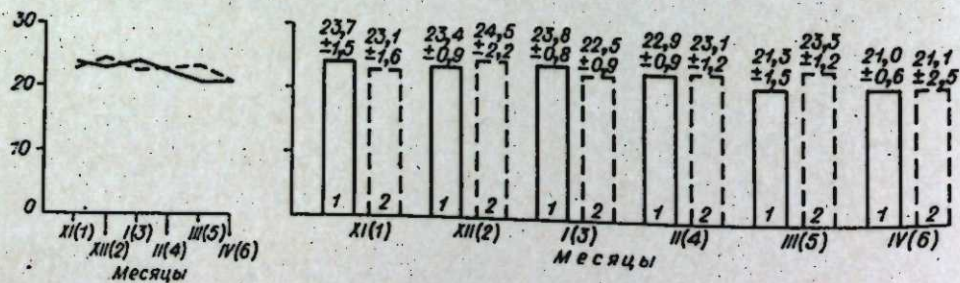


Рис. 3. Относительный вес надпочечников самок крыс Вистар, содержащихся при периодическом и постоянном освещении. $P < 0,5$.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

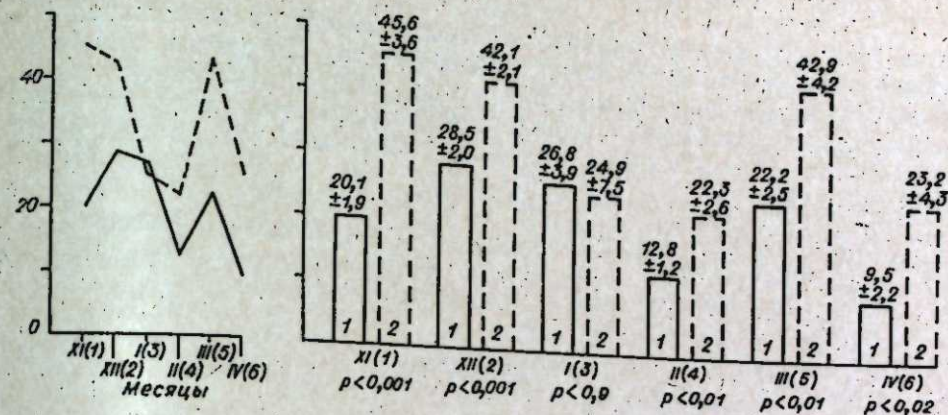


Рис. 4. Концентрация кортикостероидов в плазме крови самок крыс Вистар, содержащихся при периодическом и постоянном освещении.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

ви у самцов беспородных крыс, содержащихся при естественном освещении.

Под влиянием круглосуточного на протяжении 6 мес. освещения у подопытных самок были нарушены циклические изменения деятельности яичников и циркадная ритмика функциональной активности надпочечников. Если считать, что стрессором является всякое воздействие, выходящее за пределы физиологического стимула [19], то такое состояние гипоталамико-гипофизарно-адреналовой систем можно расценить как состояние напряжения, стресса, а 24-часовое освещение принять в качестве стрессора. Это предположение не согласуется, судя по нашим данным, с отсутствием повышения веса надпочечников у подопытных самок. Однако противоречие это в достаточной мере кажущееся.

Как известно, возрастание морфометрического индекса адреналовых желез при стрессе связывают прежде всего с увеличением веса их коры [9] под воздействием повышенного количества АКТГ. При круглосуточном же освещении, когда отсутствует циркадная динамика АКТГ [22], а уровень АКТГ в течение суток, возможно, не превышает общего суточного количества его при переменном освещении, когда гиперэстрогенизация, по всей видимости, ведет к гипотрофии сетчатой зоны коры [19], ожидать значительного увеличения веса надпочечников не приходится.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, под воздействием 6-месячного круглосуточного освещения у половозрелых самок крыс Вистар наряду с повышенной продукцией эстрогенов (о чем свидетельствует наличие у животных постоянного эструса, гипертрофии матки, персистирующих фолликулов, фолликулярных кист, инволюции желтых тел яичников) концентрация кортикостероидов в плазме крови в течение всего опыта была статистически достоверно выше, чем у контрольных крыс. Полученные данные свидетельствуют о довольно значительном воздействии круглосуточного освещения на функциональное состояние гонад и надпочечников — желез, имеющих определяющее влияние на продуктивность животных. С другой стороны, результаты исследования в той или иной степени дают возможность судить об активности надпочечников и их взаимосвязи с функциональным состоянием яичников в процессе адап-

тации крыс к круглосуточному воздействию одного из важнейших абиотических факторов внешней среды — света. Интересно отметить, что, несмотря на полугодовое пребывание экспериментальных самок при постоянном освещении, у них, как и у контрольных животных, имели место зимне-весенние колебания кортикостероидов в плазме крови.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/1 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Colombo J. A. Ovarian Activity in testosterone—sterilized female rats under continuous illumination.— *J. Endocrinology*, 1968, 42, 1—4.
2. Чазов Е. И., Исаченков В. А. Элифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции. М., «Наука», 1974, 3—238.
3. Fiske V. M. Effect of light on sexual maturation, estrous cycles and anterior pituitary of the rat.— *Endocrinol.*, 1941, 29, 187—196.
4. Jöhle W. Trends in Photophysiological concepts.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1964, 117, Article 1, 88—104.
5. Lambert H. H. Intensity of Continuous Light. Threshold Lower for Persistent Estrus than for Retinal Degeneration.— *Biology of Reproduction*, 1975, 13, 576—580.
6. Piacsek B. E., Meites J.—Reinitiation of Gonadotropin Release in Underfed Rats by Constant Light or Epinephrine.— *Endocrinol.*, 1967, 81, 3, 535—541.
7. Shimizu K., Takeo Y., Shimizu K., Mackawa K. Recurrence of Estrous Cycles in the Light—Induced Persistent Estrous Rats by Reserpine.— *Endocrinol. Japan.*, 1976, 23, 2, 165—171.
8. Singh R. B. Induction of Polycystic Ovarian Disease in Rats by continuous Light. The Reproductive Cycle organ weight and Histology of the Ovaries.— *Am. J. Obstetr. Gynecol.*, 1969, 103, 8, 1078—1083.
9. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., Медгиз, 1960, 3—254.
10. Шорин Ю. П. Флюориметрическое определение свободных 11-оксикортикостероидов в плазме крови. Кортикостероидная регуляция водно-солевого гомеостаза. Новосибирск, «Наука», 1967, с. 207—210.
11. Лазарев Н. И., Ирд Е. А., Смирнова И. О. Экспериментальные модели эндокринных гинекологических заболеваний. М., «Медицина», 1976.
12. Киршенблат Я. Д. Практикум по эндокринологии. М., «Высш. школа», 1969, 3—256.
13. Singh D. V., Turner C. W. Effect of Light and Darkness upon Thyroid Secretion Rats and on the Endocrine Glands of Female Rats.— *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1969, 131, 4, 1296—1299.
14. Murthy A. S. K., Russfield. Endocrine Changes in Two Strains of Mice Exposed to Constant Illumination.— *Endocrinol.*, 1970, 86, 914—917.
15. Науменко Е. В. Центральная регуляция гипофизарно-надпочечникового комплекса. Л., «Наука», 1971, 3—162.
16. Krieger D. T. Effect of ocular enucleation and altered lighting regimnes at various ages on the circadian periodicity of plasma corticosteroid levels in the rat.— *Endocrinol.*, 1973, 93, 5, 1077—1091.
17. Scheving L. E., Pauly J. E. Effect of light on corticosterone levels in plasma of Rats.— *Am. J. Physiol.*, 1961, 210, 5, 1112—1117.
18. Довгий В. П. Участие гипофиза в функциональных взаимоотношениях между корой надпочечников и яичниками.— *Пробл. эндокринолог.*, 1974, 20, 1, 100—103.
19. Эскин И. А. Основы физиологии эндокринных желез. М., «Высш. школа», 1975, 3—304.
20. Фаиченко Н. Д., Смирнова О. В. Изучение влияния эстрогенов на функциональную активность коры надпочечников морских свинок.— *Пробл. эндокринолог.*, 1971, 17, 4, 100—104.
21. Ледовская С. М. Свободные и связанные 11-оксикортикостероиды в эстральном цикле лабораторных грызунов.— *Пробл. эндокринолог.*, 1974, 20, 2, 74—78.
22. Ramaley J. A. Serum corticosterone in Rats with delayed anovulation.— *J. Endocrinol.*, 1976, 71, 31—36.
23. Эскин И. А., Видавская Г. М. Влияние света на эозинофилы периферической крови и функцию надпочечников.— *Пробл. эндокринолог. и гормонотерапии*, 1956, 2, 1, 82—87.
24. Эскин И. А., Михайлова Н. В. Фотопериодичность и функция гипофиза и коры надпочечников.— *Бюлл. эксперим. биол. и медицины*, 1958, 46, 8, 100—104.
25. Lungu A.I., Nicolau Graziella, Rabega C., Rabega M. La dynami-

- que circadienne de la concentration de l'acide ribonucleique (ARN) dans la surrenale du rat blanc dans des conditions de regime d'illimination continue.— *Rev. roum. endocrinol.*, 1974, 11, 221—225.
26. Rinne U. K., Soninen V. Diurnal changes in the hypothalamoneur hypophysial neurosecretion of the its relation to the release of corticotropin.— *Acta anat.*, 1964, 56, 1—2, 131—145.
27. Fucuda H., Greer M. A., Roberts Z., Greer S. E., Panton P. The Effect of Constant Illimination on the Circadian Phythms of Plasma Thyrothrin and Corticosterone and an the Estrous Cycle in the Rat.— *Endocrinol.*, 1977, 101, 1304—1309.
28. Старыгин А. Г. Гипофизарно-надпочечниковая система белых крыс, содержащихся группой и изолированно. Канд. дис. Новосибирск, 1971.

Yu. S. Benimetsky, D. V. Klochkov

INFLUENCE OF A LONG-TERM CONSTANT ILLIMINATION UPON THE FUNCTIONAL STATE OF ADRENAL AND SEXUAL APPARATUS OF WISTAR FEMALE RATS

Wistar female rats were kept under 24 hr light from 2 to 8 months of age. Besides alterations of sexual apparatus typical for this case, they had significantly higher plasma corticosterone level in the mornings throughout the experiment than in control females. In spite of the fact that these females were kept under constant illumination for half a year, while the controls were kept under standard light regime the rats showed monthly fluctuations of steroids level. A hypothesis is proposed that constant illumination for 24 hrs is a specific stressor, and that the winter-spring dynamics of corticosteroid levels may be considered as the seasonal rhythm of the activity of adrenals.

В. А. ДМИТРИЕВА, И. А. ТЕРСКОВ, Я. И. ПУХОВА,
Д. Ш. САМУИЛОВА

АУТОИММУННЫЙ КЛЕТОЧНЫЙ МЕХАНИЗМ В ГЕНЕЗЕ НАРУШЕНИЯ СТАЦИОНАРНОГО СОСТОЯНИЯ СИСТЕМЫ КРАСНОЙ КРОВИ ПРИ ОПЕРАЦИЯХ НА ОТКРЫТОМ СЕРДЦЕ

Прогрессивное разрушение эритроцитов после операций с искусственным кровообращением является причиной анемии, развивающейся в ранние сроки послеоперационного периода. Трансфузии донорской крови, совместимой с кровью реципиента по важным эритроцитарным антигенам системы АВО и резус, но несовместимой по антигенам системы HLA; способствует индукции иммунологических реакций и некоторым нарушениям в ряде органов и систем [1]. В связи с этим разрабатываются методы, позволяющие проводить операции на открытом сердце без использования донорской крови. Однако и в данном случае наблюдается аналогичная картина [2]. Важность исследования механизма деструкции эритроцитов не представляет сомнения в решении сложной проблемы ранних послеоперационных анемий.

Разрушение эритроцитов часто уже в первые часы послеоперационного периода ставит под сомнение значение роли гуморальных изоантител, тем более, что в равной степени в эти же сроки наблюдается разрушение и аутологических эритроцитов. Этот процесс также нельзя объяснить усилением эритрофагоцитоза в кроворазрушительных орга-

нах, поскольку данные световой и растровой электронной микроскопии свидетельствуют, что разрушение эритроцитов идет в циркуляторном русле. Не вызывается разрушение эритроцитов и механическим путем в результате их повреждения в аппарате искусственного кровообращения, так как повреждение эритроцитов, безусловно связанное с нарушением целостности их мембраны, в случае аутоэритроцитов сопровождается обнажением ранее скрытых антигенных детерминант, к которым система иммуногенеза не толерантна, а в случае аллоэритроцитов такие антигенные детерминанты находятся на поверхности. Следовательно, механически поврежденные эритроциты должны элиминироваться весьма конкретными механизмами, имеющими иммунную природу.

Вероятно, за усиленное разрушение эритроцитов после операций на открытом сердце ответствен клеточный механизм, представленный популяцией иммунокомпетентных клеток-киллеров костно-мозгового и тимусного происхождения и впервые описанный нами [3—3]. Данный механизм физиологического разрушения стареющей группы эритроцитов работает в норме и усиливает свою активность при стресс-воздействиях: при компенсаторно-регенераторном и компенсаторно-гипотрофированном эритропоэзе [5].

Исследование возможности участия популяции иммунокомпетентных аутобляшкообразующих клеток (АБОК) в элиминации эритроцитов после операций на открытом сердце с искусственным кровообращением и является задачей данной работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

АБОК выявляли в периферической крови больных по методу Н. Н. Клемпарской [6]. Показано, что этим методом выявляются клетки, образующие бляшки и с ксеногенными эритроцитами [5]. Причем процесс взаимодействия АБОК с ауто- и ксеногенными эритроцитами специфичен [3, 5]. Исследование динамики АБОК в периферической крови проводили непосредственно перед операцией, затем в 1, 2, 3, 5, 6, 7, 14-е сут после операции, а у некоторых больных — и в более отдаленные сроки. Одновременно исследовали стойкость эритроцитов по И. А. Терскову и И. И. Гительзону [7], определяли количество лейкоцитов и ставили прямую реакцию Кумбса.

Экспериментальные данные обрабатывали статистически с использованием критерия достоверности Стьюдента. В тех случаях, где количество обследуемых больных составляло менее 5 человек, в таблицах приводится среднее арифметическое число (М).

Обследованы 22 больных, у которых диагностированы пороки сердца различной этиологии: порок митрального и аортального клапанов, комбинированный аортальный порок, митральный трикуспидальный порок, артерио-венозные свищи и др. Больных оперировали на открытом сердце с искусственным кровообращением впервые. Деление на группы проводили по принципу применения искусственного кровообращения: с донорской кровью, т. е. с аллогенной перфузией (I группа) и с аутологичной перфузией (II группа). I группу делили дополнительно на 3 подгруппы согласно особенности развития феномена аутобляшкообразования, обусловленной тяжестью послеоперационного периода и характером трансфузионной терапии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ia подгруппу составляли больные (15 чел.), у которых после операции на открытом сердце с перфузией донорской крови отмечалась активная клеточная аутоиммунная реакция. В данной подгруппе количество АБОК увеличивалось в течение первых 3 сут и достигало максимума на 7-е сут ($P < 0,02$) при значительном их снижении на 5-е сут (когда было обследовано трое больных). К 14 сут численность

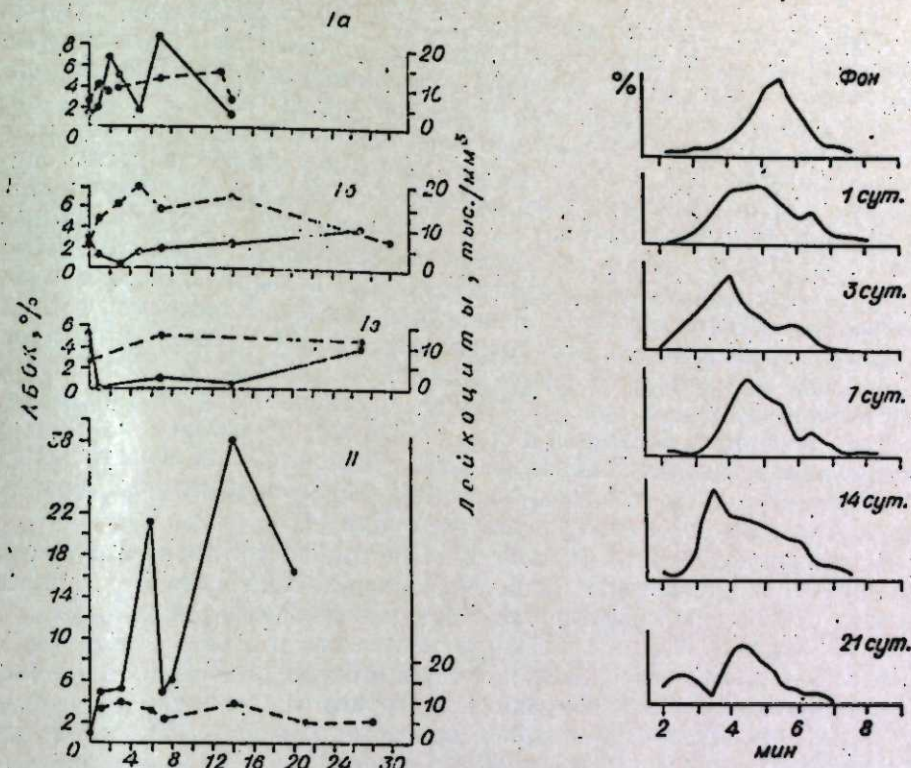


Рис. 1. Динамика численности АБОК и лейкоцитов у больных при операциях на открытом сердце с искусственным кровообращением (Iа, б, в — с перфузией донорской крови, II — с перфузией аутологичной крови).

Рис. 2. Динамика стойкости эритроцитов в циркуляторном русле у больного А. в послеоперационный период.

АБОК резко уменьшилась и приблизилась к исходным величинам. У двух больных (Т. и П.) максимум АБОК наблюдался на 12 и 21-е сут. Поскольку количество АБОК в крови подсчитывали относительно всех кардиоцитов периферической крови, а величину гемолиза, реализованную популяцией АБОК, определяли не относительно, а абсолютным их содержанием, одновременно определяли и абсолютное количество лейкоцитов в крови. Согласно полученным данным, абсолютное количество лейкоцитов резко увеличивается в течение первых суток, и в течение исследуемого периода остается на высоком уровне, приближаясь к исходным величинам на 14-е сут. Динамика абсолютного количества АБОК в основном повторяет таковую их относительного содержания (рис. 1, а).

Iб подгруппу составляли больные (3 человека), у которых в послеоперационный период не наблюдалось увеличения относительной численности АБОК в крови. Больные характеризовались тяжелым течением послеоперационного периода с присоединением инфекционного процесса, свидетельствующего о снижении иммунобиологической реактивности организма. Наблюдаемый в этой подгруппе в послеоперационный период гемолиз мог реализоваться только за счет увеличения абсолютного количества АБОК, обусловленного притоком в кровь лейкоцитов, о чем свидетельствует увеличение их абсолютного содержания (см. рис. 1, б). Снижение иммунологической реактивности, обусловленной и снижением относительной численности АБОК в крови, возможно, явилось одной из определяющих причин летального исхода этих больных.

Своеобразное течение динамики аутоиммунной клеточной реакции в послеоперационный период наблюдалось у больного Г. (подгруппа IV), которому сразу после операции и на протяжении 5 сут проводили дробные массивные трансфузии донорской крови. В течение 5 сут больному перелито 3 л 750 мл донорской крови, совместимой по антигенам системы ABO и Rh. У больного уже в первые сутки после операции содержание АБОК в крови снизилось до 0% (от 5%, определяемых до операции). Незначительные количества АБОК обнаруживались на 7-е и 13-е сут и только на 27-е сут наблюдений содержание АБОК несколько увеличилось, не достигнув исходных величин (см. рис. 1, в). Ингибирование феномена аутобляшкообразования массивными дозами специфического антигена (весьма близких по антигенной структуре эритроцитов) подтверждает ранее полученные данные о подавлении аутобляшкообразования при трансфузии массивных доз эритроцитарной массы в сингенной системе и свидетельствует об иммунной природе этого феномена и перекрывающейся специфичности механизмов действия АБОК, а также о возможности подобным способом усиливать естественную иммунологическую толерантность [4].

Индивидуальный анализ исследования стойкости циркулирующих эритроцитов свидетельствует о снижении их резистентности у I группы больных. В качестве примера приводим эритрограммы больного А., снятые в динамике. Уже в первые сутки отмечается левый сдвиг относительно исходного распределения эритроцитов по стойкости, а на 3-и и 7-е сут практически вся популяция эритроцитов расположена по левую сторону от максимума исходной эритрограммы (рис. 2). Исследования подтверждают ранее полученные данные [1] о наличии гемолиза и снижении стойкости эритроцитов в русле реципиентов после операций с искусственным кровообращением. Сопоставление динамики изменения стойкости циркулирующих эритроцитов и кинетики численности АБОК показывает, что максимальное увеличение численности АБОК в крови в большинстве случаев соответствует снижению стойкости циркулирующих эритроцитов.

Вторую группу составляли больные (3 чел.), которым перед операцией на открытом сердце делали эксфузию крови в количестве 400—800 мл и в дальнейшем проводили операцию с использованием аутологичной крови в аппарате искусственного кровообращения. Исследования показали, что предварительная кровопотеря приводит к более интенсивному развитию феномена, о чем свидетельствует высота амплитуды на максимальных точках численности АБОК (рис. 1, II). В данном случае (больной В.) имело место двухфазное развитие феномена аутобляшкообразования с максимумами на 2-е и 21-е сут послеоперационного периода. На фоне увеличивающейся численности АБОК отмечается повышенное разрушение эритроцитов, регистрируемое по наличию анизо-, пойкилоцитоза, снижению уровня гемоглобина, количества эритроцитов левого сдвига эритрограмм, несмотря на то, что искусственное кровообращение проводилось на аутологичной крови. Состояние нарастающей анемии у больных являлось показанием к трансфузии донорской крови. Таким образом, и в данной группе больных развивается клеточная аутоиммунная реакция, а предоперационная эксфузия крови способствует усилению ее активности. Это подтверждает данные о развитии клеточной аутоиммунной реакции, индуцированной кровопотерей [8].

Исследования доказали, что при операциях на сердце с искусственным кровообращением при использовании как донорской, так и аутологичной крови у больных развивается активная гемолитическая реакция, реализуемая популяцией иммунокомпетентных клеток-киллеров (АБОК). Ответственность за послеоперационный гемолиз этой популяции клеток подтверждается и методами радиоактивных индикато-

ров и растровой электронной микроскопией [9, 2]. Так, с помощью метки эритроцитов Cr^{51} показано, что максимальное снижение радиоактивности обнаруживается на 3—5-е сут послеоперационного периода, а, согласно данным растровой электронной микроскопии, максимальное количество деформированных эритроцитов обнаруживается двухфазно: на 3—5-е и 7—10-е сут. Результаты, полученные у оперированных больных при искусственном кровообращении с аллогенной кровью, были аналогичны результатам, полученным у больных с использованием при искусственном кровообращении аутологичной крови [2]. Эти данные совпадают с временными характеристиками максимальной численности АБОК в крови у больных I и II групп. Поскольку действие АБОК направлено в равной степени на алло- и аутологичные эритроциты, мы полагаем, что индукция клеточной гемолитической реакции обусловлена не антигенами системы HLA или несовместимостью по антигенам других систем, а поверхностными метаболит-зависимыми антигенами, изменяющими свою структуру при стресс-воздействиях. В качестве такого стресс-фактора выступает само хирургическое вмешательство на организм в целом, и на систему красной крови в частности, а также и механическое повреждение алло- и аутоэритроцитов в аппарате искусственного кровообращения и изменение их метаболизма в последующем. Возможность изменения антигенной структуры поверхностных метаболит-зависимых антигенов различных клеточных популяций экспериментально доказана [10, 11]. При этом доказана и индукция клеточной аутоиммунной реакции [5]. Возможно, что формирование распознающих иммуноглобулиновых структур на поверхности мембраны АБОК аналогично формированию антиген-распознающих рецепторов (природа их не исследована) клеток-киллеров ксеногенных клеток-мишеней, рецепторы которых имеют комплексную структуру, зеркально отражающую весь набор антигенных детерминант поверхности клеток-мишеней [12]. Морфологический анализ препаратов перфузируемой крови с алло- и аутоэритроцитами показал наличие бляшек, имеющих как чистую зону локального гемолиза, так и зону, содержащую недолизированные и целые эритроциты. Наличие бляшек с чистой зоной может свидетельствовать о том, что некоторые АБОК имеют рецепторы, распознающие одновременно генетически неоднородные эритроциты.

В ранее выполненных исследованиях было показано, что АБОК морфологически представлены лимфоцитами [5]. Однако учитывая длительность персистенции в крови значительного количества АБОК и одновременного наличия у ряда больных положительной прямой реакции Кумбса, не исключается возможность вовлечения в процесс аутобляшкообразования и других морфологических форм кардиоцитов, имеющих на поверхности рецепторы для Fc фрагмента иммуноглобулина и рецептор для C'3.

Биологическая роль описанного феномена усиления аутоиммунной клеточной реакции у больных после операции на открытом сердце с использованием при искусственном кровообращении алло- и аутоэритроцитов рассматривается нами как регуляторный механизм, как проявление физиологически защитной функции системы аутоиммунитета, направленной на элиминацию функционально неполноценных, с измененной антигенной структурой эритроцитов. Тем не менее этот феномен, как и другие физиологические реакции, имеет свои оптимальные границы активности, превышение или снижение которых является причиной нарушения нормального гомеостаза популяции клеток красного ряда.

1. Дмитриева В. А. Иммуногематологические аспекты искусственного кровообращения. Докт. дис. Новосибирск — Пушкино, 1969.
2. Крымский Л. Д., Нестайко Г. В., Рыбалов А. Г. Растровая электронная микроскопия. М., «Медицина», 1976.
3. Пухова Я. И. О клеточных факторах аутоиммунитета в механизме регуляции эритропоэза. — В кн.: Радиационная микробиология и иммунология. Сб. науч. тр. ИЭМ им. Н. Ф. Гамалея. М., 1977, с' 57.
4. Пухова Я. И., Аникина А. Я., Шашкин А. В. О природе и биологической роли феномена образования бляшек с аутологичными эритроцитами. — ЖМЭИ, 1977, № 10, с. 137—138.
5. Пухова Я. И. Механизм и природа гемолиза в норме и при экстремальных воздействиях. Препринт. Красноярск, 1977.
6. Клемпарская Н. Н. Исследование динамики аутоиммунных процессов путем выявления бляшкообразующих клеток. — ЖМЭИ, 1969, № 8, с. 18—21.
7. Терсков И. А., Гительзон И. И. Метод кислотных эритрограмм. — Биофизика, 1957, 2, вып. 2, с. 259—266.
8. Пухова Я. И., Гительзон И. И., Терсков И. А. Аутоиммунный гемолиз при регенераторном эритропоэзе. — ДАН СССР, 1974, 214, № 4, с. 946—948.
9. Молов Г. А., Рюнина Е. Н. Определение объема циркулирующей крови и продолжительности жизни эритроцитов у больных в условиях искусственного кровообращения методом радиоактивности. — В кн.: Современные вопросы искусственного кровообращения в эксперименте и клинике. М., «Медицина», 1966, с. 281—288.
10. Whitheside I. L., Mansky W. J. Studies on the cytotoxic immune reaction. Localisation on metabolically dependent cell surface antigens. — Int. Arch. Aller. a appl. Immun., 1974, 47, № 6, 909—918.
11. Whitheside I. L., Mansky W. J. Occurrence and specificity of metabolic-dependent cell surface antigens in various mammalian cells. — Int. Arch. Aller. a Appl. Immun., 1974, 47, N 6, 919—932.
12. Брондз Б. Д. Иммунологическое распознавание и реакции клеточного иммунитета *in vitro*. — Усп. совр. биологии, 1972, 73, вып. 4, 42—58.

УДК 616.006+615.7+577.155.2 : 615.7

Г. М. РОНИЧЕВСКАЯ, В. И. РЫКОВА, Л. Н. ЗВЕРЕВА

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОТИВООПУХОЛЕВОЙ АКТИВНОСТИ КОМПЛЕКСА ГЛИНОПЕПТИДА С ОЛИГОРИБОНУКЛЕОТИДАМИ

В предыдущих работах [1, 2] нами было показано, что в препаратах печеночной РНК, противоопухолевым действием кроме РНК обладает еще и другое вещество гликопептидной природы. Это вещество было выделено нами и идентифицировано как гликопептид (ГП), углеводная часть которого на 85—87% состоит из гексуроновых кислот и аминокислот, а белковая (7,9—9,2%) представлена пептидом, состоящим из небольшого набора аминокислот. Было показано, что ГП обладает значительным противоопухолевым действием, оказывая на опухолевые клетки прямое цитостатическое воздействие. Выход ГП из различных препаратов РНК хорошо коррелировал с процентным содержанием самой РНК: чем больше содержалось в препаратах РНК, тем большее количество ГП из него получалось. При изучении химических свойств ГП обнаружено, что последний может соединяться с олигорибонуклеотидами, образуя прочный комплекс.

Настоящая работа посвящена изучению химических, биологических и противоопухолевых свойств комплекса ГП с олигорибонуклеотидами.

Для выделения комплекса гликопептида с олигорибонуклеотидами использовали неочищенные препараты РНК печени крупного рогатого скота, полученные методом фенольной депротенизации по Кирби [3]. Эти препараты содержали 52—72% РНК, роллизовали панкреатической рибонуклеазой в 0,01 трис-НСI буфере при pH 7 в течение 24 ч при температуре 37°C: К полученному гидролизату, охлажденному в ледяной бане, при постоянном перемешивании добавляли по каплям концентрированную хлоридную кислоту до 0,5 н. конечной концентрации. Образовавшийся осадок отделяли центрифугированием. Кислый супернатант диализовали против дистиллированной воды до полного удаления кислоты. В конце диализа на внутренних стенках целлофанового мешка формировался осадок, который отделяли центрифугированием при 5000 г, промывали холодной дистиллированной водой до полного отсутствия нуклеотидов в промывных водах и высушивали в вакуум-эксикаторе. Анализы показали, что осадок состоит из нуклеотидов (70—75%) и гликопептида (20—25%) и представляет собой довольно прочное соединение — комплекс.

Следует отметить, что количество комплекса, выделяемого из препаратов печеночной РНК, находилось в прямой зависимости от процентного содержания РНК в этих препаратах (см. табл. 2). Аналогичная зависимость была отмечена нами ранее при выделении ГП из препаратов РНК печени [4]. Содержится ли комплекс в препаратах РНК или же он образуется в процессе его выделения из ферментативного гидролизата в настоящее время нельзя считать решенным. Однако постоянный химический состав комплексов, выделенных из разных препаратов РНК, наличие положительной корреляции между количественным выходом комплекса и содержанием РНК в препаратах, а следовательно, и ГП свидетельствуют в пользу его образования в процессе выделения. По предварительным данным, длина нуклеотидов в комплексе, определяемая методом хроматографии по Тенеру [5], составляет в среднем 5—6. Гликопептидная часть комплекса содержит 80—85% кислых мукополисахаридов: гексуроновые кислоты, определяемые по методу Дитше [6], и аминокислоты — по методу Рейсинга [7]. ГП содержит 2—3% нейтральных сахаров, определяемых с антроновым реактивом [8], и около 9% белка — по Лоурри [9].

Специальными опытами мы подтвердили способность гликопептида образовывать комплекс с олигорибонуклеотидами. Гликопептид и ферментативный гидролизат, очищенной РНК, в соотношении 1:3 смешивали и инкубировали в 0,01 М трис-НСI в буфере, pH 7,5 в течение 20—24 ч при температуре 37°C. Образовавшийся в этом случае комплекс по своему химическому составу и свойствам был близок к комплексу, выделенному из ферментативного гидролизата неочищенной РНК печени животных.

Полученный комплекс ГП с олигорибонуклеотидами нерастворим в холодной воде и органических растворителях, таких как этиловый, метиловый, бутиловый спирты, эфир, хлороформ и др. Однако он хорошо растворим в горячей воде, в водных растворах щелочей, кислот а также в 10—15%-ных растворах NaCl. Способность комплекса растворяться в 10—15%-ных растворах NaCl использована нами для получения этого соединения в виде натриевой соли. С этой целью комплекс растворяли в 10—15%-ном растворе NaCl, избыток соли удаляли диализом против дистиллированной воды и водный раствор натриевой соли комплекса лиофильно высушивали. Полученная таким образом натриевая соль комплекса хорошо растворима в слабых солевых растворах. Препарат довольно устойчив при комнатной температуре, водные его растворы не изменяли своей активности после 30-минутного кипячения и после автоклавирования при температуре 120°C. Щелочной гидролиз комплекса в 0,1 н. водных растворах в течение 18—20 ч приводил почти к полной потере его биологической активности. Противоопухолевое действие комплекса изучалось на таких перевивных опухолевых штаммах, как асцитная карцинома Эрлиха, аденокарциномы МАП и 755, гепатома 22, саркома 180, спонтанная аденокарцинома молочной железы мышей линии СЗН в первой перевивке, а также ее первичная опухолевая культура.

Комплекс вводили внутривенно или подкожно в физиологическом растворе ежедневно по 0,2 мл в течение 10—14 дней. Введение препарата начинали либо на следующий день после перевивки мышам опухолей (по системе НОЦ), либо когда опухоли достигали размера зерна или горошины (по системе 2 КС). В опыте использовали следующие линии мышей: СС57Вг, С57В1, А, СЗН, а также беспородных мышей. Контрольным мышам вводили соответствующее количество растворителя. Ингибирующее влияние препарата на рост опухолей оценивали по проценту торможения, который определяли по формуле $\frac{X_k - X_0}{X_k} \cdot 100$, где X_k и X_0 — средний вес опухолей в контрольной

(X_k) и опытной (X_0) группах мышей. В опухолевую культуру комплекс вводился на 3-й день после посадки, когда клетки образовывали достаточно плотный монослой, причем, как правило, за сутки до введения препарата происходила смена культуральной среды. Комплекс растворяли в среде и вводили в культуру на 24 ч в концентрациях 0,024—3 мг/мл (по 0,4 мл на каждый флакон). Через 24 ч стекла с однослойной культурой фиксировали жидкостью Карнуа и после окраски гематоксилином заключали в канадский бальзам. Критерием активности препарата *in vitro* служили цитопатогенный эффект и интенсивность клеточного деления.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из табл. 1 видно, что наибольшей противоопухолевой активностью обладает комплекс, который (при суммарной дозе 25 мг/мышь) тормозит рост карциномы Эрлиха на 61,9%. В то же время сам препарат печеночной РНК, из которого этот комплекс был получен, при суммарной дозе 50 мг/мышь (т. е. дозе вдвое большей) подавляет рост опухоли лишь на 34%. Гликопептид, выделенный из этого же препарата, при дозе 5 мг тормозил рост опухоли на 45,8%; при дальнейшем повышении суммарной дозы ГП оказывал на организм общее токсическое воздействие, приводя к гибели части экспериментальных животных.

В то же время комплекс ГП с олигорибонуклеотидами был менее токсичен, чем ГП, и обладал достаточно высокой противоопухолевой активностью. С этой точки зрения интересно изучить и сравнить химический состав и противоопухолевую активность ряда комплексов, полученных из различных препаратов печеночной РНК. В табл. 2 представлены 9 комплексов, выделенных из различных препаратов печеночной РНК. Все девять комплексов имели примерно одинаковый химический состав: 70—75% пентагексаолигорибонуклеотидов и 20—23% гликопептида. При изучении действия различных комплексов на клетки первичной культуры спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей линии СЗН было обнаружено, что все девять комплексов в зависимости от концентрации вызывали *in vitro* цитопатогенный или цитостатический эффект. Как видно из табл. 2, минимальная цитопатогенная концентрация для этих комплексов была примерно одинаковой и колебалась от 0,047 до 0,095 мг/мл. *In vivo* комплексы, выделенные из различных партий РНК, при суммарной дозе 25 мг/мышь обладали сравнительно одинаковой противоопухолевой активностью, тормозя рост асцитной опухоли Эрлиха от 46 до 56% при внутрибрюшинном и от 66,5 до 81% при подкожном введении.

Одинаковый химический состав комплексов, выделенных из различных партий РНК, их сравнительно одинаковый биологический эффект, вызываемый в условиях *in vivo* и *in vitro*, свидетельствует о том, что мы, по-видимому, имеем дело с одним и тем же препаратом. Для того чтобы изучить более детально противоопухолевую активность комплекса как препарата, возможно, представляющего интерес для химиотерапии опухолей, нами проведена серия опытов по определению токсической дозы этого препарата, по сравнительному изучению противоопухолевой активности комплекса при различных способах его введения, а также по исследованию чувствительности к этому препарату ряда перевивных солидных и асцитных опухолевых штаммов.

Было показано, что летальной дозой, которая при однократном введении подкожно вызывала 100%-ную гибель животных в течение суток, оказалась доза 30 мг. При однократной дозе комплекса 25 мг

Таблица 1

Влияние неочищенной РНК и выделенных из него препаратов на развитие асцитной опухоли Эрлиха

Серия опыта	Колич. животных	Суммарная доза, мг	Торможение роста опухоли, %
РНК неочищенная	40	50	31,0*
РНК очищенная	45	25	15,9*
Гликопептид	35	5	45,8*
Комплекс гликопептида с олигорибонуклеотидами	35	25	61,9*

Примечание. Звездочкой отмечены статистически достоверные данные.

Таблица 2

Химический состав комплекса с олигорибонуклеотидами, выделенного из 9 различных препаратов печеночной РНК и его противоопухолевая активность в условиях *in vivo* и *in vitro*

Номер партии препарата РНК	Содержание РНК в препаратах, %	Выход комплекса, %	Содержание в комплексе, %		Минимальная цитопатогенная концентрация, мг/мл	Торможение роста асцитной опухоли Эрлиха, %
			олигорибонуклеотиды	гликопептид		
1	55,0	2,9	75	20	0,095	51,4
2	69,5	5,2	72	22	0,095	56,0
3	57,0	2,6	73	21	0,095	46,8
4	64,0	4,1	72	22	0,095	54,0
5	72,0	8,0	70	23	0,047	78,8*
6	46,5	2,5	74	20	0,095	68,9*
7	66,0	4,1	73	21	0,047	75,8*
8	56,3	3,8	73	21	0,047	81,6*
9	52,7	2,5	74	20	0,095	66,5*

* Противоопухолевый эффект получен при подкожном введении комплекса, все предыдущие серии опытов проведены при внутрибрюшинном введении комплекса

выживало 15% мышей, при дозе 20 мг—25, при дозе 15 мг—50, при дозе 10 мг—100%. Комплекс ГП с олигорибонуклеотидами, по-видимому, может либо частично выводиться из организма, либо инактивироваться, так как при повторном введении мыши переносят значительно большие (в 3—4 раза) суммарные дозы комплекса, чем при однократном введении. Учитывая цитостатическое действие *in vitro* комплекса на опухолевые клетки, мы предполагали, что этот препарат в опыте с асцитной карциномой Эрлиха должен быть более эффективен при внутрибрюшинном введении. Однако подкожное введение комплекса оказалось не менее эффективным. Если при внутрибрюшинном введении комплекса в дозах 35 и 25 мг отмечается торможение роста асцитной карциномы Эрлиха на 52,4 и 49% соответственно, то при подкожном введении аналогичных доз комплекса рост опухоли тормозился на 74,3 и 60,5%. Противоопухолевый эффект, вызываемый комплексом, уменьшался в соответствии с уменьшением вводимой дозы комплекса (табл. 3).

Существенный противоопухолевый эффект при подкожном введении комплекса (при суммарной дозе 20 мг) обнаружен и на ряде других

Таблица 3

Влияние различных доз комплекса при подкожном введении на развитие асцитной карциномы Эрлиха

Суммарная доза комплекса, мг	Серия опыта	Число мышей	Вес асцитной жидкости, г	Коэффициент торможения, %
—	Контроль	35	3,9±0,5	
35	Опыт	10	0,6±0,3	74,7
17,5	»	10	2,1±0,4	45,0
8,7	»	10	2,4±0,4	38,4
4,3	»	10	3,4±0,7	13,0

Таблица 4

Влияние гликопептида и его комплекса с РНК на развитие перевивных штаммов опухолей у мышей

Штаммы опухолей	Серия опыта	Линия мышей	Комплекс ГП и РНК			Гликопептид (ГП)		
			суммарная доза, мг	вес опухоли, г	тормозные рост опухоли, %	суммарная доза, мг	вес опухоли, г	тормозные рост опухоли, %
Саркома 180	Контроль Опыт	Беспородные	30	2,0±0,3 1,5±0,1	25,6	10	2,3±0,4 1,7±0,2	26,0
Аденокарцинома 755	Контроль Опыт	C57B1	30	1,1±0,2 0,5±0,1	52,0	10	3,1±0,6 1,0±0,4	67,4
Гепатома 22	Контроль Опыт	C3H	30	1,4±0,4 0,9±0,1	37,6	10	1,41±0,4 0,46±0,1	67,3
Спонтанная карцинома молочной железы мышей C3H (перевивка)	Контроль Опыт	C3H	30	0,9±0,2 0,6±0,04	36,2	10	0,9±0,2 0,6±0,08	30,7
Асцитная карцинома Эрлиха	Контроль Опыт	CC57B1	30	4,8±0,4 2,0±0,2	58,3	10	5,6±0,4 2,4±0,8	55,9
Аденокарцинома МАП	Контроль Опыт	A	30	1,2±0,2 0,4±0,1	69,9	10	1,3±0,1 0,5±0,05	60,6

перевивных опухолевых штаммах (табл. 4), причем введение препарата в этом случае начиналось уже после того, как опухоль достигала размера зерна или горошины (т. е. по системе 2КС). Наиболее существенный противоопухолевый эффект комплекс оказывает на аденокарциному 755; аденокарциному МАП; менее эффективно комплекс тормозил рост гепатомы 22, саркомы 180 и спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей линии C3H в первой перевивке. Следует отметить, что противоопухолевый эффект, вызываемый комплексом, был сильнее, если препарат вводился на следующий день после перевивки опухоли (по системе НОЦ). В отличие от других цитостатиков комплекс в наших опытах, повреждая опухолевые клетки, не оказывал цитостатического действия на клетки костного мозга и не уменьшал числа лейкоцитов в периферической крови мышей даже при суммарных дозах 45 мг/мышь [4]. На основании полученных данных можно полагать, что комплекс ГП с олигорибонуклеотидами может представлять интерес для химиотерапии опухолей как противоопухолевое вещество организменного происхождения.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛА

Наши исследования противоопухолевого действия комплекса ГП с олигорибонуклеотидами свидетельствуют о том, что этот препарат эффективнее, чем источник его получения — препарат печеночной РНК. Что касается ГП, то комплекс (в составе которого ГП составляет 20—23%) оказывает на рост опухолей либо такой же эффект (в пересчете на количество ГП), как и ГП, либо несколько выше. Действие на опухоль олигорибонуклеотидов, входящих в состав комплекса, нами не изучалось. Но, согласно данным Томсонс, пентагексарибонуклеотиды среди других фракций олигорибонуклеотидов обладали наибольшей противоопухолевой активностью [10]. Интересно, что рибонуклеотиды такой же длины входят в состав изучаемого нами комплекса. Однако механизм действия ГП и олигорибонуклеотидов различен. Нами было показано, что *in vitro* ГП (при концентрации 0,047 мг/мл) действует

непосредственно на опухолевые клетки, как цитостатик, значительно уменьшая темп клеточного деления [1, 2]. Аналогичное действие на клетки оказывает и ГП, входящий в состав комплекса. Очищенная же РНК даже при концентрациях 6—24 мг/мл (как и полученные в результате ферментативного гидролиза олигорибонуклеотиды) в условиях *in vitro* была не эффективной [2], но при длительном подкожном введении [2] тормозила развитие спонтанных аденокарцином молочных желез мышей C3H. Аналогичные данные с ферментативным гидролизатом получены и другими авторами [11]. Можно полагать, что РНК и ее олигорибонуклеотиды действуют либо как интерферогены, активируя выработку интерферона и посредством последнего воздействуют на опухолевый процесс [12—15], либо выполняют роль адьюванта, активируя пролиферацию иммунокомпетентных клеток и усиливая неспецифический иммунный ответ у животных [16]. Дальнейшие опыты по отделению ГП от олигорибонуклеотидов, входящих в состав комплекса, позволяют более точно ответить на этот вопрос.

ВЫВОДЫ

1. Из различных препаратов печеночной РНК выделен комплекс ГП с РНК, состоящий из 70—75% олигорибонуклеотидов и на 20—23% из ГП.
2. Комплекс ГП с РНК обладает выраженной противоопухолевой активностью, тормозя рост ряда перевивных асцитных и солидных опухолевых штаммов.
3. В отличие от других противоопухолевых цитостатиков комплекс, повреждая опухолевые клетки, не влияет на клетки костного мозга и не вызывает уменьшения числа лейкоцитов в периферической крови.
4. Как вещество организменного происхождения, обладающее противоопухолевой активностью, комплекс, по-видимому, может представлять интерес для химиотерапии опухолей.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
5/VII 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Рыкова В. И., Роничевская Г. М., Никифоровская Л. Н., Черниченко Л. Н. Канцеростатический фактор гликопептидной природы, выделенный из препаратов печеночной РНК.— ДАН СССР, 1973, 209, 2, 496—498.
2. Роничевская Г. М., Черниченко Л. Н., Рыкова В. И., Мартынова Р. П. Влияние препаратов РНК разной степени очистки и выделенной из них примеси на спонтанную аденокарциному молочной железы мышей линии C3H.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1973, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 138—142.
3. Kirby R. S. A new method for isolation ribonucleic acid from mammalian tissues.— Biochem. J., 1956, 64, 3, 405—408.
4. Рыкова В. И. Исследование природы канцеростатического фактора, выделенного из препаратов РНК печени животных. Канд. дис. Новосибирск, 1975.
5. Тенер Г. Ионнообменная хроматография в присутствии мочевины.— В кн.: Методы исследования нуклеиновых кислот. М., «Мир», 1970, с. 85—90.
6. Dische L. Specific color reaction of hexuronic acid.— J. Biol. Chem., 1947, 167, 189—198.
7. Reising I. L., Strominger J. L., Leboir L. F. A modified colorimetric method for the estimation of N-acetylamine sugars.— J. Biol. Chem., 1959, 217, 959—961.
8. Roe J. H., Dailey R. E. Determination of glycogen with the anthrone reagent.— Anal. Biochem., 1966, 15, 245—250.
9. Lowry O. H., Rosenbrough N. I., Farr A. L., Randall R. L. Protein measurement with the folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 1951, 193, 265.

10. Томсон В. П., Веревкина К. Н., Закабунин А. И., Томилова В. М. Противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК и отдельных фракций олигорибонуклеотидов.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1975, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 139—143.
11. Веревкина К. Н., Салганик Р. И., Томсон В. П. Влияние препаратов РНК и их гидролизатов на рост асцитной карциномы Эрлиха.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1973, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, с. 97—100.
12. Муденiece А. Я. Проблемы, связанные с отбором вирусов онколитических для опухолей человека.— В кн.: Онкотропизм вирусов. Рига, 1962.
13. Lovi N. B., Low Z. W., Palson A. S. Inhibition of tumor growth by polyinosinic—polycitidylic acid.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1969, 62, 2, 357—361.
14. Introzzi P., Esposito S., Fornanelli P. Azione di acidi nucleici esogeni sue culture neoplastisine. Atti acad. Lombardo, 1964, 21, Suppl., 2348—2399.
15. Zeleznick L. D., Bhuvan B. K. Treatment of leukemic (L-1210) mice with double stranded polyribonucleotides.— Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 1969, 130, 1, 126—131.
16. Земсков В. И. Адьювантное действие нуклеиновых кислот и бактериальных эндотоксинов.— Ж. микробиол. эпидемиол. и иммунобиол., 1972, 3, 16—23.

G. M. Ronichevskaya, V. I. Rykova, L. N. Zvereva

A STUDY OF THE ANTITUMORAL ACTIVITY OF GLYCOPOLYMER WITH OLIGORIBONUCLEOTIDES

A complex comprising 70—75% of pentahexaribonucleotides and 20—23% of glycopeptide (consisting of 85—87% of hexuronic acids and galactosamine, and of 7,9—9,2% of protein) was separated from liver RNA preparation. This complex exhibits a pronounced antitumoral activity, inhibiting the growth of several transplanted ascite and solid tumor strains. In a primary tumor culture the complex of the glycopeptide with oligoribonucleotides produces either cytopathogenic effect (in case the concentration is $>0,095$ mg/ml) or cytostatic one (in case the concentration is $<0,095$ mg/ml). This is probably due to the effect of the glycopeptide on tumor cells. The mode of action of oligoribonucleotides on tumors seems to be performed through the immunologic system of the organism. In contrast to other antitumoral cytostatics this complex does not affect the bone marrow cells and does not produce a decrease of the leucocyte quantity in peripheral blood. From this point of view the glycopeptide complex with oligoribonucleotides may be useful for tumor chemotherapy as a substance of organismal origin.

УДК 576.853.77 : 543.865

П. Л. ТАЛПАЛАЦКИЙ, Е. В. КОЛТУНОВ

СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКА В ТКАНЯХ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ, ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ЗАРАЖЕННЫХ ВИРУСОМ ПАРАЛИЧА

Несмотря на значительное количество публикаций, посвященных изучению патогенеза болезни, вызванной вирусом паралича медоносных пчел (*Apis mellifera* L.), до настоящего времени не проведено систематических исследований обменных процессов в тканях и органах под действием этого вируса. Изучение биохимических аспектов взаимодействия вируса и организма хозяина может способствовать решению проблемы борьбы с вирусным параличом пчел.

В статье анализируются результаты качественного и количественного изучения белкового обмена в мозге и кишечнике пчел под действием вируса паралича.

Пчел имаго дальневосточной популяции заражали природным штаммом вируса паралича путем инъекции патогенеза в гемоцель. Вирус выделяли в Приморском крае в период массовой гибели пчел [1]. Инфекционный титр вируса 10^8 л. ед. Контрольным пчелам вводили фильтрат пчел, свободных от вируса паралича. Опытных и контрольных насекомых содержали в энтомологических садках при температуре 35°C и относительной влажности 85%. В течение эксперимента пчелам скармливали 65%-ный сахарный сироп.

Через 3, 6, 12 и 24 ч, а затем ежедневно в течение 7 сут у пчел опытной и контрольной групп брали для анализа головной мозг и тонкий отдел кишечника. Органы и ткани взвешивали и гомогенизировали в фосфатном буфере с pH 7,0, содержание белка определяли по методу Лоури и соавт. [2]. Ткани и органы для электрофоретического анализа белков извлекали из насекомых и гомогенизировали в 50 мкл экстрагирующего раствора, состоящего из 0,9 М уксусной кислоты, 8 М мочевины, 1% β -меркаптоэтанола и 10% сахарозы. Все реактивы для электрофореза дополнительно очищали путем двойной перегонки либо двойной перекристаллизацией.

Электрофоретическое разделение тканевых белков пчел проводили в 15%-ном полиакриламидном геле с 8 М мочевиной по методу Панима и Чокли [3]. Прибор для электрофореза в этой системе изготовляли по описанию Бердникова и Горель [4]. Электрофорез проводили в пластинках длиной 20 см [5]. Перед разделением проводили предварительный электрофорез в течение 24 ч при напряжении 300 В и силе тока 10 мА на 1 пластинку. Электрофорез вели при тех же условиях в течение 20 ч. После окончания электрофореза гель окрашивали 0,1%-ным раствором кумасси ярко-синего фирмы Fergak с одновременной фиксацией белковых фракций смесью из трихлоруксусной и сульфосалициловой кислот, растворенных в красителе. Окрашивание проводили в течение 24 ч. Затем блоки геля отмывали вначале в 7%-ном растворе уксусной кислоты, потом в отмывающем растворе, состоящем из этанола, воды и уксусной кислоты. После этого блоки геля обезживали и высушивали этанолом и ацетоном [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали исследования, развитие вируса паралича в организме пчел оказывает существенное влияние на белковый обмен. Уже через 3 ч после инокуляции вируса количество белка в мозге инфицированных пчел снижается на 53% по сравнению с контролем (рис. 1), но спустя еще 9 ч содержание белка в мозге стабилизируется и остается в течение 96 ч без изменений. Через 4 сут после инокуляции к моменту появления в тканях пчел зрелых вирионов содержание белка в мозге быстро возрастает. Аналогичный пик появляется в это же время и в тонком кишечнике (рис. 2). Динамика содержания белка в тонком кишечнике отлична от аналогичной кривой содержания белка в мозге пчел. По сравнению с мозгом в тонком кишечнике скорость падения содержания белка выше и минимальное значение количества белка в образцах в этом интервале достигается раньше (рис. 1, 2). В кишечнике наблюдается резкое увеличение количества белка, достигающее максимума через сутки после инокуляции вируса. Это явление предшествует появлению первых вирусных включений в клетках кишечника и, вероятно, свидетельствует об активном синтезе вирусспецифических белков [7].

Синхронное вирусиндуцированное повышение количественного содержания белка в мозге и тонком кишечнике через 4 сут сменяется резким снижением содержания белка в последнем вследствие паралича кишечника (рис. 2).

Следует отметить, что резкая смена условий содержания

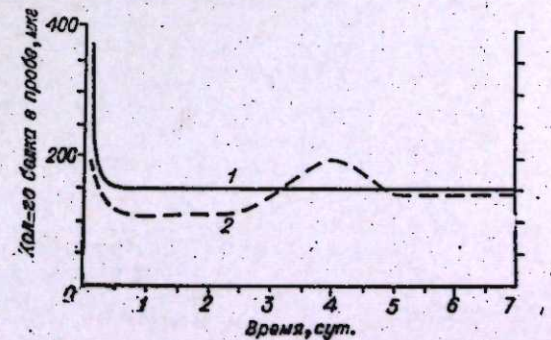


Рис. 1. Динамика общего содержания белка в мозге пчел. 1 — норма, 2 — патология.



Рис. 2. Динамика общего содержания белка в кишечнике пчел.
1 — норма, 2 — патология.

ния и кормления вызывает заметное снижение общего содержания белка в мозге и кишечнике пчел контрольной группы. Но эта реакция непродолжительна, и через сутки содержание белка стабилизируется (см. рис. 1, 2). Электрофорез белков из тканей мозга и тонкого кишечника здоровых пчел выявил в них 78—109 белковых фракций. Уже через 3 ч после инокуляции вируса паралича на фоне резкого подавления обще-



Рис. 3. Электрофорез в 15%-ном полиакриламидном геле с 8М мочевиной белков из мозга медоносных пчел, зараженных вирусом паралича.
1, 2, 3, 4 — электрофореграммы белков соответственно через 3, 6, 12 и 24 ч после инокуляции вируса; а — патология, б — норма.

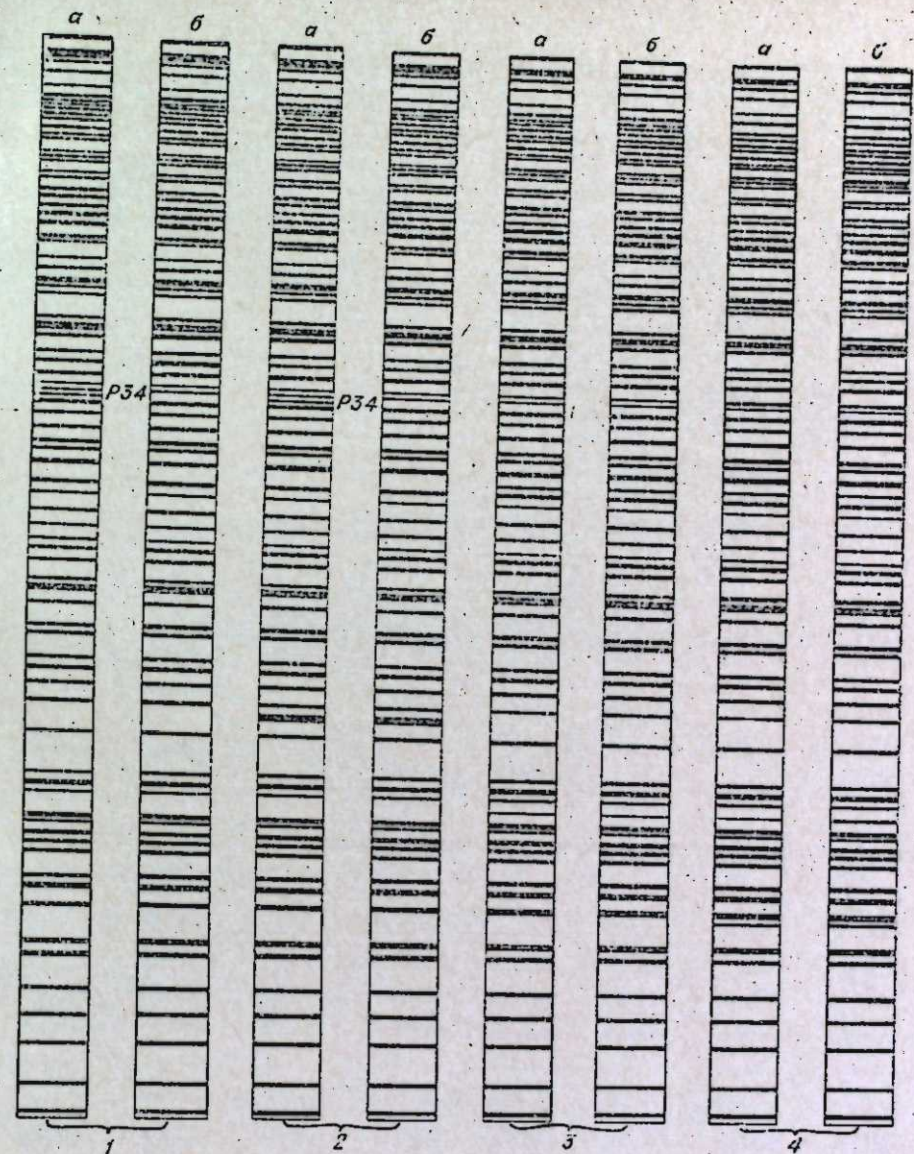


Рис. 4. Электрофорез в 15%-ном полиакриламидном геле с 8М мочевиной белков из мозга медоносных пчел, зараженных вирусом паралича.
1, 2, 3, 4 — электрофореграммы белков соответственно через 2, 3, 5 и 7 сут после инокуляции вируса; а — патология, б — норма.

го содержания белков в тканях мозга на электрофореграммах появляются 5 новых белковых фракций, не обнаруживаемых в контроле (рис. 3). Это фракции P7, P15, P41, P42, P43. Они являются клеточными белками, так как их синтез начинается в норме или на 3 ч (PP 41, 42, 43, 15), или на 9 ч позже. Качественные изменения в белковом спектре здоровых пчел происходят из-за нормальных процессов онтогенеза. Через 6 ч после инфицирования в образцах белка из мозга зараженных пчел обнаруживается еще одна белковая фракция (P7), которая не встречается в контроле (см. рис. 3). Затем через 12 ч после начала эксперимента эта белковая фракция появляется у контрольных насекомых. В этот период в мозге зараженных пчел появляется новая белковая фракция (P34), которая в течение всего эксперимента в норме не встречается. Возможно, она относится к вирусспецифическим продуктам и кодируется вирусным геномом. Новая белковая фракция син-

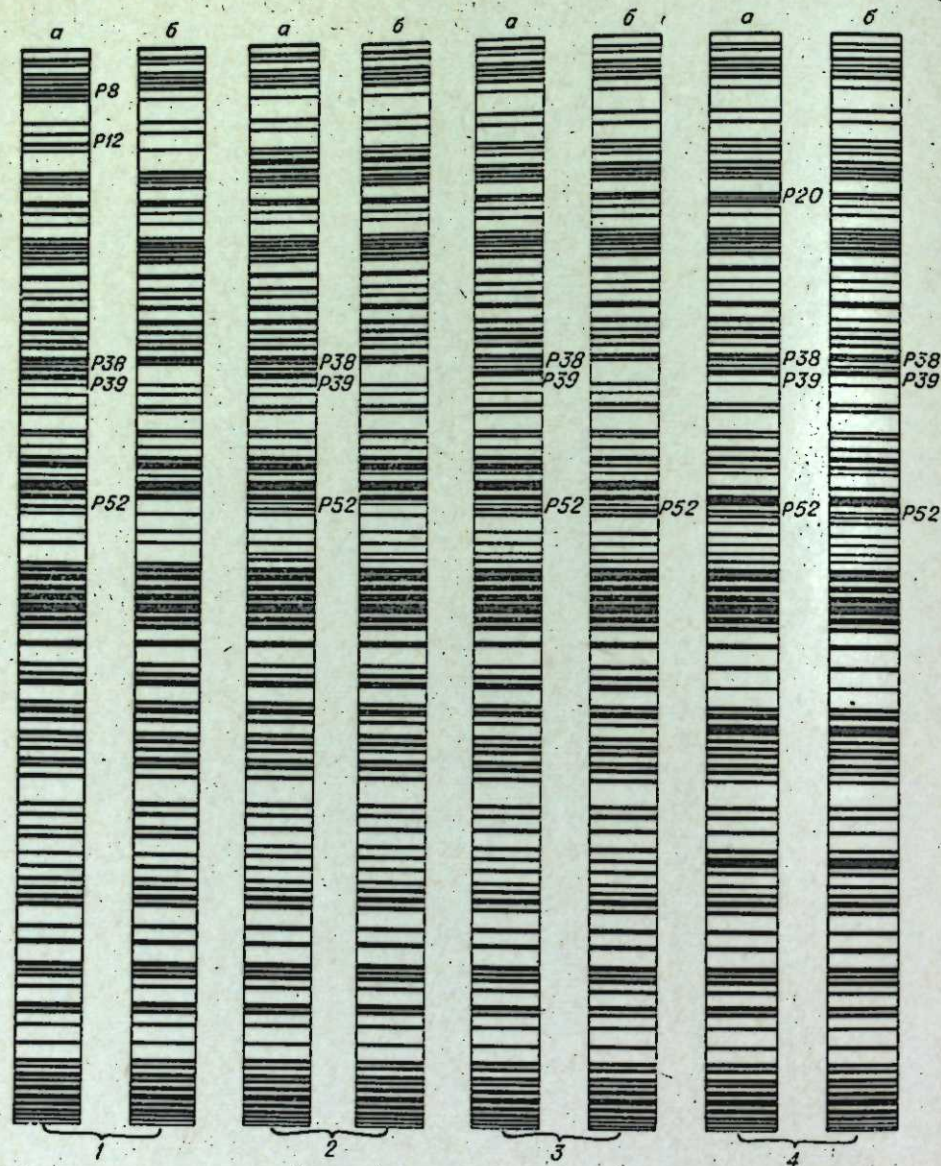


Рис. 5. Электрофорез в 15%-ном полиакриламидном геле с 8М мочевиной белков из тонкого кишечника пчел, зараженных вирусом паралича. 1, 2, 3, 4 — электрофореграммы белков соответственно через 3, 6, 12 и 24 ч после инокуляции вируса; а — патология, б — норма.

тезируется в течение 2 сут. Через 24 ч после инокуляции вируса, кроме уже отмеченного белка, никаких других отличий не выявляется (рис. 4). Позже в течение всего эксперимента электрофоретический спектр белков из мозга остается неизменным. Такая же закономерность найдена и в спектре белков из тонкого кишечника больных пчел, начиная с 4-х сут после инокуляции вируса.

Все изменения белкового обмена в тонком кишечнике обнаруживаются в ранней стадии болезни. Так, через 3 ч после инокуляции вируса в кишечнике синтезируются 5 новых белковых фракций, отсутствующих в контроле (рис. 5): фракции P8, P12, P38, P39 и P52. Интересно, что количество новых белковых фракций, обнаруживаемых в этот момент в кишечнике и мозге одинаково, но их сравнительная электрофоретическая подвижность различна. По этому признаку идентичны лишь две белковые фракции (P8 и P52). Еще через 3 ч две фракции (P8 и P12)

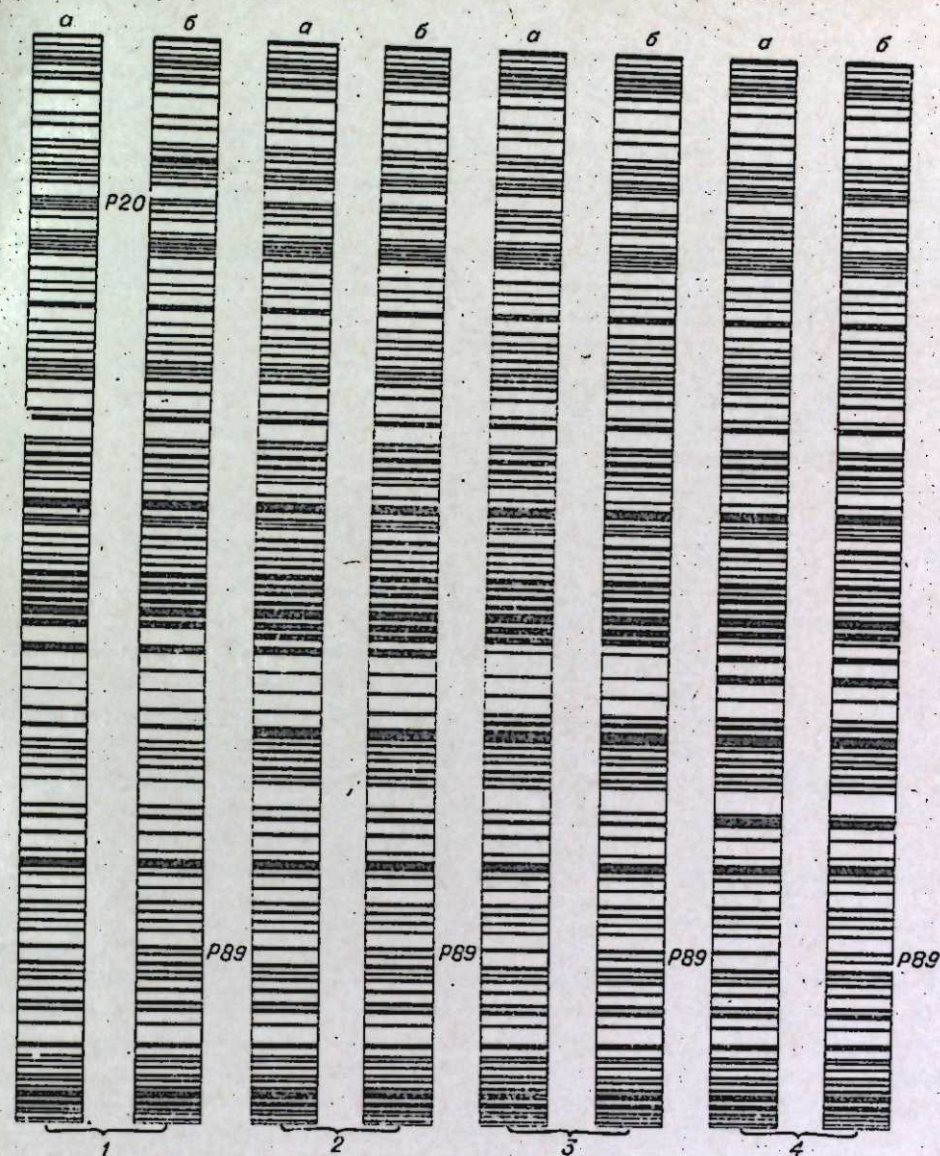


Рис. 6. Электрофорез в 15%-ном полиакриламидном геле с 8М мочевиной белков из тонкого кишечника пчел, зараженных вирусом паралича. 1, 2, 3, 4 — электрофореграммы белков соответственно через 2, 3, 5 и 7 сут после инокуляции вируса; а — патология, б — норма.

появляются и в контрольных образцах, а через 9 ч после инокуляции вируса в контроле обнаруживаются и остальные три фракции (P38, P39, P52). Через сутки после заражения в тонком кишечнике больных пчел появляется еще одна новая белковая фракция (P20), отсутствующая в этот момент в контроле (рис. 5). Через 2 сут она исчезает. К этому времени в образцах белка контрольных пчел выявляется белок (P89), который отсутствует у больных особей (рис. 6).

Таким образом, несмотря на значительные количественные изменения белкового обмена в мозге и кишечнике больных пчел, качественные сдвиги в белковом спектре тканей, пораженных вирусом паралича, относительно невелики и ограничиваются отдельными белковыми фракциями преимущественно слабой электрофоретической подвижности. Вероятно, это происходит потому, что РНК-овые вирусы, к которым относится и возбудитель паралича пчел, в меньшей степени нарушают белковый

Л. Н. ЕРДАКОВ

ПРОСТАЯ МЕТОДИКА РЕГИСТРАЦИИ
СУТОЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Изучение экологической дифференциации популяций, возникновение «волн» подвижности, взаимодействие симпатрических популяций близкородственных видов предполагают детальное изучение суточного распределения активного состояния* особей. Вполне вероятно, что отдельные экологические процессы имеют в своей основе хронобиологические механизмы. В этой связи не всегда достаточно обычного рассмотрения только локомоторной или пищевой активности, а требуется интегральная оценка состояния бодрствования.

Задача настоящей работы — поиск и совершенствование приемов, которые позволяют полно регистрировать активное состояние животного и получать в короткое время большое количество суточных хронограмм.

Для ориентации в существующих методиках фиксации суточной активности нами просмотрено 300 публикаций**. Эта небольшая выборка позволила получить примерное представление о состоянии рассматриваемого вопроса. Условно можно представить следующие основные направления в решении хронобиологических задач экологами: инструментально-экологическое, эколого-физиологическое, этологическое, эколого-натуралистическое и основанное на случайных сборах.

Выделенные подходы четко различаются между собой по применяемым методикам изучения. При каждом из них для реализации целей исследования привлекаются либо методы, либо инструменты смежных направлений.

Сбор материала при инструментально-экологическом и эколого-физиологическом подходах к изучению циркадной организации обычно проводят методом актографирования животных. Немного больше половины всего объема хронобиологических исследований в СССР и за рубежом проводится именно этим методом. Конструкции известных самописцев (актографов) многообразны, и число их ежегодно растет. Работы с использованием актографов проводятся как в лабораторных [1—3], так и в природных [4—6] условиях. Результаты получают либо в виде непрерывного описания процесса, либо в виде показаний счетчиков, взятых через определенные интервалы времени. Удобство такой методики очевидно.

Однако этот метод неудобен для наших целей из-за неполной регистрации активного состояния. Актограф, как правило, фиксирует только локомоторную активность, и активное животное, если оно неподвижно (либо подвижно вне сферы действия актографа), приравнивается к неактивному.

Пятая часть всех изученных нами исследований основывается на этологическом направлении. Проводятся непрерывные описания деятельности животного [7]. Делаются они как путем визуальных наблюдений, так и с помощью радиопрослеживания [8] или изотопного мечення с последующим слежением [9]. Очень точны и подробны записи поведения на магнитную ленту [10].

Несовершенством этого метода можно считать слишком медленный набор материала и малые возможности для одновременного проведения

* «Активность», «активное состояние», «состояние бодрствования» — эти понятия мы употребляем как синонимы.

** Мы знакомимся с экологической литературой только 1950—1977 гг.

обмен в клетках, чем ДНК-овые вирусы. Так, например, при цитоплазматическом полиэдросе тутового шелкопряда удалось обнаружить лишь одну вирусиндуцированную белковую фракцию [8]. Тем не менее, как показывают результаты экспериментов, качественные изменения в белковом спектре тканей при вирусном параличе очевидны. Характер этих изменений позволяет предположить, что инокуляция патогена нарушает процессы онтогенеза в тканях пчел.

Авторы выражают благодарность сотруднику Института цитологии и генетики СО АН СССР Н. Н. Колесникову за методическую помощь.

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

Поступила в редакцию
28/IV 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Талпалацкий П. Л. Выделение вируса паралича пчел на Дальнем Востоке. Материалы 17-й науч. конф. Благовещенского с.-х. ин-та, 1969, с. 141—142.
2. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with Folin phenol reagent.—J. Biol. Chem., 1951, 193, 265.
3. Ranyim S., Snalkley R. High resolution acrilamide gel electrophoresis of histones.—Arch. Biochem. and Biophys, 1969, 130, 337—346.
4. Бердников В. А., Горель Ф. Л. Изучение количественных соотношений между гистоновыми фракциями.—Молек. биология, 1975, 9, № 5, 699—705.
5. Колесников Н. Н., Слободнюк С. Я., Бердников В. А., Кикнадзе И. И. Электрофоретический анализ белков слюнных желез и жирового тела дрозофилы в развитии.—Докл. АН СССР, 1975, 225, 201—204.
6. Колесников Н. Н., Слободнюк С. Я., Бердников В. А., Кикнадзе И. И. Сравнительный электрофоретический анализ белков различных тканей *Drosophila melanogaster*.—Цитология, 1976, 18, № 7, 862—870.
7. Талпалацкий П. Л., Полтев В. И., Гулий В. В. Цитоморфология эпителия кишечника при экспериментальном вирусном параличе пчел.—Изв. СО АН СССР, 1971, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 133—138.
8. Watanabe H. Disc-electrophoretic patterns of larval midgut proteins in normal and virus infected silkworms *Bombyx mori* L.—Appl. Entomol. and Zool, 1968, 3, N 2, 74—80.

P. L. Talpalatski, E. V. Koltunov

PROTEIN METABOLISM IN THE TISSUES
OF HONEY BEES, EXPERIMENTALLY INFECTED WITH PARALYSIS VIRUS

Protein metabolism in the brain and the slim intestine of honey bees, experimentally infected with paralysis virus are described. Quantitative analysis of contence of common protein has been discovered two peaks of sharp increase protein contence in the slim intestine for one and four days and one peak in brain, which have been coincided with second peak in samples from slim intestine. Electrophoresis of proteins in 15% polyacrilamide gel with 8M urea are discovered in tissues 78—109 proteins fractions. Maximum changes of proteins metabolism in brain and in slim intestine have been observed over 3—6 hours after viruses inoculation. Near, all proteins changes have been reduced to breach of time sequence of cell protein synthesis.

серии наблюдений. При круглосуточной регистрации несколько наблюдателей с трудом могут описать поведение и активность одной, реже двух особей.

Шестая часть исследований циркадной активности животных построена на полевых отловах, наблюдении самих животных или следов их жизнедеятельности в природе [11, 12]. Такой метод мы называем эколого-натуралистическим. Интервал разбивки получающейся таким образом хронограммы избирается в зависимости от задачи. Этот способ изучения циркадных ритмов может дополнять непрерывные описания поведения, получать же данные по активности в целом обычно не удается.

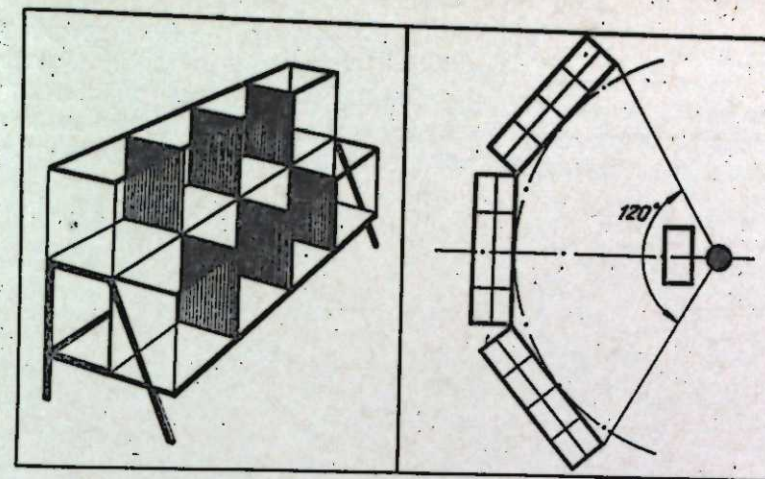
И, наконец, примерно десятая часть исследований суточного ритма активности проводилась эпизодически, попутно с другими, обычно далекими от хронобиологических задач, работами [13]. Даны отрывочные описания отдельных визуальных наблюдений или результатов отловов. Отловы проводили для экологических целей, но проверка ловушек в разное время суток дала возможность представить и суточную активность животных. Оценивать недостатки такого метода излишне.

Таким образом, существуют хорошие методики регистрации отдельных проявлений активности и полного ее описания. Но одни из них не подходят для наших целей из-за неполноты записи, а другие не позволяют быстро набрать достаточно материала для статистической обработки. Поэтому мы разработали еще одну хронобиологическую методику.

Один из возможных путей создания новой методики — модернизация какой-либо существующей. Мы остановились на методе непрерывного описания поведения животного. За счет упрощения обычно применяемой записи появилась возможность увеличить число одновременно наблюдаемых животных. Мы отказались от фиксации только локомоторной активности (это было бы не лучше актографирования), а остановились на интегральной оценке активности: на оценке состояния бодрствования. Безусловно, в сравнении с непрерывным описанием поведения при нашей записи теряется этологическая часть, но зато состояние бодрствования каждого зверька фиксируется с большой полнотой и точностью.

Опыт проводился на грызунах и землеройках. Был совмещен полевой и лабораторный метод работы. Основанием для лабораторной части служили многочисленные сведения о консерватизме суточного ритма активности [14—16]. Вынос исследований в полевые условия диктовался легкостью отлова и изучения животных без передержек и дальних транспортировок, а также возможностью содержать их на естественной диете и в обычных климатических условиях.

Зверьки для исследований поступали с ловчих канавок или живоловушек. В одном из помещений (это может быть даже палатка) монтировался стенд. Он представляет собой два яруса ящиков-вольер со стеклянными стенками, расположенных полукругом (см. рисунок). Ящики размером 60×40×40 см (для мелких млекопитающих) разделяются жестяными или картонными прокладками, чтобы зверьки не видели друг друга. Всего на стенде 14—16 вольер. В центре полукруга расположен пульт наблюдателя (стол с часами и закрепленным рулоном диаграммной ленты). Расстояние от глаз наблюдателя до вольер 2,5 м, угол между краями стенда и головой наблюдателя не должен превышать 120°. При такой планировке наблюдатель, не покидая своего места, может видеть все внутреннее пространство любой из вольер. Зверьки, помещенные в вольеры, снабжаются кормом (1 раз в сутки), материалом для гнезда, водой. Гнездовой материал закладывается в количестве, достаточном, чтобы сделать подстилку, но не укрыться в него полностью, корм — в избытке.



Деталь стенда и планировка помещения для регистрации суточной активности (рис. Н. Мясникова).

Основным индикатором активного состояния служат глаза животного — даже при слабом освещении они дают блик. Ситуация, когда животное находится спиной к наблюдателю и глаза не видны, не даст особой погрешности при обработке данных. Во-первых, наблюдатель быстро обучается определять характерную позу сна у животного. (Перед началом работ полезно провести не только инструктаж наблюдателей, но и пробную регистрацию активности). Во-вторых, положение животного спиной к наблюдателю — одно из многих возможных положений, и доля времени, в течение которого наблюдатель не видит глаза зверька, относительно мала.

Наблюдатель на пульте имеет начерченную на диаграммной ленте решетку, его задача — последовательно каждую минуту описывать состояние животных в вольерах (вольеры удобно нумеровать). Бодрствующий зверек помечается в своей графе знаком 1, а спящий — 0. Наблюдатели сменяют друг друга через 2—4 ч. В темное время суток работа проводится при рассеянном красном свете [17]. На описание активности 14 зверьков требуется 20 с, остальные 40 с наблюдатель отдыхает перед следующей записью.

Таким образом, активность фиксируется с точностью до минуты одновременно у многих животных, и шесть наблюдателей обеспечивают за короткое время накопление материала для статистической обработки. Интервал записи можно выбирать применительно к поставленной задаче. В помещении со стендом можно задавать различные соотношения света и темноты, а также проводить другие тестирования животных.

При работе с животными различных таксономических групп (амфибии, рептилии, млекопитающие) очень важно найти удобный индикатор активного состояния. От этого во многом зависит возможность применения описанной методики.

Предлагаемый способ регистрации суточной активности мы проверяли в течение 4 лет* [18, 19]. Полученные данные сравнивали с наблюдениями на норах тех же видов животных в природных условиях и результатами непрерывных суточных наблюдений в вольерах с записью поведения на магнитную ленту. Во всех случаях мы получали сходные картины распределения активности в течение суток.

* Автор выражает благодарность участникам отработки и проверки методики А. А. Путилову, В. И. Фалееву, В. Е. Сергееву, и Т. М. Кирсенко.

Необходимо отметить еще одно достоинство предлагаемой методики. Записи таких наблюдений легко готовить к машинному счету и нетрудно получать результаты первичной качественной обработки прямо в полевых условиях. Это позволяет координировать опыты и непосредственно в ходе исследований при надобности перестраивать их план.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
31/1 1977

ЛИТЕРАТУРА

1. Nais S. S., Balacrishnan M., Alexander K. M. An activity recorder for small mammals with a note on activity pattern of the Indian Musk Shrew *Suncus murinus viridescens* (blyth).—*J. Anim. Morphol. and Physiol.*, 1973, 20, N 1-2, 117—122.
2. Baar S. I., Fleharty E. D. A respirometer for determination of metabolic rates and activity patterns under simulated natural conditions.—*Acta Theriol.*, 1973, 18, N 19-28, 435—441.
3. Шилов И. А. Практикум по экологии наземных позвоночных животных. М., «Высш. школа», 1961. 147 с.
4. Коваль Н. Ф., Самарский С. Л. Прибор для регистрации суточной активности дуплогнездных птиц.—*Вестник зоол.*, 1972, № 1, 73—75.
5. Сердюк В. Н. Изучение суточной активности выхухолы. Уч. зап. Курск. пед. ин-та, 1969, 59, с. 186—192.
6. Vaibour R. W. Microtus: a simple method of recording the time spent in the nest.—*Science*, 1963, 141, N 3575, 41.
7. Saint-Girons M. C. Le rythme circadien de l'activite chez les mammiferes holarctiques. 1966.
8. Osgood D. W., Weigl P. D. Monitoring activity of small mammals by temperature.—*Telemetry.—Ecology*, 1972, 53, N 4, 738—740.
9. Карулин Б. Е., Литвин В. Ю., Никитина В. А., Хляп Л. А., Зенькович Н. С., Альбов С. А. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) путем мечения зверьков радиоактивным кобальтом.—*Зоол. журн.*, 1974, 53, № 7, с. 1070—1078.
10. Александрова И. В., Фролова В. А. Запись суточной ритмики крота с использованием магнитофона МАГ-8М. Сб. НИИ животн. сырья и пушнины. Вып. 21. М., 1967, с. 19—22.
11. Doucet G. H., Bider J. R. The effects of weather on the activity of the masked shrew.—*J. Mammal.*, 1974, 55, N 2, 348—363.
12. O'Farrell M. J., Bradley W. G. Activity Patterns of bats over a desert spring.—*J. Mammal.*, 1970, 51, N 1, 18—26.
13. Kawabuchi T. D. Activities and social pattern of two Himalayan pikas, *Ochotona Macrotis* and *O. loylei*, Observed at Mt Everest.—*J. Fac. Sci. Nippon Univ.* 1971, 17, N 4, 587—609.
14. Лобашов М. Е., Савватеев В. Б. Физиология суточного ритма животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.
15. Ashoff J. Tagesperiodic bei Mausestänzen unter konstanten Umgebungsbedingungen Pflug.—*Arch. ges. Physiol.*, B., 1955, 262, 1.
16. Brownman L. G. Actifical sixteen—hour day activity rhythms in the white rat.—*Am. G. Physiol.*, 1952, 168, 699.
17. Wiley R. W. Activity periods and movements of the eastern woodrat.—*Southwest. Natur.*, 1971, 16, № 1, 43—54.
18. Ермаков Л. Н. Суточные ритмы активности водяной крысы и обыкновенного хомяка.—*Изв. Сиб. отд. СО АН СССР*, 1973, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.
19. Ермаков Л. Н., Сергеев В. Е., Путилов А. А., Фалеев В. И. Сравнительная характеристика циркадных ритмов активности землероек Западной Сибири.—*Изв. Сиб. отд. АН СССР*, 1976, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

L. N. Erdakov

SIMPLE TECHNIQUE OF DESCRIPTION OF CIRCADIAN ACTIVITY RHYTHMS

A brief description of the existing methods of evaluation of the circadian activity rhythms of animals is given. Technique of a total description of the activity of animals is offered, enabling to take a large number of chronograms in a short period of time. The form of recording easily allows to prepare the material obtained for computing.

СПИСОК СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, В 1978 г.

- Азарова М. В. Влияние фунгицида ТМТД на огурец в зависимости от температурных условий роста, № 5, вып. 1.
- Амельченко В. П. О недоразвитии семянки полынью, № 10, вып. 2.
- Анистратова Н. А., Терешкова Г. М., Ерошин Н. С. Спектрофотометрическое изучение изменений после замораживания—оттаивания микроводорослей. № 5, вып. 1.
- Артамонов С. Д. Саркофаги дальнего востока, № 15, вып. 3.
- Бельшев Б. Ф., Харитонов А. Ю. О широтных и долготных дизъюнкциях ареалов евразийских стрекоз (*Odonata Insecta*) и их происхождении, № 5, вып. 1.
- Багницкая Н. В. Влияние ранней постнатальной стимуляции на формирование реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы у крыс разных линий, № 10, вып. 2.
- Бенимецкий Ю. С., Ключков Д. В. Влияние длительного круглосуточного освещения на функциональное состояние надпочечников и полового аппарата самок крыс Вистар, № 15, вып. 3.
- Бельшев Б. Ф., Харитонов А. Ю. О двух ископаемых стрекозах (*Insecta, Odonata*) с верховий р. Васюган. № 10, вып. 2.
- Беляев Н. Д., Горбунова Е. Е., Мамаева О. А., Саидахчиев Л. С. Микроинъекции экзогенных матричных молекул в ацетабулярию и анализ новосинтезированных продуктов, № 10, вып. 2.
- Бузыкин А. И. Основные итоги исследований лесов Сибири, № 10, вып. 2.
- Виолович Н. А. Новые палеарктические виды рода *Chrysosyrphus* Sedman, 1965 (*Diptera, Syrphidae*), № 5, вып. 1.
- Войтенко Н. Н., Трут Л. Н., Попова Н. К. Серотонин и 5-оксиндолюксусная кислота мозга домашних серебристо-черных лисиц в эстральном цикле, № 10, вып. 2.
- Волгин М. В., Жданов В. Д. К биологии размножения телецкого сига, № 10, вып. 2.
- Габеев В. Н. Влияние почвенной засухи на рост и состояние культур сосны обыкновенной, № 10, вып. 2.
- Гирс Г. И., Зубарева О. Н. Изменение активности хлорофиллазы в хвое сосны обыкновенной под действием высоких температур, № 10, вып. 2.
- Гинзбург Э. Х., Мирошниченко Е. Л. Изменчивость морфологических характеристик *Poa pratensis* L. Сообщение 2. Анализ причин корреляционных связей признаков генеративного побега. № 5, вып. 1.
- Гулий В. В., Рыбина С. Ю., Абдуллаев Э. Н. Микроспоридиозы яблонной плодовой гнили в восточных районах СССР. № 5, вып. 1.
- Девойно Л. В., Еремина О. Ф., Идова Г. В. IgM- и IgG-антитела и розеткообразование при разрушении ядер и шва среднего мозга, № 5, вып. 1.
- Дмитриева В. А., Терсков И. А., Пухова Я. И., Самуилова Д. Ш. Аутоиммунный клеточный механизм в генезе нарушения стационарного состояния системы красной крови при операциях на открытом сердце, № 15, вып. 3.
- Дударева Н. А., Дашкевич В. С. Влияние методов очистки и фрагментации ДНК с различной транскрипционной активностью на характер их ренатурации, № 10, вып. 2.
- Дыгало Н. Н. Влияние пренатального воздействия гидрокортизоном на реактивность взрослых крыс в условиях эмоционального стресса, № 10, вып. 2.
- Ермаков Л. Н. Простая методика регистрации суточной активности. № 15, вып. 3.
- Ефремова Т. Т. Сезонная активность инвертазы в осушенных торфяных почвах. № 15, вып. 3.
- Ильин В. Б. Микроэлементы в почвах Зауральской лесостепи, № 10, вып. 2.
- Ильницкая С. И., Томсон В. П., Николин В. П., Грунтенко Е. В. Влияние РНК на способность лимфоцитов инактивировать несингенные стволовые клетки, № 15, вып. 3.
- Калимуддина Ф. Р., Игнатьев Л. А. Устойчивость растений яровой пшеницы в связи с характером действия повышенной температуры. 1. Постепенно возрастающее и внезапное действие, № 15, вып. 3.
- Кальвини Т. К. Действие фитонцидов некоторых растений на мускардиновые грибы, № 10, вып. 2.
- Кальвини Т. К., Кривцова Н. В. Взаимодействие мускардиновых грибов и *Bacillus thuringiensis* var. *galleriae*, № 5, вып. 1.

- Киселев Ю. А. Скрещивание якутского скота с джерсейским с целью получения помесей мясного типа, № 15, вып. 3.
- Киселев В. Е., Пеккер Е. Г. Азотсодержащие вещества некоторых представителей рода *копеечник*, № 5, вып. 1.
- Клевенская И. Л. Метод определения численности в почвах аэробных азотфиксирующих микроорганизмов, № 10, вып. 2.
- Клочков Д. В. Влияние фотопериодических условий на гонадотропную функцию гипофиза свиньи в репродуктивном цикле, № 5, вып. 1.
- Клевенская И. Л. Фиксация азота атмосферы свободноживущими микроорганизмами. Сообщение 5. Влияние на азотфиксацию концентрации солей в среде связанного азота, № 5, вып. 1.
- Кнор И. Б., Тибатина И. А. Экология лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в Западной Сибири, № 10, вып. 2.
- Коломиец Н. Г., Богданова Д. А. Фенология кородеа-дендроктона на юге Западной Сибири, № 10, вып. 2.
- Кошкарлова В. Л. Семенные флоры голоценовых торфяников таежной зоны Приенисейской Сибири, № 5, вып. 1.
- Кобец М. Л. Химический состав слизистого вещества кожи некоторых видов рыб. № 5, вып. 1.
- Кочуров Ш. Д. Содержание и состав гумусовых веществ бурых лесных и буро-псевдоподзолистых почв предгорий Западного Саяна, № 5, вып. 1.
- Кратасюк В. А., Райт А. С., Райт В. К., Салганик Р. И. Исследование фосфоролитаз высокополимерных РНК водорастворимым и иммобилизованным препаратами полинуклеотидфосфориллазы *Escherichia coli*, № 10, вып. 2.
- Кузнецова Т. А. Возрастные изменения активности каталазы эритроцитов крови поросят, № 10, вып. 2.
- Кухарчук Л. П., Гулий В. В. Микроструктура хорiona яиц комаров рода *Aedes Mg.* (*Diptera Culicidae*), № 5, вып. 1.
- Кулебакин В. Г. О расходе O_2 при бактериальном выщелачивании сверхтонких фракций сфалеритов, № 5, вып. 1.
- Кузнецов А. М., Родичева Э. К., Рожаяева Л. П. Полусинтетическая среда для светящихся бактерий рода *Photobacterium*, № 5, вып. 1.
- Логвиненко Н. С., Красс П. М. Влияние световых режимов на онтогенез гормональной функции половых желез у серебристо-черных лисиц двух генетически детерминированных типов поведения, № 10, вып. 2.
- Луканев А. В., Анистратова Н. А., Сидько Ф. Я. Применение метода НРВО для исследования оптических свойств листьев растений в инфракрасной области. № 15, вып. 3.
- Макарычев С. В., Лунии А. И. Объемный вес и теплофизические свойства почвы. № 15, вып. 3.
- Махоткина Г. А. Влияние химического регулирования созревания зерна пшеницы (семинации) на фракционный состав белка, № 15, вып. 3.
- Машанов А. И., Кобзарь В. Ф., Чуликов А. И., Туранова Л. К. Энтомоцидная активность бактериального препарата инсектина в борьбе с сибирским шелкопрядом в темнохвойных лесах Восточной Сибири, № 5, вып. 1.
- Меркулова Т. И., Морозова Т. Ж. Рецепция эстрадиола и индукция ферментов в эстрогензависимых и эстрогеннезависимых опухолях молочных желез крыс, № 5, вып. 1.
- Мозжерин Н. М. Влияние органических добавок на процесс органических добавок на процесс биологической фиксации азота в почве и продуцирование физиологически активных веществ, № 5, вып. 1.
- Морозов В. П. Структура ассимиляционного аппарата доминантов камчатского крупнотравья, № 10, вып. 2.
- Морозов В. П. Фотосинтетическая деятельность крупнотравных сообществ на Камчатке, № 10, вып. 2.
- Камзалов Б. Б. О некоторых особенностях структуры злаково-полюнно-караганниковой степи в Западной Туве, № 15, вып. 3.
- Наплекова Н. Н., Абрамович Н. Ф. Микробиологическая деградация пластмасс, № 15, вып. 3.
- Некрасова Т. П. Патрелоспермия и партенокония у пихты сибирской, № 10, вып. 2.
- Некрасова Т. П. Биология пыльцы пихты сибирской (Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева), № 15, вып. 3.
- Николаевский В. С. Ассимиляция меченого углерода и серы растениями и перераспределение их при поглощении чистых и смешанных газов на свету и в темноте, № 15, вып. 3.
- Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Иванова Л. Н. Эндокринная функция гонад у самцов серебристо-черных лисиц с различными наследственно-детерминированными формами оборонительного поведения, № 10, вып. 2.
- Павлова М. П., Лапик А. С. Экспериментальная оценка эмбриотропной активности 3, 3', 4, 4'-тетрааминодифенилового эфира, № 10, вып. 2.
- Письман Т. И., Елкина Т. В., Теремова М. И., Печуркин Н. С. Особенности непрерывной продуктообразующей культуры *Brevibacterium 22 L.* № 5, вып. 1.

- Попов В. П., Попова О. С. Биофизическая характеристика лесных полос с редким размещением растений, № 15, вып. 3.
- Поляков В. А. Микробиологическое исследование почв Магаданской области, № 15, вып. 3.
- Роничевская Г. М., Рыкова В. И., Зверева Л. Н. Исследование противоопухолевой активности комплекса гликопептида с олигорибонуклеотидами, № 15, вып. 3.
- Рябко Б. Л., Кудрин Б. И., Завалишин Н. Н., Кудрин А. И. Модель формирования статистической структуры биоценозов, № 5, вып. 1.
- Сидоров А. Н. Псевдосовместимость у озимой ржи (*Secale cereale* L.), № 10, вып. 2.
- Соколов В. А., Иванькина Т. Ю. Изучение некоторых ферментов у пшеницы, пырея и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов при действии низких температур, № 10, вып. 2.
- Степочкин П. И., Щапова А. И. Обнаружение хромосом ржи в карiotипе мягкой пшеницы Мироновская 10 методом дифференциальной окраски, № 5, вып. 1.
- Степень Р. А., Конев В. А., Хребтов Б. А. Некоторые компоненты летучих фитогормонов продуцентов лесных массивов, № 10, вып. 2.
- Савинкова Л. К., Ефимова Л. Ю., Кнорре В. А., Салганик Р. И. Образование специфических комплексов олигорибонуклеотидов с РНК-полимеразой, индуцируемой фагом 17, № 15, вып. 3.
- Скуридин Г. М., Привалов Г. Ф. Изучение суммарной эстеразной активности в тканях индуцированных мутантов облепихи в процессе вегетации, № 15, вып. 3.
- Соболевская К. А. Интродукция растений в Сибири за 60 лет Советской власти, № 10, вып. 2.
- Талпалацкий П. Л., Колтунов Е. В. Содержание белка в тканях медоносных пчел, экспериментально зараженных вирусом паралича, № 15, вып. 3.
- Терсков И. А., Ваганов Е. А., Зырянов Г. И., Филимонов В. С. Анализ роста дерева с помощью кривых распределения клеток по размерам, № 15, вып. 3.
- Терновский Д. В., Терновская Ю. Г. Потенциальная репродуктивная способность у куницеобразных, № 5, вып. 1.
- Тихонов В. Н., Митичавили Р. С. Иммуногенетическая дифференциация линий свиней при племенной работе. № 5, вып. 1.
- Тирранен Л. С. Микрофлора гидропонной культуры редиса, № 15, вып. 3.
- Томсон В. П., Мертвцов Н. П., Лемза С. В. Активность тирозинаминотрансферазы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в гепатоли и нормальных тканях мышей, получавших РНК, № 15, вып. 3.
- Хисматуллин Ш. Д. Горные бурые лесные почвы Западного Саяна, № 5, вып. 1.
- Шугалей Л. С., Яшихин Г. И. О связи давления почвенной влаги с почвенно-гидрологическими константами, № 10, вып. 2.

Критика и библиография

- Альтергот Н. Ф., Агакишев Д., Бабаев Д., Базанова Т. Б., Коваленко Г. И. Стимуляция и торможение физиологических процессов тонковолокнистого хлопчатника, № 10, вып. 2.

Микробиологическое исследование почв Магаданской области. Поляков В. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

В работе содержится сообщение о микрофлоре 12 типов почв, отобранных на юге Магаданской области в местах выпаса северных оленей. Описаны свойства выделенных микроорганизмов из различных типов почв, дан химический анализ почв.

Установлено, что большинство анаэробных микроорганизмов принадлежит к клостридиям, а аэробных — к бактериям. Патогенность выделенных микроорганизмов устанавливали по отношению к белым мышам. Табл. 4, библ. 17.

УДК 531.4

Объемный вес и теплофизические свойства почвы. Макарычев С. В., Лунии А. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Изучение влияния плотности на теплофизические свойства пахотного слоя выщелоченного чернозема Алтайского Приобья показало, что увеличение плотности почвы приводит к заметным изменениям коэффициентов переноса и аккумуляции тепла. При уплотнении почвы коэффициент объемной теплоемкости увеличивается по линейному закону, коэффициент теплопроводности — по экспоненциальному. Увеличение плотности пахотного слоя почвы сопровождается заметным уменьшением температуропроводности по экспоненциальному закону. В работе сделана попытка объяснить с точки зрения молекулярной физики механизм влияния плотности на теплофизические характеристики почвы. Табл. 1, рис. 1, библ. 6.

УДК 631.417.7

Сезонная активность инвертазы в осушенных торфяных почвах. Ефремова Т. Т. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

В осушенных торфяных и торфяно-перегнойных почвах низинного типа лесостепной зоны Сибири методами математического анализа изучалась связь сезонной активности инвертазы с некоторыми факторами среды — температурой, влажностью, активной кислотностью.

В торфяных почвах динамика активности инвертазы на 47—77% определяется варьированием температуры почв. Наиболее полно изучаемая связь описывается уравнением параболы второго порядка. Связи активности инвертазы с влажностью почвы не установлено.

В торфяно-перегнойных почвах, более увлажненных (60—90%), сезонная активность инвертазы связана как с изменением влажности, так и температуры. В обоих случаях зависимость отражается главным образом уравнением линейной регрессии. Параметры уравнений показывают: повышение температуры на 1°C сопровождается увеличением активности инвертазы на 47 мг глюкозы, повышение влажности на 1% от ПВ вызывает снижение активности на 6,7 мг глюкозы. Табл. 1, рис. 2, библ. 9.

УДК 631.0.266

Биофизическая характеристика лесных полос с редким размещением растений. Попов В. П., Попова О. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Исследования проводились за динамикой надземной биомассы насаждений и связанных с ней изменений ветропроницаемости лесных полос при разной густоте стояния деревьев в чистых однопорядковых и смешанных насаждениях разного возраста в Есильском районе Тургайской области.

Шахматное размещение растений и связанное с ним направление диагоналей над углом 35—40° способствует сохранению уровня ветропроницаемости при изменении направления ветра от перпендикулярного до угла направления диагоналей.

В целях качественной характеристики биофизического влияния лесных полос на микроклимат прилегающих полей предложено использовать плотность защитного профиля насаждения (dm^2/m^2).

В условиях, характеризующихся частым изменением направления ветра, лесные полосы с шахматным размещением растений должны найти широкое применение. Табл. 2, библ. 5.

Биология пыльцы пихты сибирской. Некрасова Т. П. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Исследована пыльца пихты сибирской, сформированная в условиях семенного и несеменного годов. Установлено, что размеры, всхожесть, длина пыльцевых трубок и содержание углеводов у пыльцы пихты сибирской в несеменном 1977 г. были не ниже, чем в семенные годы. Сделан вывод, что массовое образование пустых семян в несеменной год зависит не от плохого качества пыльцы, а от ее количественного недостатка. Табл. 4, библ. 23.

УДК 577.3 : 631.0.181.65

Анализ роста дерева с помощью кривых распределения клеток по размерам. Терсков И. А., Ваганов Е. А., Зырянов Г. И., Филимонов В. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Разработка полуавтоматической установки для получения кривых распределения клеток по размерам внутри годичных колец позволила провести сравнительный анализ их структуры по трем параметрам: ширине годичного кольца, числу и размеру отдельных клеток. Показано, что трахеидограмма годичного кольца характеризует год роста дерева. Особенности сезонного роста деревьев одной породы в древостое обуславливают сходство трахеидограмм годичных колец одного года формирования. Кривая распределения клеток по размерам рассматривается как индикатор внутригодичных изменений темпа роста древесины ствола. Обсуждаются перспективы использования трахеидограмм в количественном анализе сезонного роста дерева в толщину и влияния на него факторов внешней среды. Рис. 7, библ. 24.

УДК 581.526.53(571.52)

О некоторых особенностях структуры злаково-полюнно-караганниковой степи в Западной Туве. Намзалов Б. Б. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Изложены результаты анализа сопряженности видов злаково-полюнно-караганниковой степи. Для исследования структуры были использованы методы альтернативной и частной сопряженностей. Характер связей определяется по формуле Коула. Выделены две плеяды. Особенности биэкологических свойств видов объяснены экологический, сукцессионный и фитоценологический смысл плеяд. Методы частной сопряженности дали дополнительные информации о внутренней структуре сообщества, о природе мозаичности, обусловленной эдификатором сообщества *Caragana pygmaea*. Табл. 3, библ. 19.

УДК 576.8.631.46.61

Микробиологическая деградация пластмасс. Наплекова Н. Н., Абрамова Н. Ф. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Рассматриваются проблемы охраны окружающей среды от загрязнения и устойчивости пластмасс к биодеградации. Исследована деградация пластмасс микроорганизмами в лабораторных и природных условиях.

Установлены ассоциации микроскопических грибов, наиболее активно разрушающие пластмассы, изучены их метаболиты, выяснена биостойкость различных полимерных материалов. Табл. 2, библ. 9.

УДК 576.8 : 630

Микрофлора гидропонной культуры редиса. Тирранен Л. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Исследован количественный и качественный состав микрофлоры прикорневой, корневой зон и филлосферы редиса в разных опытах. Выявлено влияние на численность и видовой состав микрофлоры длительности использования раствора, условий замыкания, возраста растений, выращиваемых в моно- и поликультурах. Делается вывод, что выращивание растений в поликультуре предпочтительнее, чем в монокультуре, так как микробный комплекс более устойчив, выше надежность функционирования звена, больше урожай. Табл. 3, библ. 17.

Саркофагиды Дальнего Востока. Артамонов С. Д. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

В статье дается обзор 92 видов саркофагид, обитающих на территории советского Дальнего Востока. 9 видов приводятся впервые для фауны СССР, 9 — для дальневосточного региона. Библ. 17.

УДК 576.312.37 : 634.0.165.4

Характеристика кариотипа кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour). Муратова Е. Н. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Кариологическое изучение кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) из Западного Саяна показало, что в диплоидном наборе этого вида имеется 24 хромосомы ($2n=24$), из которых достоверно идентифицируется только одна пара. Остальные 11 пар составляют на поликардиограмме одно большое облако точек, внутри которого идентификация гомологов затруднительна. Вторичные перетяжки отмечаются с разной частотой почти у всех хромосом набора, но более постоянно они обнаруживаются у 7 пар. Полученные данные сравниваются с результатами исследований других видов рода *Pinus*. Табл. 1, рис. 4, библ. 34.

УДК 582.86—15 : 577.153+581.14

Изучение суммарной эстеразной активности в тканях индуцированных мутантов облепихи в процессе вегетации. Скуридин Г. М., Привалов Г. Ф. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Изучена суммарная эстеразная активность (СЭА) в листьях и плодах индуцированных мутантов облепихи и исходных форм в процессе вегетации. Показано, что разные типы мутантов характеризуются определенными изменениями в динамике СЭА листьев по сравнению с исходными формами. Установлены два периода повышения СЭА в листьях плодоносящих женских форм — в июне и августе. Показано, что СЭА в мякоти плодов понижается по мере их созревания. Предполагается связь СЭА с ростовыми процессами. Рис. 3, библ. 9.

УДК 636.082:11

Скрещивание якутского скота с джерсейским с целью получения помесей мясного типа. Киселев Ю. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Проведено скрещивание якутского и джерсейского скота с целью получения помесей мясного типа. У помесей I поколения заметный гетерозис по признаку веса проявляется в поздний период развития. Помеси II поколения (3/4 якутская, 1/4 джерсейская порода) вследствие большего веса при рождении и высокой молочности матерей обладают энергичным ростом, имеют мясные формы телосложения и пригодны для использования в качестве мясных животных.

Помеси I и II поколений легко переносят низкие температуры среды и в условиях Западной Сибири не нуждаются в зимний период в специальных помещениях. Табл. 2, рис. 1, библ. 10.

УДК 581.1+632.151

Ассимиляция меченого углерода и серы растениями и перераспределение их при поглощении чистых и смешанных газов на свету и в темноте. Николаевский В. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Установлена зависимость скорости поглощения газов от биологических свойств видов и газоустойчивости. У устойчивого вида (клен) преобладает диффузный способ поглощения сернистого газа, а у неустойчивого вида (липа) ассимиляция SO_2 , кроме того, активируется светом. Обнаружены конкуренция в поглощении газов на свету, активирование в темноте, а также роль гетеротрофной ассимиляции в газоустойчивости. Табл. 1, библ. 6.

УДК 581.19

Влияние химического регулирования созревания зерна пшеницы (сеникации) на фракционный состав белка. Махоткина Г. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Предуборочная обработка яровой пшеницы 10%-ным раствором азотнокислого аммония с целью ускорения и улучшения внутренних условий созревания зерна (прием сеникации) приводит к повышению белковости зерна за счет увеличения содержания клейковинообразующих фракций — глинадинов и глютеинов. Табл. 2, рис. 2, библ. 17.

Применение метода НПВО для исследования оптических свойств листьев растений в инфракрасной области. Луканев А. В., Анистратова Н. А., Сидько Ф. Я. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Методом НПВО изучали ИК-спектры листьев растений в зависимости от возраста и условий освещения. Обнаружена существенная зависимость оптических свойств листьев редиса от их возраста. Основные изменения в спектрах листьев пшеницы связаны как с ярусностью, так и с этапом органогенеза. Различия в спектрах листьев редиса и пшеницы в зависимости от условий освещения отчетливо проявляются лишь к концу вегетации. Рис. 6, библ. 11.

УДК 58.036.1+633.111.1

Устойчивость растений яровой пшеницы в связи с характером действия повышенной температуры. I. Постепенно возрастающее и внезапное действие. Калимуллина Ф. Р., Игнатъев Л. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Надземная часть 12-дневных растений яровой пшеницы прогревалась в освещенной климатической камере 2 ч при температуре 48—50°C с предварительным постепенным ее возрастанием в течение 3 ч (режим O_1) и внезапным повышением (режим O_2). Действие высокой температуры в режиме O_1 вызывало у растений менее глубокие тепловые повреждения по сравнению с такой же по величине, но внезапной тепловой нагрузкой и благоприятствовало переходу в состояние повышенной физиологической активности и устойчивости. Рис. 6, библ. 14.

УДК 577.15.02

Образование специфических комплексов олигорибонуклеотидов с РНК-полимеразой индуцируемой фагом Т7. Савинкова Л. К., Ефимова Л. Ю., Кнорре В. Л., Салганик Р. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Показано, что РНК-полимераза, индуцируемая фагом Т7 (Т7 РНК-полимераза), образует специфические комплексы с олигорибонуклеотидами, связывая ограниченное число (~1,5%) определенных олигомеров из изоплитной смеси их. Одна молекула Т7 РНК-полимеразы в условиях насыщения способна связать две молекулы гептарибонуклеотидов. Для образования комплекса необходимо сохранение ферментативной активности фермента. Процесс образования комплекса Т7 РНК-полимеразы с гептарибонуклеотидами, как и процесс транскрипции, осуществляемый этим ферментом, ингибируется высокими концентрациями КС1. Полученные данные позволяют предположить, что связываемые Т7 РНК-полимеразой гептарибонуклеотиды являются аналогами опознаваемых ферментом нуклеотидных последовательностей промотора.

УДК 577.15+618.006

Активность тирозинаминотрансферазы и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в гепатоме и нормальных тканях мышей, получивших РНК. Томсон В. П., Мертвецов Н. П., Лемза С. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Изучали активность тирозинаминотрансферазы (ТАТ) и глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г-6-ФДГазы) в перевивной гепатоме, первично индуцированной ортоаминоазотолуолом, и в нормальных тканях мышей линии А/He, получивших в течение 1—2 месяцев по 0,25 мг на 10 г веса тела РНК, выделенную из печени крупного рогатого скота.

Установлено, что инъекции препарата РНК мышам не изменяют активность ТАТ ни в печени, ни в гепатоме, а также чувствительность этих тканей к гормональному индуктору-гидрокортизону. Под влиянием РНК активность Г-6-ФДГазы, ключевого фермента пентозного пути, в гепатоме значительно снижается, оставаясь на постоянном уровне в печени и почках. Табл. 2, библ. 17.

УДК 616.006+576.807.7

Влияние РНК на способность лимфоцитов инактивировать неинфицированные стволовые клетки. Ильницкая С. И., Томсон В. П., Николин В. П., Груntenко Е. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 15, сер. биол. наук, вып. 3.

Исследовано влияние РНК печени крупного рогатого скота на функциональную активность лимфоцитов при инактивации ими неинфицированных стволовых кроветворных клеток. Трансплантация облученным мышам-гибридам F_1 лимфоцитов родительского происхождения приводила к снижению количества эндогенных ко-