

П-167/2

**ИЗВЕСТИЯ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР**

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 1

1975

№ 5

**ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК**

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания
журнала 1957
Год основания
серии 1963

Периодичность журнала
15 номеров в год
Периодичность серии
3 выпуска в год

№ 5 (245)
Вып. 1

Апрель
1975

СОДЕРЖАНИЕ

В. П. Панфилов, Н. И. Чашина. Особенности поведения влаги в супесчаных и суглинистых автоморфных почвах в связи с их порозистостью	3
В. И. Убогов. К объяснению природы устойчивых органио-минеральных комплексов в солонцах	8
З. П. Карамшук. Целлюлазная активность темно-каштановой почвы в зернопаровом севообороте	11
А. И. Васильев. К флоре мхов «липового острова» на Кузнецком Алатау	16
Т. Г. Ламаинова. Возрастной спектр, численность и жизненное состояние популяции тивчака и ковыли в степных сообществах Чулымско-Енисейской котловины	21
Г. Ф. Колосов. Структура фитомассы осинового фитоценоза юго-западного Забайкалья	30
Т. И. Востовская. О перспективах интродукции древесных растений Амуро-Приморской географической страны в южные районы Западной Сибири	35
Т. И. Алифанова. Свободнорегулирующая роль лесных полос в степях Красноярского края	42
В. М. Яновский, В. В. Киселев. Роль биотических факторов в регуляции численности большого листвещичного короэда	48
О. Я. Байкова. Новый род поденки из Приморья (<i>Ephemeroptera: Heptageniidae</i>)	51
Л. С. Шенцова. Изменчивость партеногенетического и обоеполого долгоносиков рода <i>Z. polydrosus</i> Germ. (<i>Coleoptera, Curculionidae</i>)	58
А. Д. Сулимов. Ареологическая структура фауны гельминтов диких млекопитающих Тувинской АССР	63
В. М. Шарпилов. О возможности адвасириромикоза у птиц	68
В. С. Кузьмина, В. М. Шаранов. Кератинофильные грибы в гнездах птиц	71
Т. С. Пестряков, Л. П. Кухарчук, А. Г. Лужкова, Е. В. Морозов. Выплод <i>Aedes (Stegomyia galloisi</i> Yamada, 1921, в Западной Сибири	75
Л. А. Литвина, В. К. Строганова, И. А. Тибатина, В. П. Ходырев, А. Я. Хромов. Некоторые аспекты защиты от вредителей овошных культур в совхозе «Искитимский»	78
С. П. Мартьянов. К применению принципа Шрикгаиди для оценки генотипической вариации количественных признаков пшеницы	82
Р. Ф. Гайдаленок. Идентификация отдельных хромосом в мейозе у пшеницы сорта Саратовская 29	89
Г. И. Киселева. Влияние β-индолил-уксусной кислоты на пролиферативную активность и параметры митотического цикла у проростков ячменя	96
Р. И. Салганик, Н. А. Соловьева. Наследственная галактоземия у крыс	103
В. Ф. Алтергот, В. З. Рогинский. Явление вторичного побегообразования у пшеницы, пораженной корневой гнилью	107
И. С. Родняков, Л. Ю. Косинова. Образование гетеролактонии и ауксиноподобных веществ симбиотическими бактериями осои безжизковой	110
Я. И. Пухова, И. И. Гительзон, И. А. Терсков. О роли аутоиммунных реакций в механизме действия кобальта на эритропоэз	114
М. Б. Максимович, Т. А. Баталина. Седиментационная и плотностная характеристики инфекционных компонентов вируса гриппа, обнаруживаемых вне клетки	118
М. Д. Захаров, Г. И. Бородаевская, А. Ф. Никифоров. Активность холинэстераз в симпатических ганглиях кошки после пре- и постганглионарной перерезки нервных волокон	123
Г. В. Идова. Продукция IgG- и IgM-антител во вторичном ответе при повышении уровня серотонина в организме в период первичной иммунной реакции	126
С. Б. Цветовский. Обнаружение электроэнцефалографических и вегетативных коррелятов условных эмоциональных реакций, вырабатываемых в остром опыте	130
И. М. Вишняцкий. Эффект стимуляции миндалинного комплекса различными параметрами тока на выработку оборонительных условных рефлексов у крыс	134
В. П. Томсон, К. И. Веревкина, А. И. Закабуни, В. М. Томилова. Противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК и отдельных фракций олигорибонуклеотидов	139
В. Д. Чимитов. Динамика макрофагальных элементов в очаге хронического асептического воспаления	143
В. И. Чесноков, П. П. Мертвцов. Фракционирование изоэнзимов тирозинаминотрансферазы печени крыс путем хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе	148

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

М. В. Штеринис, Л. П. Солоненко. Исследование белка вирусных включений методом электрофореза в тонком слое геля с изоэлектрической фокусировкой	153
---	-----

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

А. Д. Соболева. Редукция малого круга кровообращения	155
А. Д. Соболева. Гистологические изменения печени	158
А. Д. Соболева. Морфология селезенки	160
А. Д. Соболева. Гистологические изменения в слюнных железах	163
А. Д. Соболева. Морфология почек	165



V. P. Panfilov, N. I. Chatschina. Peculiarity of behaviour of moisture in sandy loams and clay loams of automorphic soils in the West Siberia in connection with their porosity	3
V. I. Ubogov. On the explanation of the nature of stable organo-mineral complexes in solonetz soils	8
Z. P. Karamshuk. Cellulase activity of dark chestnut soil in the fallow rotation	11
A. N. Vasil'ev. Mosses of "Tilia Island" of the Kuznetsk Alatau mountains	16
T. G. Lamanova. Age spectrum, total number and life condition of the populations of sheep's fescue and feather grass in the steppe communities of the Chulym—Genisei Kettle	21
G. F. Kopusov. Structure and productivity of principle phytocenose in the South-West of the Transbaikal Region	30
T. N. Vstovskaya. On the perspectives of Amur and sea side country arboreous plants introduction into southern regions of the West Siberia	35
T. I. Allfanova. Snow-regulating role of the forest Belts in the Steppes of the Krasnoyarsk Territory	42
V. M. Yanovsky, V. V. Kiselev. Part of the biotic factors in the regulation of the big larch bark beetle	48
O. Ya. Baikova. New genus of <i>Ephemeroptera</i> from the Primor'ye	54
L. S. Shevtzova. Variability of parthenogenetic and Bisexual Weevil races of <i>Polydrosus Germ.</i> (<i>Coleoptera, Curculionidae</i>)	58
A. D. Sullimov. Arealogical structure of the helminthic fauna of wild mammals of the Tuva	63
V. M. Sharapov. Is possible adiaspiromycosis of birds	68
V. S. Kuzmina, V. M. Sharapov. Keratinophilic fungi from the nests of birds	71
T. S. Pesryakova, L. P. Kukharchuk, A. G. Luzhkova, E. V. Morosov. Discovering of the emergence location of <i>Aedes (Stegomyia) galloisi Yamada, 1921</i> in the West Siberia	75
L. A. Litvina, V. K. Stroganova, I. A. Tibatina, V. P. Chodyrew, A. Ya. Chromov. Some aspects of the protection of the vegetable plants	78
S. P. Martinov. On the application of Shrikhande's method for estimation of genotypic variance of quantitative character of common wheat	82
R. F. Gaidalenok. Identification of single chromosomes at meiosis in Wheat variety Saratovskaya 29	89
G. N. Kiseleva. Effect of IAA on proliferative activity and parameters of the mitotic cycle in barley seedlings	96
R. I. Salganik, N. A. Solovyeva. Hereditary galactosemia of rats	103
V. F. Altergott, V. Z. Roginsky. Formation of Secondary Shoots in Wheat Infected with Root Rot	107
I. S. Rodnyuk, L. Yu. Kosinova. Formation of heteroauxin and auxin-like substances by symbiotic bacteria of <i>Carex eneris</i> C. A. M.	110
Ja. J. Pukhova, I. I. Gitelson, I. A. Terskov. On the role of the autolimmune reactions in the mechanism of cobalt effect on erythropoiesis	114
M. B. Maksimovich, T. A. Batallina. Sedimentation and density characteristic of the infections components of Influenza virus found in the extracellular space	118
M. D. Zacharov, G. I. Borodaevskaya, A. F. Nikiforov. Activity of cholinesterases in sympathetic ganglia of the cat after division of pre- and postganglionic nerve fibres	123
G. V. Idova. Production of IgG- and IgM-antibody in secondary immune response in increased serotonin level primary immune response	126
S. B. Zvetovskiy. Discovery of electroencephalographic and vegetative correlates of conditioned emotional response in acute experiments	130
I. M. Vinnitskiy. Effect of stimulation of the amygdaloid complex by current of different parameters on the acquisition of defensive conditional reflexes on rats	134
V. P. Tomsons, K. N. Verevkina, A. I. Zakabunin, V. M. Tomilova. Antitumour effect of RNA enzymic hydrolysate and individual fraction of oligoribonucleotides	139
V. D. Chmilov. Macrophage elements dynamics in the centre of the aseptic inflammation	143
V. N. Chesnokov, N. P. Mertvetsov. Fractionation of the isoenzymes of rat liver tyrosine aminotransferase by means of DEAE—cellulose column chromatography	148

RESEARCH METHODS

M. V. Shternshis, L. P. Solonenko. Thin-layer Isoelectric focusing as applied to the viral Inclusion-bodies protein	153
---	-----

SHORT NOTES

A. D. Soboleva. Reduction of pulmonary circulation	155
A. D. Soboleva. Histological changes in the liver	158
A. D. Soboleva. Spleen morphology	160
A. D. Soboleva. Histological changes in the salivary glands	163
A. D. Soboleva. Kidney morphology	165

©Издательство «Наука»,
«Известия Сибирского отделения АН СССР», 1975 г.

УДК 631.432

В. П. ПАНФИЛОВ, Н. И. ЧАЩИНА

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ВЛАГИ
В СУПЕСЧАНЫХ И СУГЛИНИСТЫХ АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ
В СВЯЗИ С ИХ ПОРОЗНОСТЬЮ

Поведение влаги в почвах зависит от характера их порового пространства. Порозность супесчаных почв обуславливает слабую обводненность порового пространства этих почв (42% общего объема пор), дискретное состояние почвенной влаги при наименьшей влагоемкости и ограниченное капиллярное движение влаги к испаряющему слою и к зоне корневого иссушения.

Характер порозности среднесуглинистых почв обуславливает высокую обводненность почвенных пор (до 73% общего объема пор) и высокую подвижность влаги в широком интервале естественного увлажнения почв (от наименьшей влагоемкости до 70% НВ).

Автоморфные почвы степной и лесостепной зон Западной Сибири — перспективный объект широкого применения оросительных, агрохимических и других видов мелниораций, направленных на повышение почвенного плодородия. Для научного обоснования эффективности применения этих мелниораций и прогнозирования возможных изменений почвенно-физических условий при мелниоративных воздействиях большое значение имеет познание закономерностей поведения влаги в почвах с учетом их генетических особенностей и свойств.

В связи с этим нами проведено сравнительное изучение почвенной порозности, водных свойств и поведения влаги в почвах супесчаного (каштановая почва) и суглинистого (оподзоленный чернозем) механического состава, широко распространенных соответственно в степной и лесостепной зонах Западной Сибири. Выявленные закономерности поведения почвенной влаги в диапазоне естественного увлажнения почв от наименьшей влагоемкости (НВ) до влажности завядания (ВЗ), очевидно, характерны для большой группы автоморфных почв аналогичного механического состава (южные, обыкновенные, выщелоченные черноземы, серые лесные почвы и др.), составляющих почвенный покров южной части Западной Сибири.

Исследованные нами каштановые почвы по механическому составу — иловато-песчаные супеси, в составе которых преобладают песчаные фракции размером 0,25—0,05 и 0,25—1 мм, составляющие в сумме более 70%. Иловатой фракции (<0,001 мм) содержится всего 8—12%. Оподзоленные черноземы по механическому составу — иловато-пылеватые лессовидные средние суглинки, отличающиеся высоким (более 70%) содержанием пылеватых фракций размером 0,001—0,005 и 0,005—0,05 мм. Количество иловатой фракции — 15—20%.

Из физических свойств супесчаных каштановых почв отметим своеобразие их порозности — преобладание пор крупных размеров (>3 мк), составляющих 62—72% общей порозности. В среднесуглинистых же черноземах большой объем занимают мелкие поры (<3 мк),

Таблица 1

Состав пор в почвах, % от общей порозности										
Горизонт	Глубина, см	Содержание пор (диаметр в мк). %								
		>600	600-60	60-30	30-10	10-3	<3	>60	60-3	
<i>Каштановая супесчаная</i>										
А _{пах}	0-18	28,3	19,0	14,4	8,8	0,9	28,6	47,3	24,1	
АВ	18-30	13,3	13,1	17,9	17,5	0,2	38,0	26,1	35,9	
В	30-70	15,6	11,4	25,2	15,1	0,8	31,9	27,0	41,1	
С _к	100-130	19,8	16,3	24,4	12,3	0	27,2	36,1	36,7	
<i>Чернозем оподзоленный среднесуглинистый</i>										
А _{пах}	0-5	19,1	2,6	3,9	14,9	7,4	52,1	21,7	26,2	
	5-20	18,3	1,2	4,9	14,8	8,2	52,6	19,5	27,9	
	20-32	16,1	4,3	9,6	17,3	5,4	47,3	20,4	32,3	
	АВ	32-42	24,5	14,5	8,8	10,2	2,5	39,5	39,0	21,5
	В ₁	42-62	23,6	18,2	8,4	8,2	2,2	39,4	41,8	18,8
В ₂	62-80	29,3	10,1	6,5	10,8	1,8	41,5	39,4	19,1	
С _к	115-180	14,3	3,1	5,2	24,6	12,0	40,8	17,4	41,8	

составляющие 40—52% от общей порозности (табл. 1). Порозность супесчаных почв представлена системой крупных, разнообразных по форме пор, чаще всего соединенных лишь узкими канальцами в местах стыка почвенных частиц. Подобный характер порозности обуславливает дискретное состояние влаги в почве, при котором отдельные скопления влаги, располагаясь в тонких стыковых порах или системах пор, ограниченными порами размером менее 3 мк, отделены друг от друга крупными пустотами, заполненными воздухом. Порозность же среднесуглинистых черноземов представлена в основном системой однообразных по форме мелких пор, обуславливающих капиллярно-связное состояние влаги в почве.

Отмеченные особенности и различия механического состава почв, свойств и характера их порозности обуславливают различную гидроадсорбционную и водобудерживающую способность супесчаных и среднесуглинистых почв, а также различия в состоянии и движении влаги в их профиле, на рассмотрении которых мы остановимся ниже.

Как видно из данных табл. 2, наименьшая влагоемкость супесчаных каштановых почв составляет 10—12% от веса почвы, или в среднем 1700 м³ на 1 га (в слое 0—100 см). При увлажнении, соответствующем наименьшей влагоемкости, лишь около 35—40% порового пространства супесчаной почвы занято водой, основная часть которой (в среднем 80%) удерживается в тонких порах с диаметрами <3 мк или в системах пор, ограниченных порами размером <3 мк. Остальная часть влаги НВ удерживается в порах размером 60—3 мк, а более крупные поры, составляющие основной объем почвенных пор, заполнены воздухом. Следовательно, в супесчаных почвах, даже при высоком увлажнении, равно НВ, влага разобщена и не представляет капиллярно-связного водного тела.

Наблюдения в почвенных призмах за передвижением влаги, меченой ионом хлора, показали, что процесс восходящего капиллярного движения влаги при испарении выражен слабо, осуществляется лишь в первый день испарения и охватывает не всю промоченную толщу, а только верхнюю ее часть (0—30 см). Следовательно, в супесчаных

Таблица 2

Содержание воды в порах разного размера при наименьшей влагоемкости и влажности разрыва капиллярной связи

Глубина, см	Объемный вес, г/см ³	Общая порозность, %	НВ, %		Колич. пор, занятых водой при НВ, % от общ. порозности	Колич. воды (% от НВ), удерживаемой в порах размером (мк) при НВ			Колич. пор, занятых водой при ВРК, % от общ. порозности	Колич. воды (% от ВРК), удерживаемой в порах размером (мк) при ВРК				
			от веса	от объема		>60	60-30	30-3		<3	>60	60-30	30-3	<3
<i>Каштановая супесчаная</i>														
0-18	1,42	46,7	11,6	16,5	35	Нет	7	13	80	8,9	12,6	Нет	Нет	100
20-30	1,64	38,4	9,7	15,9	42	Нет	Нет	8	92	8,2	13,5	Нет	Нет	100
30-70	1,64	38,7	9,4	15,4	40	Нет	11	10	79	8,6	14,1	Нет	Нет	88
100-130	1,67	38,8	9,3	15,5	40	Нет	19	14	67	8,0	13,4	Нет	Нет	78
<i>Чернозем оподзоленный среднесуглинистый</i>														
0-20	1,27	51,8	30,0	38,1	73	Нет	Нет	29	71	20,5	24,0	Нет	Нет	100
20-32	1,25	53,3	26,6	33,6	63	Нет	25	75	75	20,5	25,6	Нет	Нет	100
32-42	1,19	55,9	23,6	28,1	50	Нет	25	75	75	15,8	18,8	Нет	Нет	100
42-62	1,27	53,3	17,7	22,5	42	Нет	7	93	93	12,8	16,2	Нет	Нет	100
115-150	1,36	48,4	16,2	22,0	45	Нет	14	86	86	11,5	15,6	Нет	Нет	100

1 Определено экспериментально с помощью вакуум-капиллярметра.
2 Для каштановой супесчаной почвы — истинная наименьшая влагоемкость.

почвах в отличие от суглинистых граница резкого уменьшения скорости восходящего движения влаги, характеризующаяся почвенно-гидрологической константой — влажностью разрыва капиллярной связи (ВРК), лежит не в интервале между НВ и ВЗ, а практически равна НВ.

Кроме того, в этих почвах часть влаги в интервале увлажнения от НВ и ниже подвержена действию гравитационных сил, определяющих неравновесность влаги в почве и вызывающих нисходящее перераспределение ее. Равновесное состояние влаги в супесчаных почвах устанавливается только через двадцать дней после полива и характеризует истинную наименьшую влагоемкость этих почв. Эта константная величина почвенной влажности, понятие о которой впервые было развито А. А. Роде [1], в исследованных почвах составляет в среднем 75% от НВ.

Поведение влаги в среднесуглинистых черноземах в сравнении с супесчаными каштановыми почвами характеризуется следующими особенностями. Наименьшая влагоемкость среднесуглинистых почв составляет в среднем 21,7% от веса почвы, или 2730 м³ на 1 га (в слое 0—100 см). Обращает на себя внимание высокая обводненность порового пространства этих почв, особенно их гумусового горизонта, при влажности, равной НВ (см. табл. 2). При этом обводнена вся система мелких и большинство средних пор, преобладающих в составе порозности среднесуглинистых почв, что обуславливает высокую мобильность почвенной влаги при испарении в широком интервале увлажнения почвы.

Наблюдения за поведением меченой влаги в профиле среднесуглинистого чернозема показали, что в этих почвах процесс восходящего капиллярного движения подвешенной влаги четко выражен и осуществляется в пределах всей промоченной толщи 0—150 см. Аналогичное наблюдал и А. Вангелов [2], исследовавший процесс движения подвешенной влаги в почвах Болгарии.

При уменьшении влажности среднесуглинистого чернозема в среднем до 71% от НВ восходящее движение влаги к испаряющему слою и, следовательно, подвижность почвенной влаги резко уменьшаются, что свидетельствует о переходе ее в дискретное состояние. К этому моменту средние по размеру поры почвы полностью освобождаются от воды, а степень обводненности мелких пор заметно снижается (см. табл. 1, 2).

Полученные данные подтверждают установленный советскими исследователями [3—6] факт наличия между НВ и влажностью завядания растений в почвах среднесуглинистого механического состава критической «точки» — влажности разрыва капиллярной связи, при которой резко меняется не только подвижность почвенной влаги, но и ее доступность для растений.

Отмеченные выше особенности свойств и поведения почвенной влаги определяют ряд важных практических мероприятий при использовании этих почв. Установлено, например, что на супесчаных каштановых почвах вследствие крупной порозности и неравновесного состояния влаги при НВ проводить влагозарядковые поливы осенью нецелесообразно, так как значительная часть поливной воды теряется путем передвижения в глубокие горизонты. На среднесуглинистых черноземах, обладающих равновесной величиной НВ, при проведении влагозарядковых поливов оптимальными нормами глубинного просачивания влаги не происходит.

Опыты показали также [7], что на супесчаных почвах из-за неспособности их влаги передвигаться к источнику поглощения использование растениями почвенной влаги, а также элементов пищи возможно только при непосредственном контакте с ними корней. В связи с этим для повышения плодородия супесчаных почв большое значение имеет рацию-

нальное послойное размещение влаги и удобрений. Характер размещения влаги и удобрений в профиле среднесуглинистых черноземов, обладающих высокой капиллярной влагопроводностью, не имеет существенного значения.

ВЫВОДЫ

1. Супесчаные каштановые почвы имеют в основном крупные и средние поры, составляющие 62—72% общей порозности, а среднесуглинистые оподзоленные черноземы — преимущественно мелкие поры, составляющие 40—52% общей порозности.

2. Характер распределения пор по размерам в супесчаных почвах обуславливает слабую обводненность их порового пространства (35—42% объема), дискретное состояние почвенной влаги даже при увлажнении, равном НВ, и весьма ограниченное капиллярное движение влаги к испаряющему слою и к зоне корневого иссушения.

3. Характер порового пространства среднесуглинистых почв обуславливает высокую обводненность почвенных пор (63—73% от объема), равновесность влаги при НВ и высокую подвижность капиллярно-подвешенной влаги в широком интервале естественного увлажнения почвы. В этих почвах граница резкого уменьшения капиллярно-восходящего движения влаги, характеризующаяся влажностью разрыва капиллярной связи, хорошо выражена и соответствует 70% НВ.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
17/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Роде А. А. 1966. О наименьшей влагоемкости. — Почвоведение, № 12.
2. Вангелов А. 1969. О влажности разрыва капиллярной связи болгарских почв. — Почвоведение и агрохимия, № 1.
3. Абрамова М. М. 1948. Опыты по изучению передвижения капиллярно-подвешенной влаги при испарении. — Почвоведение, № 1.
4. Долгов С. И. 1948. Исследование подвижности почвенной влаги и ее доступности для растений. М. — Л., Изд-во АН СССР.
5. Рыжов С. Н. 1957. Скорость передвижения и отдачи почвой воды как фактор ее доступности растениям. — В сб.: Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР.
6. Абрамова М. М., Большаков А. Ф., Орешкина Н. С., Роде А. А. 1956. Испарение из почвы подвешенной влаги. — Почвоведение, № 2.
7. Панфилов В. П. 1973. Физические свойства и водный режим почв Кулундинской степи. Новосибирск, «Наука».

V. P. Panfilov, N. I. Chatschina

PECULIARITY OF BEHAVIOUR OF MOISTURE IN SANDY LOAMS AND CLAY LOAMS OF AUTOMORPHIC SOILS IN THE WEST SIBERIA IN CONNECTION WITH THEIR POROSITY

The type of pore space influences the behaviour of water in soils. It causes the weak water supply at field capacity in sandy loams (only 42 per cent of the total pore space is filled with water). The type of pore space causes the separate state of water and limited movement of capillary moisture to the surface soil and to the zone of root drying.

The type of pore space gives rise to the abundant water supply (73 per cent of the total pore space is filled with water at field capacity) and high mobility of water under natural conditions in clay loams (from the minimum water capacity up to 70 per cent).

В. И. УБОГОВ

К ОБЪЯСНЕНИЮ ПРИРОДЫ УСТОЙЧИВЫХ ОРГАНО-МИНЕРАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ В СОЛОНЦАХ

Для выяснения влияния полуторных окислов и их комплексов с гумусом на устойчивость бентонита к пептизирующему действию натрия проведено лабораторное моделирование. Бентонитовая глина поочередно насыщалась гуматом натрия, коллоидным и ионным железом.

Установлено, что золь гидроокиси железа не участвует в образовании устойчивых к пептизации органо-минеральных комплексов. Ионная форма железа дает прочные органо-минеральные комплексы, устойчивость которых сохраняется при насыщении их натрием до 40% от емкости поглощения.

Предполагается, что в горизонты А солонцов при слабой водопроницаемости горизонтов В в периоды переувлажнения под действием восстановительных процессов в раствор поступает ионное железо, которое, как и алюминий, взаимодействуя с растворимыми гуматами, образует комплексы, определяющие благоприятные свойства этих горизонтов, не зависящие от содержания обменного натрия.

Исследователи солонцовых почв столкнулись с тем, что в ряде случаев между свойствами почвы и содержанием обменного натрия отсутствует прямая корреляция, но объяснения этому факту не дали. Г. Н. Самбур [1] высказал предположение, что обменный натрий может быть в солонцах в активной и пассивной формах и что для расчета мелиорантов необходимо ориентироваться только на активный натрий, на долю которого в ряде солонцов приходится до половины общего количества. Природу пассивного натрия он не объяснил.

Исследования Омской проблемной лаборатории по мелиорации солонцов [2—4] позволили выявить резкое несоответствие свойств почвы с содержанием обменного натрия в горизонтах А солонцов лесостепи.

Было высказано предположение, что при наличии натрия слабая гидрофильность и пептизируемость почвы в горизонте А солонцов обусловлены специфическими органо-минеральными комплексами, в образовании которых существенную роль играют полуторные окислы.

Для объяснения данного явления нами было проведено в лабораторных условиях моделирование органо-минеральных комплексов. Для этого бентонитовая глина насыщалась гуматами натрия, коллоидным и ионным железом по следующей схеме: вариант А — бентонит + гумат натрия; вариант Б — вариант А + коллоидное железо; вариант В — вариант Б + гумат натрия; вариант Г — вариант В + ионное железо; вариант Д — вариант Г + гумат натрия; вариант Е — бентонит, дважды насыщенный гуматом натрия; вариант Ж — бентонит + коллоидное железо; вариант З — бентонит + ионное железо.

Навеску бентонита помещали в коническую колбу и заливали шестикратным количеством раствора гумата натрия из расчета 2,5% беззольной гуминовой кислоты к навеске. Гумат натрия получали титрованием Г. К. 0,1 н. раствором NaOH до pH 7. Содержимое колб оставляли на 15 сут. при ежедневном тщательном перемешивании и, если происходило осветление раствора под осадком, вновь добавляли гумат натрия в количестве 2,5% от веса глины. По истечении срока непоглотившийся гумат натрия отделяли на центрифуге при 7 тыс. оборотов в минуту. Осадок дважды промывали водой, высушивали при 40°C и растирали до 1 мм.

Обработку ионным железом в форме FeCl₃ и золем гидроокиси железа, полученным по методу Грэма [5] и диализованным до отрицательной реакции на хлор, проводили при отношении раствора к препа-

рату 6:1. Вводили 0,7% ионного и 1% коллоидного железа к весу препарата. Смесь препарата с железом тщательно взбалтывали и оставляли на сутки, а затем осадок отделяли и промывали водой на центрифуге при 7 тыс. об./мин и высушивали при 40°C.

Железо в промывных водах и хлоридно-аммиачной вытяжке определяли с αα-ди-пиридином. Промывные воды предварительно сутки настаивали с 1 н. серной кислотой.

В полученных препаратах по каждому варианту определяли гумус общий по Тюрину, поглощенные основания, обменный водород по Гедройцу и пептизируемый водой или при исходном содержании натрия и при насыщении им препарата до 40% от емкости.

В опыте использовали препараты гуминовых кислот, полученные из горизонтов А, В₁ и В₂ мало- и многонариевого солонцов, из горизонтов А_{пах} и АВ лугово-черноземной почвы. Методика получения гуминовых кислот описана ранее [6]. В связи с тем, что характер комплексов с гуминовыми кислотами разных почв был однотипен, в табл. 1 и 2 показаны предельные колебания изучавшихся признаков.

Обращают на себя внимание следующие моменты: при сопоставлении количества поглотившегося гумуса в вариантах А и Е мы видим незначительное увеличение поглощения бентонитом гуминовой кислоты при двукратном насыщении (вариант Е). Введение золь гидроокиси железа (вариант Б) увеличивает поглощение гуминовой кислоты до 1,4—1,5%, а введение ионного железа — до 4,1—4,5%, в том числе при последнем насыщении на 2,68—3,03%.

Однократная обработка бентонита гуматом натрия увеличила количество обменного натрия на 5,2—6,7% (ва-

Таблица 1
Изменение физико-химических свойств бентонита при постоянном насыщении гуматом натрия и железом в коллоидной и ионной формах

Вариант опыта	pH препа- рата	Гумус общ. %,	Железо мг/100г		Ca ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	Fe ⁺⁺⁺	Na ⁺⁺	H ⁺	сумма	% натрия от суммы
			вве- сено	поглощено						
Бентонит	6,7	0,1	—	—	91,5	—	4,9	—	96,4	5,1
А	7,4	0,9—1,1	—	—	85,5—86,6	—	10,6—10,9	—	96,4—97,2	10,3—11,8
Б	6,8	0,9—1,1	1000	—	85,2—86,3	0	10,0—10,3	—	95,4—96,4	10,4—10,8
В	7,2	1,4—1,5	—	—	77,9—79,8	—	15,5—17,2	—	94,7—96,7	16,3—18,1
Г	4,2	1,4—1,5	700	620—648	37,9—41,3	19,1—20,8	5,4	17,6—23,9	80,8—82,7	6,5—6,6
Д	4,6	4,1—4,5	—	—	36,7—39,1	7,2—7,8	16,0—17,9	15,4—17,1	77,7—79,5	20,8—22,0
Е	—	1,3	—	—	78,9	—	16,7	—	95,5	17,5
Ж	6,4	0,1	1000	1000	88,7	0	4,2	—	92,9	4,5
З	4,0	0,1	800	680	32,0	23,0	0,5	24,3	79,8	0,6

Таблица 2

Влияние поглощенного натрия на пептизацию ила водой

Вариант опыта	% обменного натрия от емкости	Пептизируемость ила, %	% обменного натрия от емкости	Пептизируемость ила, %
Бентонит	5,1	2,0	40,0	69,2
З	0,6	0,0	40,0	0,0
Ж	4,5	1,2	40,0	72,6
Г	6,5—6,8	0,0	40,0	0,0
А, Б	10,3—11,8	2,2—6,3	40,0	70,5—76,9
В	16,3—18,1	60,9—65,1	40,0	82,7—86,3
Е	17,5	46,5	40,0	79,1
Д	20,8—22,6	2,0—3,0	40,0	3,6—5,0

риант А). После введения золя гидроокиси железа содержание обменного натрия не изменилось. Вторая обработка гуматом (вариант В) вызвала увеличение натрия в поглощающем комплексе еще на 6—7%. После введения ионного железа (вариант Г) содержание обменного натрия резко уменьшилось, а при следующем насыщении препарата гуматом натрия возросло до 20,8—22,6% от емкости поглощения.

Если расположить варианты в возрастающем порядке по содержанию натрия и сопоставить с количеством пептизируемого водой ила, то отчетливо увидим отсутствие какой-либо закономерной связи. Она отсутствует и в том случае, когда все препараты насыщены натрием в количестве 40% от емкости поглощения (см. табл. 2).

В вариантах З и Г натрий совершенно не проявляет пептизирующего влияния, а в варианте Д пептизация ила водой проявляется очень слабо. Все эти варианты представлены комплексами с участием ионного железа. В то же время варианты с золем гидроокиси железа (Б, В и Ж) при насыщении натрием до 40% от емкости показывают максимальную пептизацию водой, т. е. гидроокись железа оказывает даже стабилизирующее действие на коллоиды и образующиеся комплексы.

Как видно из табл. 1 (варианты Б и Ж), при взаимодействии гидроокисью железа поглощение золя происходит полностью. В центрифугате и промывных водах железо отсутствует. Поглощенный в последующем гумат натрия (вариант В), намного увеличив количество обменного натрия, способствует резкому увеличению пептизируемости ила водой (60—65%). Это свидетельствует о том, что гидроокись железа в комплексах находится в рыхлой связи и не мешает пептизации илстой фракции.

При воздействии хлорным железом полного поглощения железа не происходит. Часть его поглощается обменно, а большая часть активно связывается в комплексах в необменной форме. При этом происходит естественное подкисление среды и уменьшение емкости поглощения.

Нейтрализация полученных комплексов титрованием 0,1 н. раствором NaOH до pH7 приводит к резкому увеличению обменного натрия (более 50% от емкости), но пептизируемость ила даже в этих условиях значительно уступает вариантам с золем гидроокиси железа.

Омский сельскохозяйственный институт

Поступила в редакцию
19/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

- Самбур Г. М. 1962. Почвы солонцового типа Украины, их генезис, агропроизводственные свойства и методы улучшения. Автореф. докт. дисс. Киев, 36 с.
- Градобоев Н. Д., Зубарева Р. Д., Коровицкая Е. Н. 1971. Пептизируемость солонцовых почв и гумуса в лесостепи и степи Омской области.— Научные тр. Омского СХИ, 83, 93—105.

- Градобоев Н. Д., Растегаев Н. С., Семендяева Н. В. 1973. Полуторные окислы и кремнекислота в солонцах Омской области.— Научные тр. Омского СХИ, 113, 14—19.
- Градобоев Н. Д., Растегаев Н. С., Семендяева Н. В. 1973. О формах связи гумуса в солонцовых почвах Омской области.— Научные тр. Омского СХИ, 113, 3—9.
- Путилова И. Н. 1952. Руководство к практическим занятиям по коллоидной химии. Госхимиздат, 292 с.
- Убогов В. И. 1973. Поглощение гуминовой кислоты каолинитовой и бентонитовой глинами.— Научные тр. Омского СХИ, 113, 11—13.

V. I. Ubogov

ON THE EXPLANATION OF THE NATURE
OF STABLE ORGANO-MINERAL COMPLEXES
IN SOLONETZ SOILS

Bentonite was saturated in turn with sodium humates, chloric iron and iron hydroxide soil.

Sodium humates were obtained by titrating humic acids with sodium hydroxide, humic acids being extracted from the solonetz soils of the Omsk forest-steppe zone.

The sols of trioxides do not contribute to the formation of humus-clayey complexes resistant to water peptization in solonetz soils.

Ionic iron forms stable complexes the stability of which remains at their saturation with sodium up to 40 per cent of the absorption capacity.

УДК 631.46.576.8

З. П. КАРАМШУК

ЦЕЛЛЮЛАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ
ТЕМНО-КАШТАНОВОЙ ПОЧВЫ
В ЗЕРНОПАРОВОМ СЕВООБОРОТЕ

В работе установлено, что на темно-каштановой почве в зернопаровом севообороте по мере длительности возделывания пшеницы на одном и том же поле происходит аккумуляция растительных остатков и увеличивается содержание фермента целлюлазы. Но процессы накопления растительных остатков в почве происходят гораздо активнее, чем процессы минерализации. Этому способствуют гидротермические условия в течение зимы и весны; глубокое промерзание почвы (ноябрь—апрель) и позднее оживление микробиологических процессов в весенний период (конец апреля).

Разложение целлюлозы в почве под действием фермента целлюлазы непосредственно связано с круговоротом углерода в природе. По словам С. М. Вернадского [1], в целлюлозе почвы находит свой основной источник энергии. Большие исследования в этом направлении проведены в почвах Восточной Сибири [2—4], установлена сезонность в накоплении этого фермента в почве и положительное влияние его на процессы минерализации.

В почвах Северного Казахстана подобных исследований не было. В данной статье излагаются результаты исследований, проведенных за период с 1968 по 1973 г. в полях четырехпольного зернопарового севооборота, заложенного сотрудниками кафедры земледелия в учебно-опытном хозяйстве Целиноградского сельскохозяйственного института. Почва опытного поля темно-каштановая карбонатная среднесуглинистая, с содержанием гумуса в пахотном слое 3,9%, в подпахотном 1,5%. Исследуемая зона отличается резко континентальным климатом, мало-снежьем, ветренностью, малым количеством осадков, высокими температурами лета и низкими температурами зимы.

Активность фермента целлюлазы определялась в свежих почвенных образцах. Контролем при определении служила почва, прокаленная при 160°C в течение 6 ч. Отбор почвенных проб приурочивался к основным фазам развития растений пшеницы: всходы — кущение, выход в трубку — колошение, полная спелость. Почвенные пробы отбирались под посевами пшеницы первого, второго, третьего года по пару, на полях с различными системами обработки почвы. Целлюлазная активность определялась по методике В. П. Кислицыной (1965). Численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов определялась на фильтрах при посеве разведений почвенной суспензии на среде Гетчинсона с агаром (по О. М. Пушкинской).

В наших исследованиях активность целлюлазы изменялась в зависимости от фазы развития пшеницы, размещения ее в севообороте, обеспеченности почвы влагой. В течение вегетационного периода установлено два максимума в накоплении этого фермента в почве — весенний и осенний (табл. 1). Эти изменения активности целлюлазы совпадают с изменениями количества микроорганизмов и в первую очередь с численностью целлюлозоразрушающих (табл. 2). Летом наблюдается резкое уменьшение активности целлюлазы и одновременно численности микроорганизмов, продуцирующих данный фермент, что можно объяснить главным образом недостатком влаги в почве. Тепловые условия лета следует считать нормальными. Кроме обеспеченности влагой не менее важным фактором усиления процессов накопления целлюлазы осенью является обогащение почвы растительными остатками. Последние активизируют жизнедеятельность микроорганизмов, продуцирующих целлюлазу.

В наибольших количествах фермент целлюлаза накапливалась в пахотном слое почвы 0—20 см. Плоскорезная обработка пара и зяби способствует сосредоточению наибольшей массы растительных остатков ближе к поверхности почвы и, следовательно, наибольшей активизации микробиологической жизнедеятельности в накоплении целлюлазы именно в слое почвы 0—10 см. В подпахотном слое почвы 20—40 см в связи с резким уменьшением количества растительных остатков и угнетением микробиологических процессов целлюлаза выделялась в значительно меньших количествах.

Очевидно, наличием свежего органического вещества можно объяснить и то, что к концу третьего года возделывания пшеницы на одном и том же поле целлюлаза выделяется в значительно больших количествах, чем под посевами пшеницы по пару. К этому времени накапливалось относительно большое количество растительных остатков в почве. Одновременно в почве возрастала численность грибной флоры (на картофельном агаре и целлюлозоразрушающих), расширялся видовой состав целлюлозоразрушающих грибов. Кроме того, почва при трехлетнем возделывании на ней пшеницы обогащалась актиномицетами, среди которых выделено немало энергичных разрушителей целлюлозы. Все это и способствовало накоплению фермента целлюлазы на тех полях, которые засеивались пшеницей два и особенно три года подряд. Видимо, происходили усиленные процессы минерализации клетчатки.

Таблица 1
Целлюлазная активность почвы под посевом пшеницы по пару, второго и третьего года после пара по фазам развития (средние данные за 1968—1973 гг.)

Варианты основной обработки (срок, глубина)	Глубина, см	Пшеница по пару			Вторая пшеница после пара			Третья пшеница после пара				
		по вторую культуру	под третью культуру	по пару	всходы — кущение	выход в трубку — колошение	полная спелость	всходы — кущение	выход в трубку — колошение	полная спелость	всходы — кущение	выход в трубку — колошение
Отвальная на 25—27 см в июне	0—10	Лущение на 12—14 см	Отвальная на 20—22 см	2,2	1,2	3,5	4,4	2,3	5,8	4,6	3,0	5,0
	10—20			0,4	1,1	2,2	4,0	1,6	4,1	5,8	2,3	2,4
	20—40			0,4	0,8	2,9	1,6	0,6	4,0	3,6	1,6	2,4
Отвальная на 25—27 см в августе	0—10	Лущение на 12—14 см		3,2	2,3	4,5	4,0	2,4	3,3	5,8	2,4	5,4
	10—20			3,2	2,0	4,3	2,0	1,3	4,6	5,8	1,9	2,5
	20—40			1,8	1,0	1,9	1,6	0,7	2,2	4,4	2,0	2,7
Плоскорезная на 25—27 см	0—10	Плоскорезная на 12—14 см	Плоскорезная на 20—29 см	2,4	2,4	4,7	3,6	2,4	3,6	5,9	3,0	5,7
	10—20			2,4	1,6	4,2	1,8	1,4	4,2	4,3	2,1	5,0
	20—40			0,4	0,5	2,9	0,8	0,5	3,2	3,6	1,3	2,2
Плоскорезная на 12—14 см	0—10	Плоскорезная на 12—14 см		4,0	3,0	4,9	3,6	2,8	4,3	6,4	5,4	5,8
	10—20			2,4	1,0	2,2	1,8	1,0	4,2	5,2	1,4	5,5
	20—40			0,2	0,2	1,2	0,8	0,3	3,0	3,6	0,5	2,2

Таблица 2

Численность целлюлозоразрушающих грибов в почве под посевом пшеницы по пару, второго и третьего года после пара по фазам развития (средние данные за 1968—1973 гг.)

Варианты основной обработки (срок, глубина)	Глубина, см		Пшеница по пару		Вторая пшеница после пара		Третья пшеница после пара					
	под вторую культуру	под третью культуру	всходы—кущение	выход в трубку—колошение	всходы—кущение	полная спелость	всходы—кущение	полная спелость				
Отвальная на 25—27 см в июне	Лущение на 12—14 см	Отвальная на 20—22 см	0—10	28	27	55	77	21	26	54	0	40
			10—20	34	36	47	56	5	61	64	31	90
Отвальная на 25—27 см в августе	Лущение на 12—14 см	Отвальная на 20—22 см	20—40	12	26	8	6	15	4	27	0	17
			0—10	58	10	50	37	10	17	103	82	72
Плоскорезная на 25—27 см	Плоскорезная на 12—14 см	Плоскорезная на 20—22 см	10—20	15	2	47	70	10	68	48	0	29
			20—40	12	20	0	16	15	7	15	7	0
Плоскорезная на 25—27 см	Плоскорезная на 12—14 см	Плоскорезная на 20—22 см	0—10	79	30	55	61	30	70	98	42	54
			10—20	13	34	47	25	10	46	19	45	3
Плоскорезная на 25—27 см	Плоскорезная на 12—14 см	Плоскорезная на 20—22 см	20—40	5	20	8	0	15	11	24	0	0
			0—10	44	20	83	71	39	26	116	0	36
Плоскорезная на 25—27 см	Плоскорезная на 12—14 см	Плоскорезная на 20—22 см	10—20	8	8	34	38	8	5	12	21	36
			20—40	0	8	8	0	10	8	12	0	3

тыс. на 1 г почвы

Однако процессы аккумуляции растительных остатков в почве к концу третьего года значительно превосходили процессы разрушения их. Это связано в основном с особенностью гидротермических условий в течение зимы и весны [6]. С ноября и почти до конца апреля почвы исследуемой зоны промерзают до полутора метров и более, отчего численность микроорганизмов резко сокращается, минерализации органического вещества не происходит. К весне почва выходит с теми же запасами азота и фосфора, которые в ней были осенью. В весенний период биологическая активность взаимосвязана в основном с изменениями температуры. Оживление микробиологической жизнедеятельности начинается в конце третьей декады апреля при наступлении положительных температур. Максимальная же биологическая активность в почве отмечается в основном во второй, а в иные годы и в третьей декаде мая. Это совпадает с периодом посева пшеницы, рост и развитие которой оказывают своеобразное влияние на биологическую активность в почве. Следовательно, на зяби времени для разложения растительных остатков оказывается недостаточно. Поэтому, чем длительнее возделывается пшеница на одном и том же поле, тем значительнее выражена аккумуляция растительных остатков в почве.

ВЫВОДЫ

1. Увеличение содержания фермента целлюлазы в почве наблюдается при достаточной влагообеспеченности в почве и повышении в ней содержания растительных остатков.

2. В зернопаровом севообороте по мере длительности возделывания пшеницы на одном и том же поле (три года) происходит аккумуляция растительных остатков, одновременно повышается активность фермента целлюлазы.

3. На зяби процессы минерализации растительных остатков все же протекают менее активно, чем процессы их аккумуляции. Этому способствуют раннее глубокое промерзание почвы и позднее оживление микробиологических процессов весной (конец апреля).

Целиноградский сельскохозяйственный институт

Поступила в редакцию
11/II 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Вернадский В. И. 1952. Биохимические очерки. М., Изд-во АН СССР, с. 789.
2. Кислицина В. П. 1965. Целлюлазная активность некоторых ландшафтов Восточной Сибири в зависимости от условий географической среды.— Докл. Ин-та географии и Дальнего Востока СО АН СССР. Иркутск, № 10, с. 40—45.
3. Кислицина В. П. 1968. Целлюлазная активность лесных и степных почв Восточной Сибири.— В сб.: Лес и почва. Красноярск, с. 417—423.
4. Кислицина В. В. 1971. Методика определения целлюлазной активности почв.— В кн.: «Микробиол. и биохим. исследования почв». Киев.
5. Кислицина В. П., Козлов К. А. 1968. Влияние различных источников азотного и углеродного питания на накопление активных целлюлаз культурами микроорганизмов, выделенных из почв Восточной Сибири.— В сб. Прикладная биохимия и микробиология, IV, вып. 1, с. 50—63.
6. Карамшук З. П. 1972. Биодинамика темно-каштановой почвы в весенний период.— Изв. АН КазССР, № 3, с. 27—30.

CELLULASE ACTIVITY OF DARK CHESTNUT SOIL
IN THE FALLOW ROTATION

In the dark chestnut soil the accumulation of stubble remains and cellulase activity increase from the first to the third year of wheat cultivation after clean fallow. The accumulation of stubble remains is more intensive in comparison with the process of mineralization. The cause of this fact can be explained by deep hard freezing of the soil and delayed spring revival of the microflora.

УДК 582.34(23.071 : 571.17)

А. Н. ВАСИЛЬЕВ

К ФЛОРЕ МХОВ «ЛИПОВОГО ОСТРОВА»
НА КУЗНЕЦКОМ АЛАТАУ

В «липовом острове» отмечено произрастание обычных мхов, известных и в других районах Сибири. Вместе с тем в липняках наблюдается повышенная концентрация неморальных видов мхов, некоторые из них (отчасти и бореальные мхи) выделяются определенной спецификой поведения. Наряду с обычными видами в «липовом острове» выявлено несколько редких мхов, которые, несомненно, являются реликтами.

Так называемый «липовый остров» на Кузнецком Алатау был описан П. Н. Крыловым в 1891 г. [1]. С тех пор он находится под ослабленным и пристальным вниманием ботаников. Изучению различных сторон этого уникального природного явления посвящено большое число работ: Л. Ф. Ревердатто [2], В. В. Ревердатто [3], В. И. Грубова [4], М. М. Ильина [5], Л. Б. Колокольникова [6], А. В. Куминовой [7], Э. Д. Крапивкиной [8]. И это понятно. «Липовый остров» сохранил непосредственную генетическую связь с поздне третичными широколиственными лесами [8], и изучение флоры «липового острова», особенно «свиты» травянистых растений липняков, способствует прояснению многих вопросов истории флоры и растительности юга Западной Сибири, да и всей Сибири в целом.

Можно считать, что флора «липового острова» изучена с достаточной — если не с исчерпывающей — полнотой. Не оказались обойденными вниманием даже лишайники, которым посвящена обстоятельная статья Н. В. Водопьяновой [9]. Не везло лишь мхам. Правда, Э. Д. Крапивкина произвела небольшие сборы мхов с территории «липового острова». Эти сборы были обработаны и опубликованы С. В. Гудошниковым [10]. Однако они оказались довольно скудными (всего 17 видов) и были представлены главным образом широко распространенными видами: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw. и т. д. Но два вида, отмеченные С. В. Гудошниковым в качестве реликтовых, безусловно, заслуживают внимания, это *Thamnium obtusatum* (Lindb. et Arn.) Kindb. (неверно определенный Гудошниковым как *Th. neckeroides* (Hook.) V. S. G. — личное сообщение Л. В. Бардунова) и *Eurhynchium angustirete* (Broth.) Cop. (приведенный С. В. Гудошниковым под названием *E. zetterstedtii* Störn.).

С. В. Гудошников справедливо выделил именно эти виды. Но он неправ, говоря, что *E. angustirete* не был ранее отмечен для Сибири. Этот вид приводился для Алтая (р. Мал. Белая) по сборам Б. А. Келлера [11]. *Thamnium obtusatum* на территории «липового острова» впервые собран А. В. Куминовой в конце 40-х годов. Образцы опреде-

лены Л. В. Бардуновым и хранятся в Гербарии им. М. Г. Попова в г. Иркутске.

Учитывая, что «липовый остров» представляет огромный интерес для бриолога, мы провели детальное бриологическое исследование ценозов с участием липы. Эта работа была частью более широко запланированной программы по изучению флоры листостебельных мхов всего Кузнецкого Алатау.

Ниже излагаются наиболее существенные результаты исследований.

В районе «липового острова» было выявлено 56 видов листостебельных мхов (лесных). Это составляет около 1/5 всей флоры мхов Кузнецкого Алатау. Не удалось выявить ни одного вида мха, распространение которого в Сибири было бы связано только с липняками. Таких видов, как отмечает Э. Д. Крапивкина [8], нет и среди остальных высших растений. Это обстоятельство заставляет сделать вывод, что отсутствие мхов, связанных в своем распространении в Сибири с липовым лесом, несомненно, объективный факт, а не следствие недостаточной бриологической изученности липняков. Все обнаруженные в липняках виды мхов (в том числе и наиболее редкие) известны и в других районах Сибири).

Из отмеченных для занятой лесами с участием липы территории 56 видов мхов 39 видов собрано здесь впервые. Поскольку нахождение большинства этих видов в нашем районе не является неожиданным и не представляет особого географического интереса, мы их и не приводим.

Флора мхов «липового острова» включает в основном довольно обычный, стандартный набор видов, встречающихся в лесах горной части юга Западной Сибири. Большинство этих видов — 34, или 60,5%, должно быть отнесено к бореальному элементу. Это широко распространенные в Сибири мхи, встречающиеся в самых разных лесных формациях. В качестве примера назовем *Mnium stellare* Hedw., *Rhodobrium roseum* (Hedw.) Limpr., *Tetraphis pellucida* Hedw.

18 видов, или 32%, флоры мхов «липового острова» относится к неморальному элементу. В невысокогорной части Кузнецкого Алатау неморальные виды составляют только 13,9%, в черневой тайге этого же района — 15,5%. Следовательно, «липовый остров» сильно обогащен неморальными видами мхов, хотя общий фон в нем составляют бореальные виды. Здесь мы видим довольно полную аналогию с картиной, которую рисует Э. Д. Крапивкина [8], говоря о концентрации третичных реликтов в липняках. По данным Э. Д. Крапивкиной [8], реликтовые неморальные виды высших растений (без мохообразных) в черневой тайге составляют 20% от всего числа зафиксированных там видов, а в липняках — почти вдвое больше.

Кроме повышенной обогащенности неморальными видами мхов липняки резко выделяются и поведением ряда неморальных (отчасти и бореальных) видов. Особенно показателен в этом плане *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr. Он сравнительно обычен на юге Сибири и произрастает почти исключительно на скалах или отдельных камнях и валунах, среди лесов, на поверхности камней в качестве эпилита [12—15]. В качестве же эпифита этот вид, согласно данным Л. В. Бардунова, встречается крайне редко, всего три или четыре раза, да и то один раз *L. sciuroides* рос на стволе сухого дерева. Преимущественно на поверхности камней растет в Южной Сибири *Neckera pennata* Hedw., лишь на юго-восточном побережье Байкала она отмечена в качестве широко распространенного на стволах тополя эпифита [15] и в бассейне р. Чан [16]. Почти исключительно эпилитным видом является *Homalia trichomanoides* (Hedw.) V. S. G., встречающаяся как эпифит только в подзоне южной тайги Среднего Приобья [16]. Лишь на поверхности камней отмечен *Homomallium incurvatum* (Brid.) Loeske.

Совсем иначе эти виды ведут себя в липняках. Все они здесь резко тяготеют к стволам липы и становятся почти чистыми эпифитами (селятся они также на основаниях стволов и на выступающих корнях), все имеют массовое развитие. Наиболее обилён *Leucodon sciuroides*. Стволы более крупных и старых лип бывают покрыты почти сплошными коврами (с северной или верхней — в случае наклонности ствола — стороны) от основания ствола и до высоты 1,5—2 м при мощности (высоте ковра) 7—9 см, а ширине нередко в половину длины окружности ствола. До высоты 5—7 м *L. sciuroides* часто поднимается в виде отдельных дерновинок. Крупные дерновины на высоте до 1 м образуют *Homalia trichomanoides* и *Neskera pennata*. Очень часто *N. pennata* и *Leucodon sciuroides* растут вместе, образуя пышные ковры на верхней стороне слегка наклоненных стволов старых лип, примерно от основания до высоты 5—6 м. *Homomallium incurvatum* покрывает стволы лип тонкими, но довольно широкими лентами от основания до 1,5 м высоты. Остальные эпифитные мхи растут на липе куртинками маленьких размеров на небольшой высоте — 1—2 м.

В целом на стволах липы отмечено 13 эпифитных видов: *Brachythecium glareosum* (Spruce) B. S. G., *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst., *Heterophyllum haldanianum* (Grev.) Fleisch., *Homalia trichomanoides*, *Homomallium incurvatum*, *Hypnum pallescens* (Hedw.) P. Beauv., *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske, *Leucodon sciuroides*, *Mnium cuspidatum* Hedw., *Neskera pennata*, *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske, *Platygium repens* (Brid.) B. S. G., *Pylaisia polyantha* (Hedw.) B. S. G. К ним надо прибавить 7 полуэпифитных видов, растущих на основаниях стволов и выступающих корнях: *Brachythecium reflexum* (Starke) B. S. G., *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B. S. G., *P. laetum* B. S. G., *Pseudoleskeella tectorum* (A. Br.) Kindb., *Thamnum obtusatum*.

Ни одна другая древесная порода Сибири не может сравниться с липой в этом отношении.

Из приведенных выше видов 9 мхов бореальные, и они нередки на юге Сибири. Вне «липового острова» перечисленные виды встречаются на довольно разнообразных экотопах: на почве, на основаниях стволов и выступающих корнях деревьев, на поверхности отдельных камней со слоем мелкозема и гумуса и т. п. Часть видов, наряду с другими экотопами, селятся и на стволах деревьев.

К неморальным видам мы относим *Anomodon longifolius* (Brid.) Hartm., *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv., *Campyllum hispidulum* (Brid.) Mitt., *C. sommerfeltii* (Myr.) J. Lange, *Eurhynchium angustirete*, *E. schleicheri* (Hedw.) Kindb., *Fissidens bryoides* Hedw., *F. taxifolius* Hedw., *Homalia trichomanoides*, *Homomallium incurvatum*, *Leskeella nervosa*, *Leucodon sciuroides*, *Hypnum cupressiforme*, *Mnium cuspidatum*, *Plagiothecium roseanum* (Hampe) B. S. G., *Platygium repens*, *Pylaisia polyantha*, *Thamnum obtusatum*.

Большинство неморальных видов мхов (из перечисленных) сравнительно обычны на юге Сибири. Вряд ли эти виды можно считать реликтовыми. Скорее всего, это те виды, о которых Л. В. Бардунов [17] говорит, что «они составляют в современной бриофлоре селективную группу, отобравшуюся из неморальных видов, вошедших в состав таежной бриофлоры без изменения видовой специфики и без перехода в реликтовое состояние» (с. 32).

Из редких для Сибири неморальных видов, встреченных в «липовом острове», надо отметить *Eurhynchium angustirete*, *E. schleicheri* и *Fissidens taxifolius*.

Eurhynchium angustirete распространен в Европе (исключая крайний север, запад и юг), на Кавказе и в Закавказье, включая северную

часть Турции. Судя по данным Т. Копонена, эта часть ареала не контактирует с собственно европейской. Далее к востоку идут лишь отдельные изолированные местонахождения: Южный Урал, Кузнецкий Алатау (западный склон хребта — «липовый остров», р. Нижняя Терсь, г. Заячья и р. Верхняя Терсь, в окр. пос. Загадное), Алтай — р. Мал. Белая в окр. г. Змеиногорска [11], р. Катунь между селами Манжерок и Муны, Западный Саян (хр. Кулумыс) (последние две точки указаны по сборам Л. В. Бардунова). Кроме того, *Eurhynchium angustirete* известен в Японии и на о. Тайвань. На территории Кузнецкого Алатау данный вид произрастает на полузатененной почве.

Eurhynchium schleicheri довольно широко распространен по территории всей Европы. В азиатской части СССР *E. schleicheri* имеет изолированные местонахождения: «липовый остров» на Кузнецком Алатау, отмечен на полусгнившем колоднике, южная часть Алтая — окр. Рахмановского озера [18], Прибайкалье и Приморье [13].

Fissidens taxifolius имеет более широкий ареал, чем приведенные выше виды. Его произрастание отмечено в Европе, Африке, Восточной Азии, Северной, Центральной и Южной Америке. На территории Советского Союза *F. taxifolius* распространен следующим образом: европейская часть до Урала включительно, Кавказ, затем — после большого перерыва — Кузнецкий Алатау («липовый остров», среднее течение р. Нижняя Терсь и верховья р. Тея, растет лишь на обнаженной почве) и Алтай [19, 20]. Восточнее перечисленных сибирских местонахождений *F. taxifolius* встречается только на юге Дальнего Востока.

Интересен также *Anomodon longifolius*. Он сравнительно широко распространен в Европе до Урала на восток и на Кавказе. Восточнее идут два изолированных участка. Первый — южносибирский — образован несколькими изолированными друг от друга местонахождениями: на Кузнецком Алатау, отмечен на полусгнившем колоднике, в окр. г. Красноярска [21], на Северном Алтае и Западном Саяне. Второй участок — юг советского Дальнего Востока и Япония [22, 23].

Перечисленные виды, судя по характеру их ареалов, несомненно, являются реликтами. На наш взгляд и взгляд большинства исследователей, разорванности ареала, как правило, достаточно для того, чтобы вид считался реликтовым. Многие ботаники датируют реликты, связанные с липой, плиоценом. Ограниченность материала не позволяет нам обоснованно обсуждать вопрос о возрасте реликтов среди мхов. Мы просто присоединяемся к мнению большинства.

Таким образом, и с точки зрения бриолога «липовый остров» оказывается очень интересным.

В изучении флоры мхов «липового острова» сделаны лишь первые шаги, и трудно утверждать, что видовой состав выявлен полностью. Вероятно, еще будут сделаны находки редких и интересных видов. Но имеющиеся материалы заслуживают внимания.

Результаты изучения флоры мхов «липового острова» во многом аналогичны результатам изучения флоры других высших растений. Вместе с тем у мхов наблюдается явление, отсутствующее у других типов высших растений.

Это экологический «сдвиг» ряда неморальных видов, только на территории «липового острова» полностью сохранивших свою эпифитную природу, в то время как почти во всех остальных районах Сибири они в большей или меньшей степени превратились в эпилиты.

Выражаю Л. В. Бардунову сердечную благодарность за большую помощь в работе.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
6/1 1974

Т. Г. ЛАМАНОВА

ВОЗРАСТНОЙ СПЕКТР, ЧИСЛЕННОСТЬ И ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ТИПЧАКА И КОВЫЛЯ В СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЧУЛЫМО-ЕНИСЕЙСКОЙ КОТЛОВИНЫ

Предпринята попытка проследить изменения возрастного спектра и жизненного состояния степных эдификаторов *Stipa capillata* L. и *Festuca pseudovina* Nask. на плакорных местообитаниях и участках каменистых степей в Чулымо-Енисейской котловине. На основании сопоставления жизненных состояний этих популяций выяснилось, что на каменистых склонах молодые растения развиваются лучше при ухудшении жизнеспособности взрослых. Влияние типчака выше на каменистых участках, а ковыля — на плакоре. По мере ухудшения экологического фона воздействие ковыля и типчака на *Carex pediformis* С. А. Меу. уменьшается.

Зная, как изменяются возрастной спектр и жизненное состояние популяций, можно провести анализ ценообразующей роли видов в растительном сообществе. Особый интерес представляет сравнение поведения эдификаторов степных сообществ в различных экологических условиях.

Нами была сделана попытка проследить изменение возрастного спектра и жизненного состояния ковыля и типчака на плакорных местообитаниях и участках каменистых степей. С этой целью в восточной части Чулымо-Енисейской котловины был заложен профиль от вершины южного склона до его подножья. Район работы расположен в лесостепной зоне с холмисто-увалистым рельефом: северные склоны холмов заняты березовым лесом, участки каменистых степей приурочены к южным склонам различной крутизны. Место для профиля выбиралось с таким расчетом, чтобы выпас скота был незначительным и практически одинаковым на всех участках и не оказывал сколько-нибудь заметного влияния на состояние травостоя.

Было выделено четыре фитоценоза.

1. *Festuca pseudovina* + *Potentilla acaulis* — на вершине.
2. *Festuca pseudovina* + *Stipa capillata* + *Carex pediformis* + *Potentilla acaulis* + *Thymus serpyllum* — на южном склоне.
3. *Festuca pseudovina* + *Stipa capillata* + *Carex pediformis* — на нижней части южного склона.
4. *Stipa capillata* + *Festuca pseudovina* — на шлейфе и плакоре.

На плакоре увлажнение максимальное для данного профиля, а условия для развития растений оптимальные.

Набор видов, сопутствующих доминантам, очень сходен по своему видовому составу и обилию на всех участках. Первые три участка профиля (табл. 1) занимают сообщества каменистых степей, которые, как правило, находятся в самых трудных условиях существования. Небольшое количество выпадающих здесь осадков быстро стекает со склонов, поэтому растения находятся в условиях недостаточного увлажнения.

Кроме того для каменистых склонов характерны резкие колебания температур поверхности почвы: в летний период в течение суток 31—45°, на глубине 5 см — 12—18°, 10 см — 5—10°. Слой мелкозема обычно невелик, а покрытие почвы камнями довольно значительное. На вершине (уч. 1) оно достигает 20%, иногда встречаются выходы на поверхность коренных пород (песчаников). Слой мелкозема мал — 10—15 см. На участке 2 он увеличивается до 30—40 см, покрытие почвы камнями снижается до 5—10%. На участке 3 условия существования улучшаются: камни покрывают только около 3% поверхности почвы, слой мелкозема около 50 см.

1. Крылов П. Н. 1891. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. — Изв. Томск. ун-та, т. 3, вып. 1, 40.
2. Ревердатто Л. Ф. 1925. К вопросу о судьбе липового острова в Кузнецком Алатау. — Изв. Томск. ун-та, т. 75, 277—280.
3. Ревердатто В. В. 1931. Растительность Сибири. Новосибирск, 176 с.
4. Губанов В. И. 1940. О современном состоянии липового острова в предгорьях Кузнецкого Алатау. — Сов. бот., № 1, 84—85.
5. Ильин М. М. 1941. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение. — В кн.: Мат. по ист. флоры и растит. СССР, вып. 1, М., с. 257—292.
6. Колокольников Л. Б. 1941. О распространении липы и некоторых новых растений Кузнецкого Алатау. — Зам. по фауне и флоре Сибири, вып. 5, Томск, с. 1—8.
7. Куминова А. В. 1950. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 167 с.
8. Крапивкина Э. Д. 1973. К изучению третичных реликтов черновой тайги Кузнецкого Алатау. — Изв. Томск. отд. ВБО, т. 6, Томск, с. 80—84.
9. Водопьянова Н. В. 1970. Лишайники липового острова на Кузнецком Алатау. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 127—129.
10. Гудошников С. В. 1970. Некоторые данные о листовых мхах липового острова. — В кн.: Проблемы комплексного изучения геогр. района и метод краеведческой работы в школе. Мат. конф. Новокузнецк, с. 20—22.
11. Коронен Т. 1967. *Eurhynchium angustirete* (Borth.) Kor. comb. n. (= *E. zetterstedtii* Storm.) and its distribution pattern. — Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn., 43, 53—59.
12. Бардунов Л. В. 1961. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. Л., «Наука», 119 с.
13. Бардунов Л. В. 1963. Третичные реликты во флоре мхов Прибайкалья. — В кн.: Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск, с. 48—82.
14. Бардунов Л. В. 1965. Листостебельные мхи Восточного Саяна. М.—Л., «Наука», 160 с.
15. Бардунов Л. В. 1969. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., «Наука», 329 с.
16. Косачева Л. А. 1970. Эпифитная флора мхов среднего Приобья (бассейн р. Чан). Вопросы биологии. Уч. зап. Омск. гос. пед. ин-та, вып. 58, Омск, с. 81—88.
17. Бардунов Л. В. 1973. Флора листостебельных мхов Алтая и Саян. Автореф. докт. дисс. Киев, 52 с.
18. Годвинский М. И. 1966. Листостебельные мхи прибрежий Рахмановского озера. — В кн.: Бот. матер. ин-та бот. АН КазССР, вып. 4, Алма-Ата, с. 140—154.
19. Крылов П. Н. 1924. Материалы к флоре споровых растений Алтая и Томской губернии. — Изв. Томск. ун-та, 75, с. 1—48.
20. Годвинский М. И. 1969. Географические элементы листостебельных мхов Казахстана. — В кн.: Бот. матер. Ин-та бот. АН КазССР, вып. 6, Алма-Ата, с. 79—90.
21. Lindberg S. O., Arnell H. W. 1890. Musci Asiae borealis. — Kung. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., 2, Stockholm, 163 p.
22. Лазаренко А. С. 1941. Листви́я мохи Радянського Далекого Сходу. Бот. ж. АН УССР, т. 2, № 2, 271—308.
23. Iwatsuki Z. 1963. A revision of the genus *Anomodon*. — Bot. Lab., no. 26, 27—62.

A. N. Vasil'ev

MOSESSES OF "TILIA ISLAND" OF THE KUZNETSK ALATAU MOUNTAINS

The mosses discovered in the "Tilia Island" are ordinary and they are found in the other districts of Siberia. Some species are also Tertiary relics. The Tertiary mosses are more characteristic of the "Tilia Island", than of tshernevaya taiga of the Kuznetsk Alatau.

Таблица 1

Некоторые показатели экологического профиля

№ участка	Фитоценоз	Длина, м	Крутизна склона, град	Общее проективное покрытие	% почвы, занятой камнями	Число особей и популяций типчака на 1 м ²	Число особей и популяций ковыля на 1 м ²
1	<i>Festuca pseudovina</i> + <i>Potentilla acaulis</i>	44	10	60	20	18,1	0,7
2	<i>Festuca pseudovina</i> + <i>Stipa capillata</i> + <i>Carex pediformis</i> + <i>Potentilla acaulis</i> + <i>Thymus serpyllum</i>	100	30	30—40	10—5	12,5	4,1
3	<i>Festuca pseudovina</i> + <i>Stipa capillata</i> + <i>Carex pediformis</i>	15	20	40—50	3	33,9	9,3
4	<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca pseudovina</i>	20	5	70	—	25,9	25,5
5	<i>Stipa capillata</i> + <i>Festuca pseudovina</i>	60	0	90—100	—	21,7	27,0

В качестве объектов исследования нами были взяты эдификаторы степной растительности — плотнoderновинные злаки: типчак *Festuca pseudovina* Hack. и ковыль-волосатик (тырса) — *Stipa capillata* L.

Типчак — эвритопный вид, играет эдификаторную роль как в коренных, так и в производных сообществах; в качестве соэдификатора принимает участие в сложении фитоценозов каменистых степей и ковыльных ассоциаций, занимающих плакорные или близкие к плакорным местообитания. Ковыль на плакорах и каменистых склонах также выполняет роль эдификатора. Их устойчивости в степных сообществах способствует структура корневой системы. Типчак обладает мощной мочковатой корневой системой, достигающей глубины более 50 см, но основная масса корней находится на глубине до 20 см. У ковыля основная масса сосредоточена в гумусовом горизонте.

Для выяснения возрастного состава и жизненного состояния популяций типчака и ковыля на каждом из пяти участков было заложено по 15 площадок размером 1×1 м², на которых учитывалось общее число особей в каждой популяции, численность каждой возрастной группы по каждому виду, жизненное состояние каждой возрастной группы и размеры дернин особей типчака и ковыля. В основу деления на возрастные группы были положены схемы Т. А. Работнова [1], Н. В. Трулевич [2], Л. И. Воронцовой [3] и выделены следующие группы особей: виргинильные, переходные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, стареющие генеративные и сенильные.

Деление популяций на возрастные группы проводилось по морфологическим признакам, основанным на том, что при старении центральная часть дерновины отмирает, уменьшаются величина и число генеративных побегов. Побеги у старых и стареющих особей расположены кольцом по периферии дерновины. Со временем это кольцо распадается на отдельные участки. При определении жизненности учитывались размер листьев, количество генеративных побегов, цвет растения, сочность листьев и т. д.

Следуя методике Г. М. Проскуряковой [4], мы выделили пять баллов жизненности: 1ж, 2ж, 3ж, 4ж, 5ж. Самая высокая оценка жизненности соответствует баллу 5ж.

Для выяснения характера ценологических взаимодействий использовался метод корреляционных решеток и трехмерных диаграмм. Все учтенное количество сочетаний принималось за 100%, а доля каждого варианта (встречаемость) выражалась в процентах от этого общего числа. По оси ординат откладывались жизненные состояния двух срав-

ниваемых видов или двух возрастных групп одного вида; высота перпендикуляра показывала встречаемость сочетаний этих жизненностей.

Т. А. Работнов [1] считает, что показателем высокой жизненности вида в ценозе являются высокий процент генеративных особей в составе популяции и быстрый переход ювенильных особей в генеративные. В возрастном спектре популяции это выражается небольшой долей переходных особей.

А. А. Уранов [5], рассматривая вопрос о темпах развития вида в растительном сообществе, различает два случая ускорения его развития: временное, связанное с наличием в фитоценозе свободной «жизненной ниши», и длительно сохраняющееся. В первом случае увеличение численности взрослых особей приводит к замедлению их развития, во втором быстрые темпы развития сохраняются на протяжении всего жизненного цикла растения, при этом старые особи относительно быстро отмирают и освобождают место молодым.

В исследуемых сообществах количество генеративных особей популяции типчака на участках каменистой степи довольно большое (42—64%), к подножью склона оно снижается до 29—20%. Одновременно процент ювенильных особей возрастает и на плакоре достигает максимума — 46 (табл. 2). Таким образом, наиболее высокой жизненностью типчак обладает на участках каменистой степи. Всходы типчака также обнаружены только на участках каменистой степи (на участке 1—25, на участках 2 и 3 — по одному). Количество переходных особей наименьшее у подножья склона, где у типчака максимальное для профиля количество растений на 1 м², довольно высокий процент старческих и стареющих особей, т. е. здесь наблюдаются более высокие темпы развития типчака при численном господстве и довольно хорошем жизненном состоянии. Ускорение развития типчака гарантирует ему большую устойчивость в ценозе и позволяет быстро захватывать свободное жизненное пространство. Это длительно сохраняющееся ускорение развития. Конкурентная способность ковыля здесь ослаблена: количество генеративных особей очень мало (19%), развитие их замедленно. Вероятно, это объясняется тем, что гумусовый горизонт мал для оптимального развития ковыля и достаточен для типчака.

Популяция ковыля на первом участке представлена только вегетативными особями, причем процент переходных особей, по сравнению с остальными участками, невелик — 18. Четкой закономерности в изменении количества генеративных особей при перемещении от вершины склона к плакору не наблюдается, зато количество переходных особей этой популяции постепенно уменьшается к плакору (42—24—23—15%), что свидетельствует о быстром переходе ювенильных растений в генеративное состояние в связи с улучшением условий существования. Число особей популяции ковыля на 1 м² также возрастает от вершины к плакору.

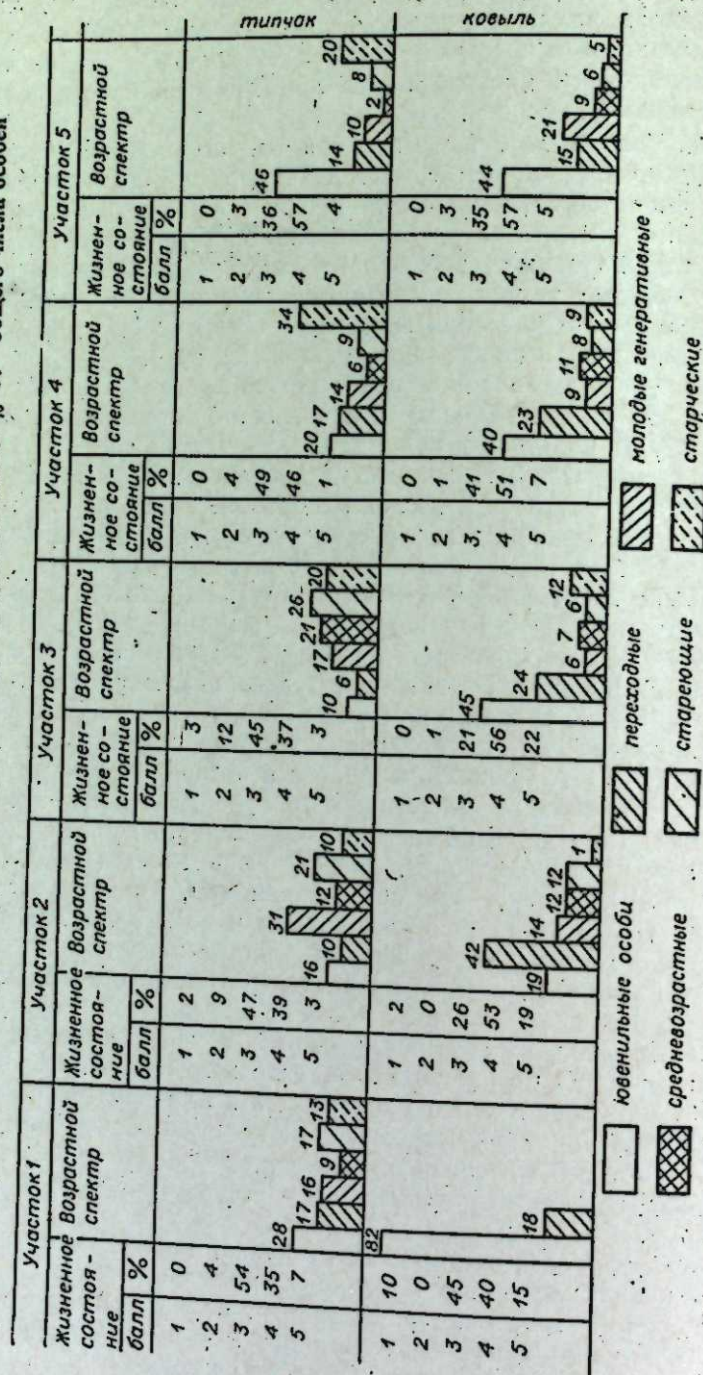
Таким образом, в отличие от типчака, ковыль обладает более высокой жизненностью на плакорных местообитаниях.

Жизненное состояние вида зависит от экологического фона, ценологического влияния особей других видов и взаимоотношения виргинильных и взрослых особей одного и того же вида.

Нами была сделана попытка проследить взаимоотношения виргинильных и взрослых особей в их популяциях, влияние ковыля и типчака друг на друга и на какой-нибудь третий вид на различных участках профиля. В качестве третьего, нейтрального, растения была выбрана осочка стоповидная (*Carex pediformis* С. А. Меу.), встречающаяся в довольно значительном обилии на всех участках.

Рассмотрим, как изменяется соотношение жизненных состояний виргинильной группы и прочих особей типчака и ковыля при измене-

Таблица 2
Изменение возрастного спектра и жизненного состояния популяций *Festuca pseudovina* и *Stipa capillata* в экологическом ряду по микрорельефу. Каждая возрастная группа представлена в % от общего числа особей



нии экологических условий (см. рисунок). На вершине и склоне (участки 1, 2), где почвенный слой невелик, а занятость почвы камнями значительна, отлично развитые виргинильные особи типчака чаще всего встречаются тогда, когда жизненность взрослых растений невелика (3ж). На вершине встречаемость таких сочетаний составляет 12,5%, на склоне — 3,5%. На участке 3 при дальнейшем увеличении слоя мелкозема такой закономерности не наблюдается, на участке 4 отлично развитых виргинильных особей типчака нет, а в оптимальных для профиля условиях (участок 5) самую высокую встречаемость они дают с хорошо развитыми особями популяции.

На всех участках преобладают сочетания виргинильных особей 3-го и 4-го балла жизненности с особями остальных возрастных групп такого же жизненного состояния, т. е. развитие растений виргинильной группы в большей степени зависит от экологических условий и только при наличии небольшого слоя мелкозема взрослые особи действуют несколько угнетающе на молодые.

Примерно такая же зависимость наблюдается и в популяции ковыля. На вершине популяция представлена только виргинильной группой. Жизненное состояние ее довольно хорошее, отлично развитые особи составляют 15%, хорошо развитые — 40, средней жизненности — 45%. Начиная со склона и кончая плакором, в популяции появляются все возрастные группы. На склоне отлично развитые виргинильные особи самую высокую встречаемость (22,5%) дают с посредственно развитыми. Отдельные экземпляры виргинильных и взрослых особей произрастают в отсутствие друг друга, но процент их невелик (1,1; 5,6). Самую высокую встречаемость дают сочетания хорошо развитых виргинильных растений с посредственно развитыми взрослыми особями (30,3%), т. е. на этом участке каменистой степи молодые особи ковыля лучше всего чувствуют себя тогда, когда жизненность остальных особей популяции занижена.

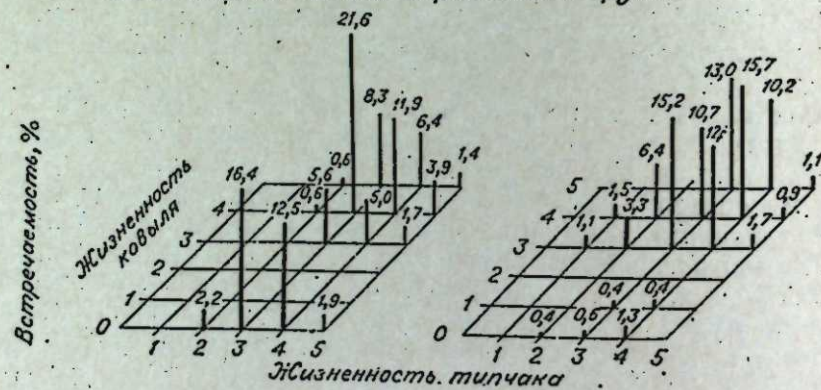
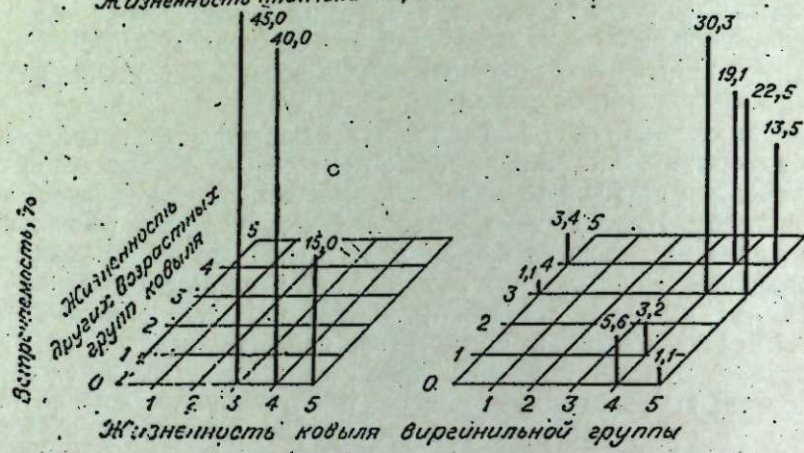
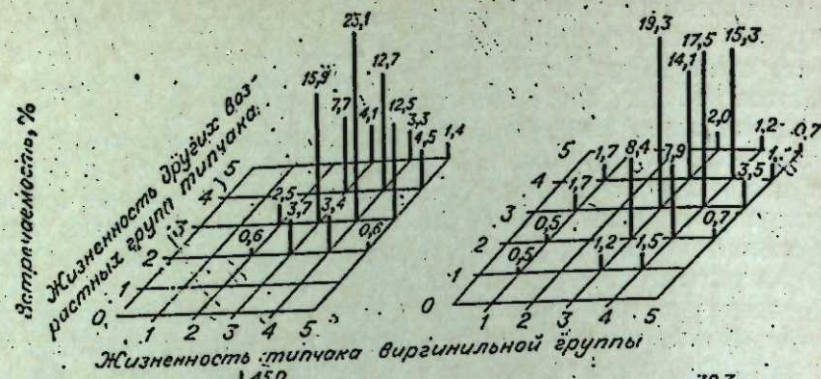
На остальных участках хорошо и отлично развитые виргинильные особи типчака растут вместе с взрослыми растениями 4-го балла жизненности, т. е. в наилучших экологических условиях.

Таким образом, на каменистой степи при наличии небольшой площади с хорошими условиями существования (вершина, склон) молодые растения развиваются отлично чаще всего при ухудшении жизненности остальных, но влияние последних незначительно, гораздо большую роль играет экологический фактор. При улучшении условий существования влияние взрослых растений на виргинильные уменьшается.

Анализ жизненного состояния популяций типчака и ковыля показывает, что влияние их друг на друга весьма ощутимо. Отлично развитые особи обеих популяций растут совместно на всех участках, но процент их уменьшается от вершины к плакору (1,4; 1,1; 0,8; 0,2; 0,5). Если принять эти сочетания на каждом участке за единицу, то при снижении жизненности ковыля или типчака процент отлично развитых особей второй популяции возрастает в несколько раз.

	Номера участков				
	1	2	3	4	5
5ж типчака, 4ж ковыля	2	5	0,8	3,6	8
5ж типчака, 3ж ковыля	1	1	1	7	7
4ж типчака, 5ж ковыля	4	9	11	31	11
3ж типчака, 5ж ковыля	6	11	14	36	8

Как видим, влияние типчака на ковыль проявляется отчетливее, чем ковыля на типчак, но по мере улучшения экологических условий (на плакоре) оно ослабевает. На участках 1,2 встречаются иногда

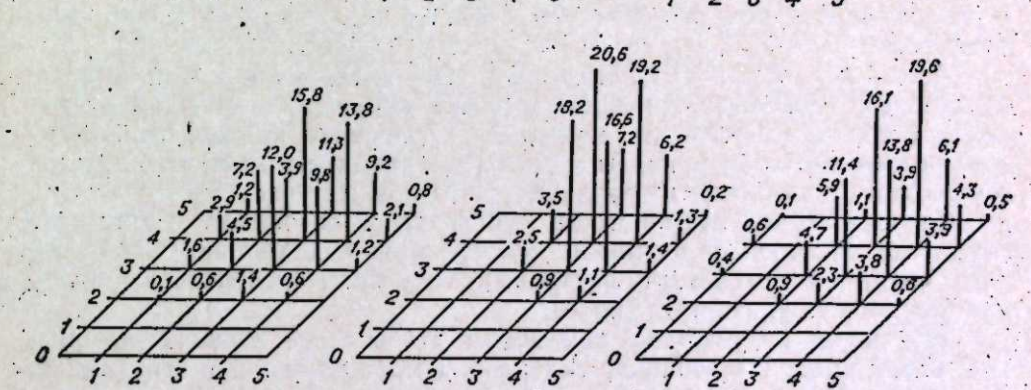
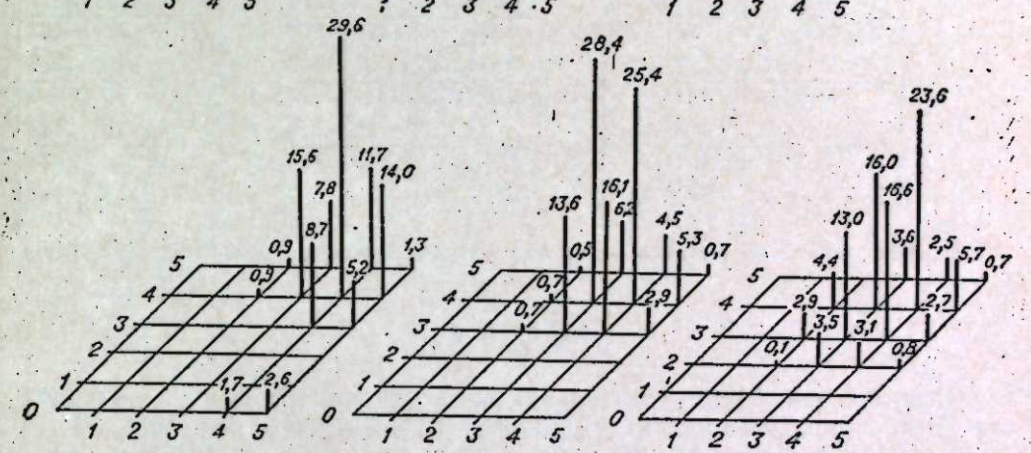
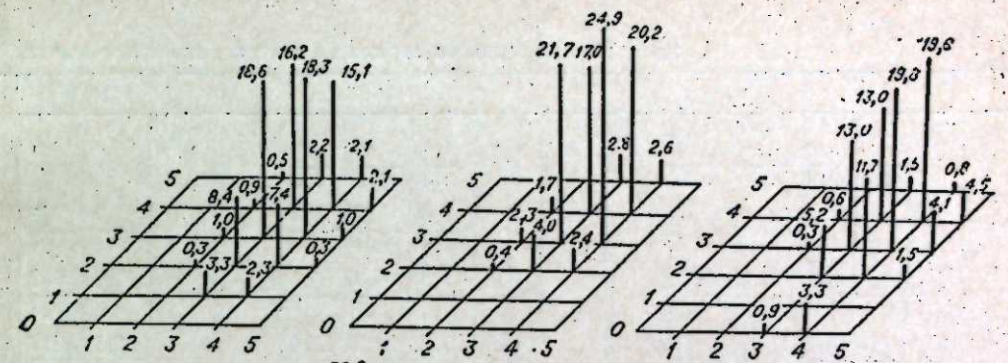


Диаграммы соотношений жизненного состояния популяций типчака

и ковыля на участках экологического профиля.

в довольно большом количестве особи типчака, растущие в отсутствие ковыля. Это объясняется тем, что численность популяции ковыля здесь незначительна по сравнению с типчаком. На плакоре популяция ковыля развита лучше, а типчака хуже, поэтому некоторые особи ковыля растут без типчака, но процент их невелик (0,1—0,6). Самые высокие проценты встречаемости на всех участках дают сочетания молодых и взрослых растений хорошей и средней жизненности, т. е. и здесь ведущая роль принадлежит экологическому фактору и экологической близости видов.

Анализ жизненного состояния популяций типчака в его отношении к осочке стоповидной (табл. 3) показывает, что это влияние довольно ощутимо. Сочетания отлично развитых особей обеих популяций отмечены на всех участках, за исключением третьего. Самый высокий процент отмечен на участке 5 (2,8), т. е. в оптимальных условиях. Если на каждом участке эти сочетания принять за единицу, то при уменьше-



и ковыля на участках экологического профиля.

нии жизненности особей типчака до 4ж количество особей осочки с жизненностью 5ж увеличивается на участке 1 в 3 раза, 2—в 9 раз, 4—в 13 раз, 5—в 7 раз. При подобном анализе сочетаний осочки и ковыля этот ряд несколько иной: 1—в 2,5 раза, 2—в 2 раза, 3—в 2 раза, 4—в 5 раз, 5—в 16 раз. Для этих двух рядов характерно увеличение влияния типчака и ковыля на развитие особей осочки стоповидной по мере улучшения экологических условий. Причем влияние типчака проявляется гораздо отчетливее на всех участках, за исключением плакора. На плакоре эдификаторная роль ковыля резко возрастает.

Анализируя данные табл. 3, приходим к выводу, что для данного профиля характерно преобладание одного типа сочетаний: 3ж типчака с 4ж осочки, 4ж ковыля с 4ж осочки, которые, вероятно, соответствуют наиболее характерному для этих участков уровню эколого-ценотического баланса.

1					2					3					
	2,4	17,5	8,1	4,7			0,8	0,2	1,0						
							1,0	1,2	1,1				0,3	2,5	
							0,4	0,4	0,8						
	0,4	3,1	2,3	1,2		0,4	4,8	4,8	5,1				1,4	6,2	
														0,7	
	1,1	17,0	18,5	9,6		0,6	13,3	14,2	13,9				4,5	15,7	
		2,4	15,6	1,9		0,6	9,5	9,9	8,8				2,2	11,2	
	2,0	12,6	13,1	5,2		0,6	11,5	11,7	11,7				3,9	13,6	
		14,2	13,7	4,3		0,8	12,9	14,1	13,9				6,4	20,5	
	0,7	5,3	6,0	1,9			1,3	1,5	1,3				0,9	1,8	
		9,0	4,3	1,9		0,6	9,5	8,2	7,6				2,1	8,6	
0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3

Примечание. По вертикали — жизненное состояние осочки, по горизонтали сверху —

ВЫВОДЫ

Проведенный анализ изменения возрастного состава и жизненности двух степных злаков по градиентам экологических факторов среды местообитаний позволил оценить роль отдельных факторов жизни каждого вида.

Поскольку оба рассматриваемых нами вида являются доминантами степных сообществ, фитоценотическое окружение вряд ли может иметь большее значение в регуляции их численности, чем экологический режим местообитаний. Антропогенное влияние в этих сообществах невелико и существенно не различается на разных участках.

Следовательно, каменистость субстрата и связанная с ним крутизна склона, водный режим и температура в деятельном горизонте почв являются основными факторами регуляции численности популяции каждого из указанных видов.

Так типчак на участках каменистой степи более мощный эдификатор, чем ковыль. На вершине склона при максимальной в этих местах каменистости и наименьшей мощности мелкозема почв типчак также выступает в роли эдификатора сообществ, как и у подножья склона.

У ковыля-волосатика фитоценотический оптимум приходится на плакорные местообитания с южным черноземом при отсутствии щебнистости. Причем его фитоценотический оптимум совпадает с экологическим, поскольку здесь он отличается и высокой жизненностью.

При изучении жизненности популяций типчака и ковыля на разных участках профиля выяснилось, что на каменистой степи при наличии малой площади с хорошими условиями существования молодые растения развиваются лучше при ухудшении жизненности взрослых.

Влияние типчака на ковыль выше на участках каменистой степи, к плакору оно падает, а эдификаторная роль ковыля увеличивается.

Влияние типчака и ковыля на осочку стоповидную уменьшается по мере ухудшения экологического фона. Причем у ковыля оно гораздо отчетливее проявляется в оптимальных условиях, а у типчака на участках каменистой степи.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
12/IV 1974

4					5								
2,1									0				
									1				
6,3	0,9				2,3	2,7	1,3		2				
0,7					0,3	0,5	0,2		3				
17,5	3,2				12,2	21,2	12,7		4				
10,1	1,6				10,0	17,3	13,1	2,4	5				
15,1	2,0				11,9	20,0	13,2		6				
19,8	3,1				14,0	19,0	14,7	2,9	7				
2,1					0,3	1,1	1,1		8				
11,3	1,7				3,0	5,1	3,0	0,7	9				
4	5	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5

жизненное состояние типчака, внизу — ковыля.

ЛИТЕРАТУРА

1. Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Геоботаника, сер. III, вып. 6, 7—197.
2. Трулевич Н. В. 1962. Сравнительная характеристика растительного покрова и динамики популяций основных видов сухостепных пастбищ Иссык-Кульской и Нарымской котловин. — Бюлл. МОИП, отд. биол., LXVII (4), 48—61.
3. Воронцова Л. И. 1967. Изменение жизненного состояния эдификаторов растительного покрова южной полупустыни под влиянием экологических условий. — В сб.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. «Наука», с. 132—154.
4. Проскуракова Г. М. 1968. О количественных соотношениях доминантов степной растительности Большого Балхана. — Бот. ж., 53, № 4, 524—531.
5. Уранов А. А. 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюлл. МОИП, 65, 3, 77—92.

T. G. Lamanova

AGE SPECTRUM, TOTAL NUMBER AND LIFE CONDITION OF THE POPULATIONS OF SHEEP'S FESCUE AND FEATHER GRASS IN THE STEPPE COMMUNITIES OF THE CHULYM-YENISEI KETTLE

Research of variation age spectrum and life condition of steppe edifiers *Stipa capillata* L. and *Festuca pseudovina* Hack. has been carried out at placor habitat of stony steppe plots in Chulim—Yenisei kettle. Comparison of the condition help to elucidate that the young plants better develop on the stony slope, when vitality of adult plants is worsed. Influence of *F. pseudovina* is larger at the stony plots but that of *S. capillata* is larger at placor plots. Change for the worse of ecological conditions decreases the influence of *S. capillata* and *F. pseudovina* on *Carex pediformis* C. A. Mey.

Г. Ф. КОПОСОВ

СТРУКТУРА ФИТОМАССЫ ОСИНОВОГО ФИТОЦЕНОЗА ЮГО-ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЯ

Приводятся результаты исследования структуры фитомассы осинового фитоценоза Забайкалья и ее изменения в годичном цикле. Определена продуктивность фитоценоза и выявлены некоторые особенности круговорота органического вещества.

Изменение растительного покрова, вызываемое сплошными лесосечными рубками и периодическими пожарами, довольно часто приводит к смене хвойных насаждений лиственными и снижению общей устойчивости горно-таежных ландшафтов к различным экзогенным воздействиям. В связи с этим изучение лиственных лесов бассейна оз. Байкал имеет важное значение для решения вопросов, связанных с проектированием мероприятий по рациональному использованию и охране природных ресурсов этого уникального объекта.

Исследуемый осиновый фитоценоз, образовавшийся в результате смены пород под влиянием интенсивного лесного пожара, произрастает на склоне северо-восточной экспозиции крутизной 14° в верхней части лесного пояса южного макросклона хребта Б. Хамар-Дабан.

Древесный ярус насаждения характеризуется следующими таксационными показателями: состав 100с, $H_{ср} = 13,5$ м, $D_{ср} = 10,1$ см, полнота 0,88, запас 132 м³, возраст 52—55 лет, бонитет III—IV. От коренного типа леса — сосняка-брусничника — остались отдельные деревья лиственницы и сосны.

Напочвенный покров вследствие высокой полноты насаждения развит слабо. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium vitis idaea*. Кроме того, встречаются *Majanthemum bifolium*, *Galium boreale* и *Calamagrostis lapponica*. Степень покрытия колеблется в пределах 0,1—0,3. Моховой ярус отсутствует.

Под пологом насаждения на щебнистом маломощном элюво-делювни метаморфических пород формируются кислые малогумусные бурые лесные почвы. Профиль этих почв характеризуется слабой дифференциацией на генетические горизонты. Под мощной (9—10 см) слабо разложившейся подстилкой обычно залегает маломощный (5—10 см) серовато-бурый горизонт A₁, ниже которого располагается бурый метаморфический горизонт B, постепенно переходящий в сильно щебнистый элюво-делювий.

Почвы (табл. 1) обладают сильноокислой реакцией среды при высокой потенциальной кислотности в верхнем минеральном горизонте, обусловленной наличием обменного алюминия. Содержание поглощенных оснований невысокое. Распределение их по профилю характеризуется четко выраженным минимумом в верхнем минеральном горизонте и максимумом в горизонте BC. Существенное накопление органического вещества в пределах минеральной части профиля отмечается лишь в самой верхней, маломощной, его части, где содержание гумуса достигает 2%. Отношение C:N довольно узкое.

Несмотря на сильноокислую реакцию, невысокую степень насыщенности основаниями и относительную бедность органическим веществом, почвы исследуемого насаждения, по-видимому, обладают удовлетворительными лесорастительными свойствами, о чем свидетельствует энергичный рост и хорошее санитарное состояние древостоя.

Органическая масса древесного яруса определялась по результатам анализа модельных деревьев, взятых по ступеням толщины [1].

Метровые отрезки стволов и сучья с каждого из них взвешивались. Одновременно с выпиливанием колец для анализа хода роста брались образцы для определения влажности древесины ствола (из срединной каждой четверти ствола).

Запасы корней древесного яруса рассчитывались по результатам количественного определения фитомассы корневой системы среднего дерева древостоя. Площадь раскопки устанавливалась путем деления общей площади на количество произрастающих на ней деревьев.

Структура фитомассы напочвенного покрова изучалась на специально заложенных 10 учетных площадках размером 1×1 м. Органическая масса корней определялась методом заложения монолитов, суммарное сечение которых составляло 4 м².

Прирост древесины определялся на основании результатов анализа хода роста модельных деревьев каждой ступени толщины. При этом учитывались методические указания, опубликованные в ряде работ [2—6]. Прирост случаев рассчитывался суммированием результатов определения среднего прироста их массы на каждом метровом отрезке, прирост корней — исходя из постулированного положения неизменной пропорциональности между приростом и массой отдельных частей фитомассы древесного яруса [5].

Количественное определение опада коры, сучьев и листьев проводилось с помощью опадоуловителей суммарной площадью 10 м². Опад корневых масс рассчитывался пропорционально соотношению между опадающими и многолетними частями надземной фитомассы [5]. Объем опада стволовой древесины определялся на основании хода роста осиновых насаждений, в процессе которого средний диаметр отпавшей части деревьев равен половине среднего диаметра древостоя данного возраста [7]. Точность определения запасов надземной органической массы древостоя едва достигает 10% [1]. Точность же определения запасов кор-

Таблица 1

Физико-химические и химические свойства малогумусной ненасыщенной бурой лесной почвы

Горизонт	Глубина взятия образца	Механические фракции, %	pH		Поглощенные основания, мг-экв на 100 г почвы			Обменная кислотность, мг-экв на 100 г почвы		Степень насыщенности, %	Гумус, %	Азот, %	Подстилки	
			сол.	вод.	Ca ²⁺	Mg ²⁺	N ⁺	Al ³⁺	K ₂ O				P ₂ O ₅	
A ₀	0—9	Не опр.	5,5	4,7	20,91	6,01	Нет	0,15	99	2,08	0,15	Не определено	14,4	5,4
A ₁	9—15	11,6	5,3	3,5	4,32	0,16	0,02	2,84	62	0,84	0,06	8,0	18,5	5,1
B ₁	15—25	13,6	5,5	3,7	3,40	0,20	Нет	1,10	76	0,32	Не опр.	8,1	12,7	5,8
B ₂	32—40	13,0	5,9	3,9	5,40	0,40	»	0,30	95	»	»	»	»	»
BC	50—60	7,9	6,2	4,2	7,80	0,60	»	0,02	100	»	»	»	»	»
BC	70—80	12,9	6,2	4,3	7,80	1,80	»	0,02	100	»	»	»	»	»

ней значительно ниже. Вследствие этого приводимые ниже величины, характеризующие продуктивность фитоценоза, рассчитаны с точностью не выше 20—25%.

На заложенной для изучения древостоя пробе площадью 0,08 га (с учетом уклона) произрастало 207 деревьев, которые образовали следующий ряд распределения по ступеням толщины:

Ступень толщины	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Количество деревьев	5	33	61	52	30	16	6	3	1
% от общего числа	2,4	15,9	29,5	25,1	14,5	7,8	2,8	1,4	0,5

Вес отдельных частей модельных деревьев приводится в табл. 2. Анализ приведенных данных позволяет сделать вывод о том, что весовое соотношение отдельных частей дерева определяется его положением в древостое. Так, например, для деревьев IV класса роста отноше-

Таблица 2

Часть дерева	Диаметр дерева на высоте 1,3 м, см						
	6	8	10	12	14	16	19
Древесина ствола	7,9	14,5	22,0	30,9	50,2	74,8	100,1
Кора ствола	0,8	2,0	2,3	3,0	4,7	5,4	6,1
Древесина пня	Не определялась		2,0	Не определялась			
Сучья мелкие	0,5	0,6	1,2	1,9	2,3	3,3	4,0
Сучья крупные	0,2	0,3	0,6	1,9	4,9	7,4	9,7
Итого надземная часть	9,5	17,8	29,0	39,0	64,1	93,7	124,6
Корневые лапы	Не определялась		3,6	Не определялась			
Крупные корни	»	»	3,1	»	»	»	»
Мелкие корни	»	»	0,3	»	»	»	»
Итого подземная часть	»	»	6,0	»	»	»	»

ние веса листьев к весу древесины ствола составляет около 0,014, а для деревьев I класса превышает 0,030. Аналогичная связь наблюдается между весом сучьев и весом древесины ствола. У деревьев IV класса роста отношение веса сучьев к весу древесины ствола составляет около 0,09, а у деревьев I класса — 0,13. Следовательно, по мере перехода от деревьев низших классов к высшим происходит не только общее увеличение массы кроны, но и качественное ее изменение, выражающееся в увеличении в общем ее весе доли участия листьев. Зависимость веса листьев и сучьев, с одной стороны, и диаметром ствола — с другой, характеризуется параболическими кривыми (рис. 1), а связь между весом древесины ствола и весом листьев и сучьев описывается уравнением первой степени (рис. 2).

Общие запасы органической массы исследуемого фитоценоза превышают 975 ц/га (см. табл. 4). Свыше 99% этого количества приходится на фитомассу древесного яруса, надземную часть которой образуют древесина стволов — 74,7%, кора стволов — 7,4, сучья — 8,1, древесина пней — 6,3 и листья — 2,6%. Подземная фитомасса представлена корневыми лапами (65%), крупными (77%) и мелкими (6%) корнями.

Органическая масса травяно-кустарничкового яруса (6 ц/га) складывается из равных примерно количеств надземной и подземной масс. Свыше двух третей надземной фитомассы образуют стебли и листья брусники. Ежегодный прирост стволовой древесины и всей надземной массы модельных деревьев приводится в табл. 3.

Как показывают данные, ежегодный прирост стволовой древесины модельных деревьев изменяется в зависимости от положения дерева в древостое от 0,1 до 3,0 кг. Характер зависимости его от диаметра ствола на высоте 1,3 м описывается параболической кривой (см. рис. 1).

Рассчитанный на основании данных табл. 3 общий прирост в пересчете на 1 га приводится в табл. 4. Ежегодно в фитоценозе синте-

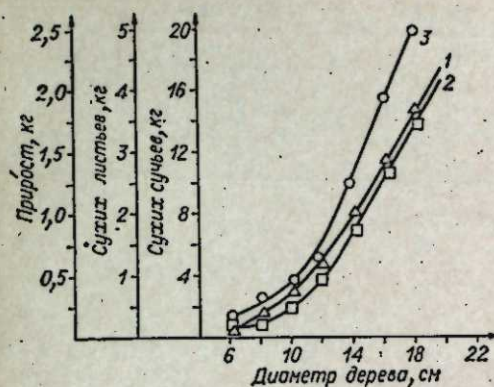


Рис. 1. Зависимость веса листьев (1) и сучьев (2) от диаметра дерева.

зируется 43,6 ц/га органического вещества, из них 42,1 ц/га древесным ярусом. Прирост древесного яруса обуславливается ежегодным образованием фотосинтезирующего аппарата (50%) и увеличением древесины (35%), корней (7%) и сучьев (3%).

Размер ежегодного опада достигает 28,1 ц/га, что составляет около 50% прироста. В составе опада преобладают листья — их относительное содержание 75%. Эта величина, вероятно, несколько завышена; так как перед началом листопада происходит отток вещества из листьев. Количественное определение этой составляющей не представляется возможным. Косвенно об объеме оттока можно судить по сопоставлению результатов определения массы листьев по срубленным модельным деревьям в фазе, близкой к концу вегетации, и количественному учету опада в конце вегетации. Однако одновременно с оттоком происходит вымывание вещества влагой осадков. Кроме того, точность существующих методов количественного определения опада и запасов листьев не позволяет говорить об этой величине вполне определенно. Вследствие этого ежегодный опад листьев принят равным их массе в фазе вегетации.

Опад древесины составляет в общем объеме ежегодного отмирания органического вещества около 14%, сучья и кора — соответственно по 5%.

Количественное определение общих запасов органической массы, ежегодного объема прироста и отмирания позволяет вычислить продук-

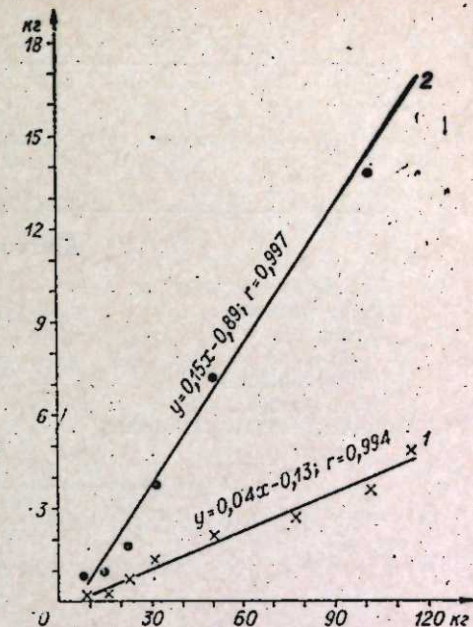


Рис. 2. Зависимость веса листьев (1), сучьев (2) и прироста (3) от диаметра ствола на высоте 1,3 м.

Таблица 3

Годичный прирост надземной части фитомассы модельных деревьев

Диаметр дерева, см	Возраст, лет	Древесина ствола		Кора ствола		Сучья с корой		Листья		Общий прирост	
		кг	%	кг	%	кг	%	кг	%	кг	%
		6	52	0,15	46,9	0,01	3,1	0,05	15,6	0,11	34,4
8	53	0,30	34,9	0,03	3,5	0,14	16,4	0,39	45,2	0,86	100
10	52	0,45	30,4	0,05	3,4	0,24	16,2	0,74	50,0	1,48	100
12	53	0,65	27,1	0,06	2,5	0,39	16,2	1,30	54,2	2,40	100
14	55	1,25	31,0	0,13	3,2	0,65	16,1	2,00	49,5	4,03	100
16	54	1,80	31,8	0,15	2,6	0,89	15,7	2,82	49,9	5,66	100
18	56	2,50	34,2	0,15	2,0	1,06	14,5	3,60	49,3	7,31	100

Таблица 4

Структура фитомассы и ее изменение в годичном цикле

Составляющая часть фитомассы	Сухой вес, ц/га		
	общие запасы	текущий прирост	опад
Древесный ярус			
Древесина стволов	613,1	13,5	3,9
Кора стволов	61,4	1,3	0,3
Сучья	66,5	1,5	1,5
Листья	21,2	21,2	21,2
Древесина пней	51,7	1,2	0,4
Кора пней	5,7	0,1	—
Итого надземная часть	819,6	38,8	27,3
Подземная часть	149,5	3,3	0,8
Всего по древесному ярусу	969,1	42,1	28,1
Травяно-кустарничковый ярус			
Брусника: листья	1,58	0,15	0,13
стебли	0,53	—	—
Вейник	0,47	0,47	0,47
Майник двулистный	0,15	0,15	0,15
Подмаренник северный	0,02	0,02	0,02
Итого надземная часть	2,75	0,79	0,77
Подземная часть	3,81	0,76	0,76
Всего по травяно-кустарничковому ярусу	6,56	1,55	1,53
Итого по фитоценозу	975,7	43,6	29,6

тивность (производительность), которая может быть выражена в долях (процентах) чистого прироста на каждую весовую единицу органической массы фитоценоза. Эта величина — один из главных показателей, характеризующих функционирование биогеоценоза.

При абсолютном истинном приросте 14 ц/га относительное увеличение на каждую весовую единицу живой органической массы составляет 1,4%. Это свидетельствует о довольно высокой производительности фитоценоза, несмотря на высокий возраст древостоя. Если принять во внимание хорошее санитарное состояние насаждения и отсутствие осины в близлежащих насаждениях, то можно предположить, что это насаждение образовалось семенным путем.

Увеличение живой органической массы происходит в условиях интенсивного самоочищения и самоизреживания. Ежегодно фитоценозом отдается почве опада свыше 29 ц/га органической массы, что составляет 2 ц на каждый центнер синтезируемой массы чистого прироста.

Относительная бедность почвообразующей породы затрудняет процессы минерализации, вследствие чего на почве образуется мощный слой слабо разложившихся растительных остатков. Разложение опада совершается медленно с выделением большого количества продуктов распада, обуславливающих очень кислую реакцию среды.

Высокая полнота, мощная, довольно слабо разложившаяся подстилка и очень кислая реакция почвы подавляют возобновление, вследствие чего под пологом насаждения произрастают единичные угнетенные экземпляры подроста лиственницы.

В настоящее время насаждение находится в возрасте, близком к критическому, при переходе через который происходит быстрый распад древостоя, свойственный всем осинникам. Разрушение древостоя

при отсутствии достаточного количества подроста неизбежно повысит опасность разрушения маломощного почвенного покрова. Вследствие этого проведение любых хозяйственных мероприятий в таких фитоценозах требует особой осторожности, так как они могут послужить дополнительным толчком в комплексе причин, дестабилизирующих природную устойчивость ландшафта.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
23/V 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Анучин Н. П. 1971. Лесная таксация. «Лесная промышленность».
2. Взиуздаев Н. А., Шахова О. В., Стукалова В. И., Черемисинов В. В. 1969. Комплексное изучение осинников с учетом формового разнообразия осины. М., «Наука».
3. Жукова В. М. 1969. Лесоведение, № 3, с. 39—46.
4. Уткин А. И., Дылис Н. В. 1969. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, вып. 6, с. 79—91.
5. Монаков К. М. 1972. Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах. Л., «Наука».
6. Смирнов В. В. 1971. Органическая масса некоторых лесных фитоценозов европейской части СССР. М., «Наука».
7. Моисеев В. С. 1971. Таксация молодняка. Л.

G. F. Korosov

STRUCTURE AND PRODUCTIVITY
OF PRINCIPLE PHYTOCENOSE IN THE SOUTH-WEST
OF THE TRANSBAIKAL REGION

The data are proposed for the investigation of phytocenotic structure and its changes within the annual cycle. The productivity, some features of organic matter cycle and its part in soil formation have been determined.

УДК 634.942(571.6) : 581.522.4(571.1)

Т. Н. ВСТОВСКАЯ

О ПЕРСПЕКТИВАХ ИНТРОДУКЦИИ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
АМУРО-ПРИМОРСКОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ СТРАНЫ
В ЮЖНЫЕ РАЙОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Дается анализ дендрофлоры Амуро-Приморской географической страны как источника видов древесных растений для интродукции в Западную Сибирь. Показываются распределение видов, родов, семейств и жизненных форм этих растений по провинциям Амуро-Приморской страны и по экологическим группам. Приводится список амуро-приморских видов, не интродуцированных в Западной Сибири и перспективных для испытаний на этой территории.

Амуро-Приморская страна — одна из главных очагов интродукции древесных растений для Западной Сибири. Многие деревья и кустарники этой территории давно начали вводиться в культуру, однако еще большое число видов ни разу не испытывалось в Сибири. Причина этого в невозможности достать семена многих из них по обменному

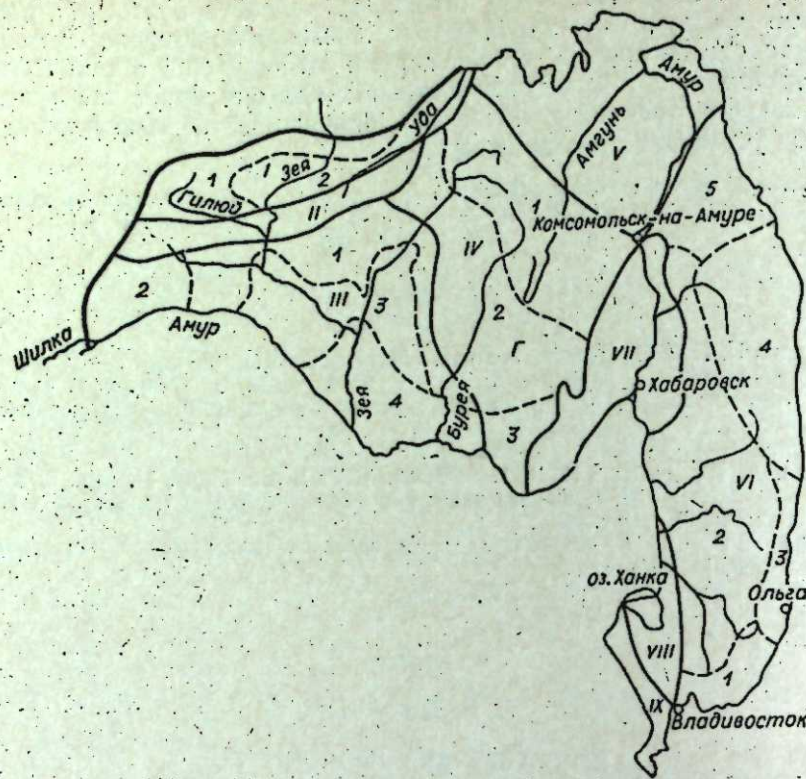


Рис. 1. Схема Амуро-Приморской страны (по физико-географическому районированию СССР, 1968 г.).

— границы физико-географических зон, горных и межгорно-зональных областей, — границы физико-географических провинций.
 I — Верхнезейско-Удская область: 1 — Гилуиско-Токская, 2 — Верхнезейско-Удская; II — Тукурингра-Джагинская горная обл.; III — Амуро-Зейская обл.: 1 — Притурганско-Мамынская, 2 — Уруша-Большеневская, 3 — Среднезейская, 4 — Зейско-Бурейнская; IV — Бурейнская горная обл.: 1 — Баджалско-Ям-Алинская, 2 — Бурейско-Туранская, 3 — Малохинганская; V — Нижнеамурская обл.; VI — Сихотэ-Алинская горная обл.: 1 — Южно-Сихотэ-Алинская, 2 — Западно-Сихотэ-Алинская, 3 — Восточно-Сихотэ-Алинская, 4 — Центральнo-Сихотэ-Алинская, 5 — Северо-Сихотэ-Алинская; VII — Среднеамурская обл.; VIII — Приханкайская обл.; IX — область Восточно-Манчжурских гор.

фонду, а специальных экспедиций с целью переноса этих растений в Сибирь организовано мало.

Под Амуро-Приморской страной, согласно физико-географическому районированию СССР 1968 г., понимается южная материковая часть Дальнего Востока, простирающаяся до 56° с. ш. на севере и 121° в. д. на западе [1]. Под южной частью Западной Сибири подразумеваются лесостепная и степная зоны Западной Сибири [2], Тургай, степная зона Центрального Казахстана [3], горные Кузнецко-Салаирская и Алтайская области [2], протянувшиеся с запада на восток от 61 до 90° в. д., с севера на юг от 49 до 56° с. ш. (рис. 1, 2).

Дендрофлора Амуро-Приморской страны, по данным Д. П. Воробьева [4] и др., состоит из 40 семейств, включающих 96 родов и 301 вид. Самые крупные семейства: *Rosaceae* (18 родов, 52 вида, что составляет 17,3% всех видов дендрофлоры), *Salicaceae* (3 рода, 38 видов, или 12,7%), *Ericaceae* (9 родов, 24 вида, или 8,0%), *Betulaceae* (4 рода, 26 видов, или 8,7%), *Caprifoliaceae* (7 родов, 19 видов, или 6,3%), *Pinaceae* (4 рода, 18 видов, или 6,0%) и *Saxifragaceae* (4 рода, 17 видов, или 5,7%).

Наиболее крупные роды: *Salix* (31 вид), *Betula* (15), *Ribes* (12), *Thymus* (11), *Spiraea* и *Rhododendron* (по 10), *Lonicera*, *Tilia*, *Acer* и *Alnus* (по 8) и *Rosa* (7).



Рис. 2. Схема южной части Западной Сибири (по физико-географическому районированию СССР, 1968 г.).

A — Западная Сибирь. I — Лесостепная зона: 1 — Зауральская, 2 — Приишимская, 3 — Барабинская, 4 — Верхнеобская; II — Степная зона: 1 — Притургайская, 2 — Прииртышская, 3 — Кулундинская, 4 — Тургай и Центральный Казахстан. III — Степная зона: 1 — Кокчетавская, 2 — Атбасарская, 3 — Северо-Тургайская, 4 — Тенгизская, 5 — Ерментау-Баянальская. B — горы южной Сибири. IV — Кузнецко-Салаирская обл.: 1 — Салаирская, 2 — Бийско-Шорская, 3 — Кузнецко-Алатауская, 4 — Кузнецкая; V — Алтайская обл.: 1 — Северо-Алтайская, 2 — Западно-Алтайская, 3 — Южно-Алтайская, 4 — Центральнoалтайская, 5 — Прителецкая, 6 — провинция Юго-Восточного Алтая.

Из жизненных форм (табл. 1) преобладают деревья и кустарники, очень незначительное участие в формировании дендрофлоры принимают кустарнички, полукустарнички и лианы.

Доминирующее положение деревьев и кустарников (75,4%) и преобладание деревьев и крупных кустарников над кустарничками II—IV величины (39,2 против 36,2%) объясняется относительно мягким климатом этой территории, изменяющимся от континентального к морскому.

Распределение жизненных форм связано с геологической, геоморфологической, климатической и флористической историей Амуро-Приморской страны. По мере продвижения с юга на север и с увеличением континентальности климата относительно число деревьев и крупных кустарников, согласно составленной нами картограмме жизненных форм древесных растений Амуро-Приморской страны (рис. 3), убывает (примерно с 47—49% в самых южных провинциях до 28—30% в северных), увеличивается роль кустарничков II—IV величины (с 31—34 до 38—42%) и кустарничков (с 2—3 до 16—20%); уменьшается удельный вес лиан (с 10—11 до 4%).

Экологические факторы влияют не только на изменение жизненных форм растений, но и на географию семейств, родов и видов этих растений (табл. 2). При изучении ареалов древесных растений нами использовались данные работ [4—39] и др. и материалы гербария Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР.

Таблица 1
Распределение видов амуро-приморской дендрофлоры по жизненным формам

Жизненные формы	Кол-во шт.	% от общего числа видов
Деревья I и II величины (Д ₁ —Д ₂)	61	20,3
Деревья и кустарники I величины (Д ₃ —К ₁)	57	18,9
Кустарники II—IV величины (К ₂ —К ₄)	109	36,2
Кустарнички (К _ч)	27	9,0
Полукустарнички (Пк)	26	8,6
Лианы (Л)	21	7,0
Всего	301	100

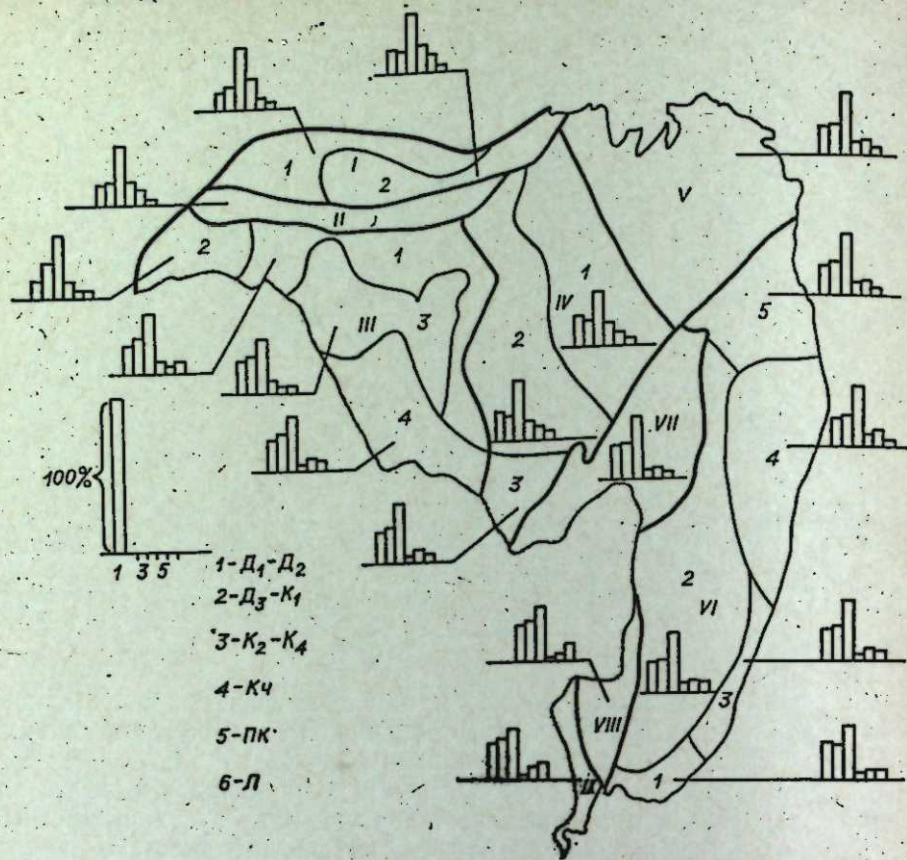


Рис. 3. Картограмма жизненных форм древесных растений Амуро-Приморской страны по провинциям.

1 — D₁-D₂; 2 — D₃-K₁; 3 — K₂-K₄; 4 — K₄; 5 — PK; 6 — L. (Обозначения см. в табл. 1.)

Наибольшее число видов (более 181), родов (более 82) и семейств (37) насчитывают южные горные провинции этой страны: Южно- и Западно-Сихотэ-Алинская и область Восточно-Маньчжурских гор. В северных провинциях, удаленных от моря, их число заметно снижается, достигая своего минимума в Уруша-Большеневерской провинции (80 видов, 41-род и 18 семейств).

Разнообразные условия произрастания, характеризующие Амуро-Приморскую страну, объясняют наличие там видов древесных растений, принадлежащих к разным экологическим группам, что позволяет надеяться на возможность интродукции их в различные местообитания Западной Сибири.

Среди амуро-приморских видов древесных растений 73 вида имеют ценную древесину, 212 видов медоносных растений, 69 видов плодово-ягодных и 134 вида лекарственных растений. Много в их числе сырьевых растений, пригодных для получения красителей, дубильных веществ, эфирных масел и т. д. Большой интерес амуро-приморские виды древесных растений представляют для зеленого строительства. 175 видов этих растений можно было бы использовать в уличных посадках, 292 — в скверах и парках, 104 — на альпийских горках, 222 — для укрепления берегов водоемов и 100 — для закрепления склонов, но так как часть этих видов в Западной Сибири еще не испытывалась, мы не можем пока рекомендовать их здесь для озеленения.

Богатый видовой состав амуро-приморской дендрофлоры издавна привлекал внимание ботаников Западной Сибири. В настоящее время в Западной Сибири интродуцировано 67,8% амуро-приморских древесных

растений от общего их числа в Амуро-Приморской стране (табл. 3).

Анализ приведенных в табл. 3 сведений показывает, что 97 видов, или 1/3 часть всех амуро-приморских видов, до сих пор остается не изученной. Из них 22 вида имеют естественные ареалы на самом юге Амуро-Приморской страны и, на наш взгляд, мало перспективны для интродукции их в Западную Сибирь. Остальные 75 видов деревьев и кустарников (что составляет 24,9% от общего числа видов амуро-приморской дендрофлоры) можно рекомендовать для испытаний в различных провинциях Западной Сибири. Преобладают среди них кустарники II, III и IV величины (21 вид, или 28,0% от общего их числа), затем идут полукустарники (14 видов, или 18,7%), деревьев I и II величины и кустарнички (по 13 видов, всего 34,6%), деревья III величины и кустарники I величины (9 видов, или 12,0%) и лианы (5 видов, или 6,7%). По экологическим группам эти виды распределяются в следующей последовательности: мезоксерофиты (14 видов, или 18,7%), гигрофиты и психрофиты (по 13 видов, всего 34,6%), мезофиты (11 видов, или 14,7%), ксерофиты (8 видов, или 10,7%), мезогигрофиты (7 видов, или 9,3%), психропетрофиты (3 вида, или 4,0%), мезопсихрофиты и гигропсихрофиты (по 2 вида, всего 5,4%), ксеропетрофиты и мезопетрофиты (по 1 виду, всего 2,6%). Все эти виды представляют интерес для зеленого строительства. Из них 30 видов (40,0%) годятся для уличных посадок, 72 (96,0%) — для скверов и парков, 39 (52,0%) — для укрепления берегов водоемов, 36 (48,0%) — для устройства альпийских горок и 17 видов (22,7%) — для закрепления склонов. Кроме того, 27 видов (36,0%) — технически ценные растения, 27 (36,0%) — лекарственные, 44 (58,6%) — медоносные, 9 (1,2%) — плодово-ягодные растения и 13 видов (17,3%) обладают ценной древесиной.

Приведенные выше сведения свидетельствуют о том, что дендрофлора Амуро-Приморской страны является перспективным источни-

Таблица 2

Систематическая единица	Число семейств и родов, содержащих древесные растения, и число видов древесных растений Амуро-Приморской страны по провинциям		
	Семейство	Род	Вид
Гниошско-Токская	18	43	90
Верхнезельско-Улькан	20	46	102
Тукуринская	19	47	98
Притурранско-Маминская	26	54	116
Уруша-Большеневерская	18	41	80
Среднезельская	28	58	122
Зельско-Буренская	32	67	146
Вадкальско-Ям-Алинская	30	63	132
Буренско-Туранская	33	71	136
Малохинганская	34	73	155
Нижнеамурская	34	71	150
Южно-Сихотэ-Алинская	37	86	211
Западно-Сихотэ-Алинская	37	83	191
Восточно-Сихотэ-Алинская	36	78	170
Центрально-Сихотэ-Алинская	36	74	175
Северо-Сихотэ-Алинская	35	68	150
Среднеамурская	35	77	164
Приханкайская	36	73	166
Область Восточно-Маньчжурских гор	36	82	181

Степень изученности в культуре древесных растений Амуро-Приморской страны в Западной Сибири

Систематическая единица	Всего видов в Амуро-Приморской стране		В том числе общие с Западной Сибирью		Испытывающиеся в культуре в Западной Сибири (исключая естественно произрастающие и относящиеся к I и II гр зимостойкости ²)		Всего испытывавшихся в Западной Сибири (в том числе I, II, III гр зимостойкости и виды зимостойкости которых недостаточно точно изучены)		Не изучавшиеся в Западной Сибири	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Семейство	40	100	17	42,5	27	67,5	28	70,0	4	10,0
Род	96	100	31	32,3	61	63,5	66	68,7	14	14,6
Вид	301	100	48	16,0	129	42,8	156	51,8	97	32,2

¹ В том числе виды, общие для дендрофлоры Западной Сибири и Амуро-Приморской страны, составляющие 16%.

² Все виды по зимостойкости нами условно разделены на три группы: I — зимостойкие в Западной Сибири, II — подмерзающие, III — не зимостойкие.

ком видов для интродукции. Первоочередная задача сейчас состоит в широком испытании ее видов в различных провинциях Западной Сибири. При этом особое внимание должно быть уделено интродукции видов, которые в Сибири не изучались.

Ниже приводится список ряда перспективных для интродукции видов из числа ранее не изучавшихся на территории Западной Сибири.

<i>Picea mikrosperma</i> (Lindl.) Coogr.	<i>A. ochotensis</i> Pall.
<i>Larix komarovii</i> B. Kolesn.	<i>Clematis aethusifolia</i> Turcz.
<i>L. ochotensis</i> Kolesn.	<i>Cl. fusca</i> Turcz.
<i>L. maritima</i> Sukacz.	<i>Ribes fontaneum</i> Boczkar.
<i>Populus amurensis</i> Kom.	<i>R. pallidiflorum</i> Pojark.
<i>P. davidiana</i> Dode.	<i>Spiraea elegans</i> Pojark.
<i>P. ussuriensis</i> Kom.	<i>S. sericea</i> Turcz.
<i>Salix abscondita</i> Laksch.	<i>Sorbaria rhoifolia</i> Kom.
<i>S. brochypoda</i> (Tr. et. Mey) Kom.	<i>Dryas ajanensis</i> Juz.
<i>S. cardiophylla</i> Trautv. et. Mey	<i>Rosa sichotealinensis</i> Kolesn.
<i>S. gracilistyla</i> Miq.	<i>Cerasus glandulifolia</i> (Rupr. et. Maxim.) Kom.
<i>S. kangensis</i> Nakai	<i>Ampelopsis heterophylla</i> (Thunb.) Sieb. et Zucc.
<i>S. pierotii</i> Miq.	<i>Tilia taquetii</i> Schneid.
<i>S. schwerinii</i> B. Wolf.	<i>T. komarovii</i> Ig. Vassil.
<i>S. triandra ssp. nipponika</i> (Fr. et. Sav.)	<i>Ledum dekumbens</i> (Ait.) Smal.
<i>Myrica tomentosa</i> (DC) Aschers. et. Graebn.	<i>L. hypoleukum</i> Kom.
<i>Betula grandifolia</i> Litv.	<i>Rhododendron hypopitys</i> Pojark.
<i>B. exilis</i> Sukacz.	<i>Rh. kamtschatikum</i> Pall.
<i>B. paraermanii</i> V. Vassil.	<i>Rh. redowskianum</i> Maxim.
<i>B. prochorowii</i> Kuzen. et Litv.	<i>Vaccinium ovalivolum</i> Smith.
<i>Alnus manschurika</i> (Call.) Hand. Mazz.	<i>V. graestans</i> Samb.
<i>A. glutipes</i> (Jarm. ex. Cz.) Cor.	<i>Diapensia obovata</i> Fr. Schmidt Nakai
<i>A. sibirika</i> Fisch.	<i>Sambucus manshurika</i> Kitag.
<i>Atragene macropetala</i> Ledeb.	<i>Weigela suavis</i> (Kom.) Bailey.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
13/V 1974

ЛИТЕРАТУРА

- Криволицкий А. Е. 1968. Амуро-Приморская страна.— В кн.: Физико-географическое районирование СССР. М., Изд. МГУ, с. 503—541.
- Михайлов Н. И. 1968. Горы Южной Сибири.— Там же, с. 397—448.
- Николаев В. А. 1968. Тургай и Центральный Казахстан.— Там же, с. 278—309.
- Воробьев Д. П. 1968. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока.— Л., «Наука», с. 5—255.
- Александрова М. С. 1970. Распространение рододендрона мелколистного в СССР.— Бюлл. Гл. Бот. сада, вып. 77, 30—32.
- Александрова М. С. 1972. Распространение *Rhododendron schlippenbachii* Maxim. и его интродукция в г. Москве.— Бюлл. ГБС, вып. 86, 7—10.
- Бочкарникова Н. В. 1967. Новый вид смородины из Сихотэ-Алиня.— Систематич. заметки Гербария им. Крылова при Томском гос. ун-те им. В. В. Куйбышева, № 84, с. 19—21.
- Бояршинов Е. С. 1965. Большехецирский заповедник.— В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока, 7. Хабаровск, с. 161, 165.
- Васильев В. Н. 1937. Растительный покров Малого Хингана.— Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., т. 2. М.—Л., с. 124—252.
- Васильев В. Н. 1961. Род *Empetrum*. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 77—79.
- Васильев Н. Г. 1959. Ареал пихты цельнолистной и чернопихтовых лесов в Приморском крае.— Сообщ. ДВФ им. В. Л. Комарова АН СССР, вып. II. Владивосток, с. 23—26.
- Васильев Н. Г. 1965. Географические закономерности распространения и динамика долинных лесов в бассейне р. Уссури.— В сб.: Вопросы географии Дальнего Востока, № 7, Хабаровск, с. 89—91.
- Воробьев Д. П. 1937. Растительность южной части побережья Охотского моря. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., т. 2. М.—Л., с. 79—101.
- Гуков Г. В. 1971. *Larix Komarovii* B. Kolesn. в Приморском крае.— «Бот. ж.», № 12, 1841—1844.
- Зорикова В. Т. 1971. Рододендроны Приморского края и их хозяйственное использование.— В кн.: Научные основы хозяйственного освоения юга Приморского края. Изд-во АН СССР, с. 86—94.
- Зорикова В. Т. 1973. Автореф. канд. дисс. Владивосток (рис. 9).
- Кабанов Н. Е. 1937. Типы растительности южной оконечности Сихотэ-Алиня. Тр. ДВФ АН СССР, сер. бот., т. 2. М.—Л., с. 279—330.
- Комарова Т. А. 1970. Пихтово-еловые леса Хальдже-Амурского междуречья (Нижний Амур).— Уч. зап. Хабаровского гос. пед. ин-та, сер. естеств. наук, т. 26. Хабаровск, с. 37—43.
- Куренцова Г. Э. 1965. Растительный покров приуссурийской части бассейна Среднего Амура. Владивосток, Дальневост. кн. изд-во, с. 11—32.
- Куренцова Г. Э. 1967. Очерк растительности Еврейской автономной области. Владивосток, Дальневост. кн. изд-во, с. 12—49.
- Куренцова Г. Э. 1968. Реликтовые растения Приморья. Л., «Наука», с. 13, 24, 44, 54.
- Курнаев С. Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР. М., «Наука», с. 145—153.
- Манько Ю. И. 1967. Пихтово-еловые леса северного Сихотэ-Алиня. Л., «Наука», с. 31—41.
- Манько Ю. И., Ворошилов В. П. 1970. Находка *Pinus sibirica* (Rupr) Mayr. в бассейне реки Мая.— Бот. ж., № 10, 1602—1604.
- Манько Ю. И., Ворошилов В. П. 1971. О северном пределе распространения ели *Picea ajanensis* в материковой части Дальнего Востока.— Бот. ж., № 9, 1343—1351.
- Нечаев А. П., Пельменов Л. К. 1965. Северные границы основных древесных и кустарниковых медоносов Приамурья.— В сб.: Вопр. географии Дальнего Востока, № 7. Хабаровск, с. 106—110.
- Нечаева Т. И. 1972. Конспект флоры заповедника «Кедровая Падь».— Тр. Биол. почв. ин-та. ДВНЦ АН СССР, т. 8 (III). Владивосток, с. 45—87.
- Розенберг В. А. 1959. Темнохвойные леса северной оконечности Сихотэ-Алиня.— Сообщ. ДВФ им. В. Л. Комарова СО АН СССР, вып. II. Владивосток, с. 17—23.

29. Схворцов А. К. 1968. Ивы СССР. М., «Наука».
30. Сочава В. Б. 1937. Растительный покров Бурейского хребта к северу от Дульниковского перевала.— В кн.: Амгунь-Селемджинская экспедиция АН СССР, ч. 1. Л., Изд-во АН СССР, с. 112—204.
31. Тафунцев Г. П. 1970. Ареалы сибирских рододендронов на территории СССР.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, 67.
32. Чашин Я. Т. 1966. Представители Амуро-Уссурийской дендрофлоры в пойме р. Селемджи.— В сб. тр. ДВНИИЛХ, вып. 8. Хабаровск, с. 154—159.
33. Шага В. С. 1967. Новые растения для флоры Приамурья.— Бот. ж., № 3, 352.
34. Шага В. С. 1968. Пределы распространения представителей дендрофлоры кедрово-широколиственных лесов в долине р. Бурей.— В сб.: Биол. науки, № 4. М., «Высшая школа», с. 80—81.
35. Шага Н. И. 1972. Флористические исследования на нижнем Амуре.— Бот. сб., Благовещенск, с. 43.
36. Шага Н. И. 1973. Редкие и новые виды для флоры Нижнего Амура.— Бюлл. ГБС, вып. 87, 30—31.
37. Шеметова Н. С. 1970. *Rhododendron fauriei* Franch.— новый вид для флоры материковой части Дальнего Востока.— Бот. ж., № 4, 550—551.
38. Деревья и кустарники СССР. 1949—1962. Т. I—VI. М.—Л., Изд-во АН СССР.
39. Флора СССР, 1933—1960. Т. I—XXX. М.—Л., Изд-во АН СССР.

T. N. Vstovskaya

ON THE PERSPECTIVES OF AMUR
AND SEA SIDE COUNTRY ARBOREOUS PLANTS INTRODUCTION
INTO SOUTHERN REGIONS
OF THE WEST SIBERIA

An analysis is given of Amur and sea side country dendroflora considered as a source of the arboreous plants species for the introduction into the West Siberia. The distribution of species, genera, families and vital forms of these plants through the provinces of Amur and sea side country and through the ecology groups is made. The list of Amur and sea side species introduced in the West Siberia and perspective for introduction is shown.

УДК 634.0.266+634.0.151.343

Т. И. АЛИФАНОВА

СНЕГОРЕГУЛИРУЮЩАЯ РОЛЬ ЛЕСНЫХ ПОЛОС
В СТЕПЯХ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

В данном регионе суммарная дальность влияния лесных полос на распределение снега кратна 30 Н; в комплексе с агротехническими приемами, проводимыми в местах ослабленной защиты, она расширяется до 50 Н и более.

Сохранность снега в открытом поле на зяби составляет 25%, на полях, защищаемых полосами продуваемой конструкции, — 65, ажурной — 81 и плотной — 85; в комплексе с агротехническими приемами — соответственно 94, 108 и 93%.

Запас воды на лесозащищенных полях, превышающий запас воды открытого поля, равен: у полос продуваемой конструкции при зяблевом фоне 215 м³, при стеревом — 325 м³; у полос ажурной конструкции — соответственно 255 и 450 м³, плотной 80 и 235 м³ в расчете на 1 га засеваемого поля.

В степях Красноярского края снежный покров неустойчив. В некоторые годы поля обнажены почти всю зиму, поэтому испарение с поверхности почвы не прекращается и в холодное время. Лишенная снежного покрова почва подвержена дефляции даже зимой. По этим причи-

нам задержанию снега здесь необходимо уделять особое внимание. Лучшие результаты в этом отношении могут дать полезащитные лесные полосы. Однако для данного региона, отличающегося интенсивным ветровым режимом, снегорегулирующая роль лесных полос не выявлена. В связи с этим Институтом леса и древесины СО АН СССР проведены наблюдения за формированием снежного покрова на полях, окаймленных лесными полосами, с целью установления дальности влияния лесных полос на задержание снега и определения количества снега, задерживаемого лесными полосами в зоне их влияния.

Объектом исследования служили лесомелиорируемые поля совхоза «Тагарский» Минусинского района Красноярского края. Рельеф местности увалисто-холмистый. Лесные полосы посажены в 1949—1956 гг. и в 1967—1971 гг. Высота полос первого периода 5—8 м, ширина 12—18 м, количество рядов от 2 до 9. Главные породы — сосна обыкновенная и тополь черный. В большом количестве вводили второстепенные породы и кустарники. Полосы сажали чистыми рядами, в последние годы — чистыми насаждениями. Протяженность полос по 2—2,5 км. Ориентированы они против преобладающих юго-юго-западных ветров. Вспомогательных полос нет, их роль выполняют узкие ленты островных боров. Расстояние между лесными полосами от 300 до 800 м. На полях, где межполосное расстояние превышало 500 м, в 1971 г. были посажены дополнительные полосы. Они разделили прежние поля на две части — наветренную и заветренную. В том же году введена полосная система земледелия, сменившая паропропашную, в связи с чем одно и то же поле обрабатывалось различно и зимой имело неодинаковый агрофон.

Снежный покров измерялся в 1966, 1967, 1971 и 1973 гг. Информация первых трех лет отражает специфику снежного покрова, сформировавшегося на полях в зависимости от лесных полос без каких-либо дополнительных мер снегозадержания; в последний год — от лесных полос в комплексе с агротехническим приемом. Осадков в виде снега выпало в 1966 г. 68,1 мм, в 1967 г. 68,2, в 1971 г. 33,9 и в 1973 г. 57,2 мм при среднем многолетнем количестве 49 мм. Высота снежного покрова в открытом поле в дни измерений составляла соответственно 3,1, 6 и 14 см. В 1966 и 1967 гг. проходили зимние пыльные бури. Точность данных для полевой части профиля 1967—1971 гг. 3—6%, 1973 г. — 1—4%.

При определении снегорегулирующей роли лесных полос занимаемая и защищаемая ими площадь (лесомелиоративный профиль) подразделялась в соответствии с аэродинамическими проявлениями на три зоны: 1) площадь под насаждениями, не используемая под посевы; 2) площадь хозяйственно-эффективной защиты — поле, расположенное на расстоянии до 15 Н (0—100 м) от наветренной и заветренной опушек; здесь выделялась приопушечная часть (0—10 м от полос), отводимая под полевые дороги и для посевов используемая не полностью; 3) площадь ослабленной защиты и вне защиты — поле, расположенное далее 15 Н (100—200 м и более) от опушек.

При правильном размещении лесных полос на сельскохозяйственной территории неззащищенных мест на полях не должно быть. Но молодые полосы, не достигшие предельной высоты, не могут полностью защитить отведенное им пространство. Для сопоставления с открытым полем используются данные метеостанции Минусинского опытного поля, измеряющей снежный покров в широком межрядовом понижении.

В соответствии с выделенными зонами анализируется распределение снега на полях, прилегающих к полосам разной конструкции. На лесомелиорируемых полях, имеющих зябь (1966—1971 гг.), снежный покров формируется неравнозначно: с заветренной стороны он в два раза выше, чем с наветренной (табл. 1). На наветренном поле, защищенном лесными полосами продуваемой конструкции, снежный покров выше по сравнению с идентичными полосами ажурной и плотной конструкций.

Таблица 1

Высота снежного покрова (в см) на полях, защищенных лесными полосами и имеющих зябь (средняя за 1966, 1967, 1971 гг.)

Конструкция полос	Число рядов в полосе	Ажурность между стволами*	Расстояние от наветренной опушки, м		Лесная полоса	Расстояние от заветренной опушки, м	
			10—100	0—10		0—10	10—100
Продуваемая	5	0,8	7,7	9,4	14,9	22,9	15,9
	4	0,7	5,3	18,5	23,2	36,8	17,5
	2	0,8	3,3	21,7	28,0	34,1	20,3
Ажурная	8	0,6	9,7	17,1	40,7	55,6	18,3
	6	0,6	10,3	15,5	26,2	68,5	21,1
	5	0,6	5,5	21,2	25,5	44,3	21,1
	5	0,5	4,9	22,0	22,3	49,5	21,3
	4	0,6	4,0	18,4	29,8	29,7	23,9
Плотная	8	0	6,3	15,7	55,3	78,9	16,2
	5	0	3,6	24,2	52,1	55,0	11,0
	3	0,2	3,2	23,4	42,0	68,8	24,4

* Определялась визуально.

Такое положение складывается на ровном рельефе. На ветроударных склонах эффективность полос продуваемой конструкции в данной части поля снижается, а на заветренных склонах повышается (см. табл. 1, лесные полосы 2- и 4-рядные). Это объясняется тем, что на наветренных склонах ветровой поток, сужаясь, проходит с увеличенной скоростью, усиливая сдувание снега.

На наветренных склонах лучшими показателями обладают лесные полосы ажурной конструкции (6- и 8-рядные). В продуваемых депрессиях удовлетворительно распределяют снег лесные полосы плотной конструкции (8-рядные), на иных же местоположениях насаждения аналогичной конструкции формируют снежный покров неудовлетворительно. Например, на плоской вершине увала в заветренной части поля снежный покров в 8 раз выше, чем в наветренной части (3-рядная полоса). Наиболее варьирует высота снежного покрова заветренной части поля, прилегающей к насаждениям плотной конструкции.

Важным показателем снегорегулирующей роли лесных полос является количество снега, сохранившегося на защищаемых полях по сравнению с открытым полем и по отношению к выпавшим осадкам.

Оценка производится по состоянию снежного покрова на полях, прилегающих к пятирядным полосам и расположенных на ровном рельефе. Из имеющихся вариантов эти полосы в наибольшей мере отвечают требованиям сравнения — у них одинаковое количество рядов, но разная конструкция. К тому же пятирядные полосы широко применяются в производстве в современный период.

Высота снежного покрова в открытом поле на зяби в дни измерений 1966—1971 гг. составляла в среднем 3,3 см. На лесозащищенных полях в зоне хозяйственно-эффективной защиты снежный покров был значительно выше и лишь в отдельных случаях таким же.

В снежном покрове открытого поля на зяби перед весенним таянием в среднем за три года (1966—1971 гг.) оставалось 14 мм из 56,7 мм осадков, выпавших за зиму.

По всему лесомелиорируемому профилю, пересекающему пятирядные полосы, в снежном покрове запасы воды у насаждений продуваемой конструкции составляли 38 мм, ажурной — 48 и плотной — 41 мм.

На полевой части профиля без лесных полос (0—100 м наветренной части поля +0—100 м заветренной части поля) запасы воды в снежном

покрове были соответственно равны 37, 46 и 31 мм. Это в 2—3 раза больше, чем в открытом поле. Если при расчетах исключить площадь, занятую насаждением и приопушечной частью поля, то и на защищенных полях снеговой воды будет больше на 80—225 м³/га.

Приведенные величины характеризуют снегорегулирующую роль лесных полос в зоне активной защиты.

В зоне ослабленной защиты и вне ее сплошной снежный покров на зяби был кратковременным. Первые порывы сильного ветра разрушали его, оставляя снег лишь в микропонижениях. Суммарная дальность влияния лесных полос на отложение снега на ровном рельефе по зяби не превышала 30 Н. На наветренных склонах эта величина уменьшалась, на заветренных увеличивалась на 5—10 Н.

Защитная высота взрослых насаждений в степях Красноярского края в среднем равна 12 м. Исходя из этой величины, оптимальные расстояния между лесными полосами для различных элементов рельефа определяются следующим образом: а) равнины и широкие плоские вершины увалов — 30 Н, или 30×12 м = 360 м; б) наветренные склоны — 20—25 Н, или 20×12—25×12 м = 240—300 м; в) заветренные склоны и понижения — 35—30 Н, или 35×12—40×12 м = 420—480 м.

Наибольший эффект в задержании и распре-

Таблица 2

Высота снежного покрова (в см) на полях, защищенных лесными полосами в комплексе с агротехническими приемами снегозадержания 8—9 марта 1973 г.

Положение увала	Конструкция полос	Число рядов в полосе	Наветренная часть поля			Лесная полоса	Заветренная часть поля			
			агрофон	расстояние от опушки, м			агрофон	расстояние от опушки, м		
				>200	100—200			0—100	0—10	100—200
Наветренный	Продуваемая	5	Стерня	22±0,3	26±0,8	33±2,3	35±2,7	29±0,5	10±0,3	Зябь
		2	Зябь	12±0,7	27±2,1	16±0,4	74±1,7	32±0,8	25±0,6	Стерня
Плоский прогиб	Продуваемая	5	Стерня	24±0,3	38±0,8	43±2,7	42±2,3	31±0,6	11±0,3	Зябь
		2	Зябь	8±0,4	29±0,6	45±2,6	59±7,4	32±1,2	10±0,5	»
Наветренный	Ажурная	8	Стерня	29±0,5	30±0,6	42±2,9	50±1,7	37±1,1	16±0,3	»
		6	»	24±0,5	29±1,1	44±2,1	55±1,7	31±0,8	—	Стерня
Заветренный	Ажурная	5	»	22±0,2	29±0,7	41±2,0	64±3,8	29±1,8	11±0,5	Зябь
		4	»	19±0,4	26±1,1	33±1,7	59	29	10	»
Заветренный	Ажурная	3	»	23±0,3	21±0,2	64±4,6	38±0,2	25±0,7	11±0,7	»
		3	»	22±0,3	18	31	31	29	10	»
Наветренный	Плотная	8	Зябь	19±0,8	46±1,5	64±4,6	38±0,2	25±0,7	11±0,7	»
		5	Зябь	7±0,2	8±0,2	19±0,8	31	29	10	»

Запасы воды в снежном покрове (в мм) на полях, защищенных лесными полосами в комплексе с агротехническими приемами снегозадержания 8—9 марта 1973 г.

Конструкция полос	Число рядов в полосе	Наветренная часть поля				Лесная полоса	Заветренная часть поля				агрофон	
		расстояние от опушки, м					расстояние от опушки, м					
		>200	100—200	0—100	0—10		>200	100—200	0—100	0—10		
Продуваемая	5	49	54	58	79	110	77	112	0—10	26	17	Зябь
	2	19	21	33	84	52	87	235	0—100	66	56	Стерня
	8	56	61	79	121	141	84	132	100—200	29	19	Зябь
	6	51	59	65	94	156	86	235	>200	28	20	»
Ажурная	5	53	60	60	89	138	100	159	0—10	42	19	»
	4	56	52	74	121	146	83	175	0—100	30	17	Стерня
	3	60	58	62	80	135	77	206	100—200	30	17	Зябь
	8	—	49	57	96	109	77	189	>200	27	20	»
Плотная	5	20	20	50	142	262	67	120	0—10	31	—	»
	—	—	—	—	—	—	—	—	0—100	—	—	—

делении снега на полях наветренных склонов, по эмпирическим данным, дают лесные полосы ажурной конструкции, на заветренных — продуваемой (при равном уклоне и равной протяженности склонов).

С переходом к полосной системе земледелия на наветренной части поля, как менее защищенной, в совхозе применяли дополнительно агротехнические меры задержания снега: оставляли на зиму стерню, сеяли кулисы из высокостебельных сельскохозяйственных культур. В 1973 г. на наветренной части полей была стерня, на заветренной, как и раньше, — зябь. Этот агротехнический нюанс очень важен в задержании снега. При таком агрофоне уже в первой декаде января отношение средней высоты снежного покрова на наветренной и заветренной частях поля приближалось к единице (1:0,8—1,1), что свидетельствовало о выровненности снежного покрова. Распределение снега, по сравнению с предыдущими годами, изменилось в пользу наветренной части поля, имеющей стерневой фон. В лесных полосах и в приопушечной заветренной части поля — обычно местах образования сугробов — на этот раз снег отлагался равномерно.

На полях, где с наветренной стороны была зябь, а с заветренной — стерня, отношение в высотах оставалось 1:2, 6. Даже чрезмерная продуваемость двухрядной полосы не улучшила положение. Мало того, оно ухудшилось. Стерня, сберегая снег, выпавший на нее, задерживала еще и переносимый с зяби. В приопушечной заветренной зоне появились сугробы, чего в предшествующие годы у двухрядной полосы не наблюдалось.

Сплошной снежный покров в 1973 г. сохранялся всю зиму и к концу ее даже увеличился. Соотношение же его высот на наветренных и заветренных полях не изменилось (табл. 2).

По отношению к выпавшим осадкам сохранность снега в зоне хозяйственно-эффективной защиты, имеющей стерневой фон в наветренной части, превышала 100%, с зябью была значительно меньше (табл. 3).

В зоне ослабленной защиты и вне защиты, там, где была стерня, выпавший снег сохранялся почти весь, там же, где зябь, частично.

Перед весенним таянием снега в 1973 г. на полевой части лесомелноративного профиля, без площади лесных полос (0—200 м наветренной части поля +0—200 м заветренной части поля), со стерневым фоном с наветренной стороны запасы воды в снежном покрове составляли у лесных полос продуваемой конструкции $54 \pm 0,5$ мм, ажурной $62 \pm 0,5$ мм и плотной $55 \pm 0,5$ мм. На зяби у плотных полос сохранилось 42 мм, в открытом поле — 35 мм из 57,2 мм осадков, выпавших за зиму. Как видно, агротехнические приемы снегозадержания, применяемые в местах ослабленной защиты, позволили сохранить на полях зимние осадки в большем количестве и как бы расширить хозяйственно-эффективную зону защиты лесных полос. Негативные последствия использования лесных полос плотной и чрезмерно продуваемой конструкций уменьшились, различия в задержании снега между лесными полосами разных конструкций стали менее существенными.

Хорошая сохранность снега на полях в 1973 г. явилась следствием не только надежной защиты лесных полос и стерни, но и умеренного ветрового режима. Так, в открытом поле на зяби в том году сохранилось 60% выпавшего снега, в годы с интенсивным ветровым режимом — 25%. На фоне этих показателей четко выделяется значимость лесных полос в задержании снега. Даже в худшем варианте на полях, защищенных полосами плотной конструкции и имеющих зябь, снега сохранилось соответственно 73 и 55%. Коррективы ветрового режима в сохранении снега и снегорегулирующая роль лесных полос при этом очевидны.

ВЫВОДЫ

В степях Красноярского края снегозадержание имеет двойное значение — гидрологическое и противодефляционное. Устойчивый снежный покров, даже в виде тончайшей пленки, способен предохранить почву не только от потери влаги, но и от развевания ее поверхности. Для задержания снега на сельскохозяйственных угодьях целесообразно использовать лесные полосы.

T. I. Alifanova

SNOW-REGULATING ROLE OF THE FOREST BELTS IN THE STEPPES OF THE KRASNOYARSK TERRITORY

The total range of the forest belt influence on the snow distribution is as large as 30 H in this region, it is becoming wide to 50 H and more in the complex with the agricultural techniques applied in areas with weakend protection.

Snow keeping in the open field on the surface of ploughland is 25%, in the fields which are protected by belts of blown construction is 65%, in the fields of translate construction is 81% and in the fields of dense construction is 55%: with the agricultural techniques applied is 94%, 108%, and 93% respectively.

Water supply in the protective forest-belts field, surpassing water supply in the open fields, is the following; at the belts, of the construction which is blown through with autumn ploughing background is 215 m^3 , with the stubble background is 325 m^3 ; with translate construction background is 255 m^3 and 450 m^3 respectively; with dense construction is 80 m^3 and 235 m^3 per hectare of sown field respectively.

В. М. ЯНОВСКИЙ, В. В. КИСЕЛЕВ

**РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
В РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ
БОЛЬШОГО ЛИСТВЕННИЧНОГО КОРоеДА**

В статье приводится анализ влияния внутри- и межвидовых регуляторных механизмов на колебания численности большого лиственничного короёда. Установлено, что в лиственничниках Западной Тувы в регуляции численности короёда значительную роль играют внутривидовые механизмы и хищники, в то время как паразиты не имеют существенного значения. Предложенный показатель эффективности деятельности хищников — обеспеченность их кормом — позволил дать качественную и количественную оценку деятельности этих энтомофагов и найти математическое выражение направления изменения численности короёда с учетом действия хищников.

При анализе динамики численности стволовых вредителей основное внимание чаще всего уделялось внутривидовым регуляторным механизмам [1—5 и др.]. Не отрицая важной роли этих факторов, необходимо подчеркнуть, что в определенной ситуации доминируют их естественные враги — хищники и паразиты.

В настоящем сообщении взаимодействие энтомофагов со стволовыми вредителями рассматривается на примере биоценологических взаимосвязей большого лиственничного короёда (*Ips subelongatus* Motsch.) в лиственничниках хр. Западный Танну-Ола (Тувинская АССР). При анализе популяций короёда были использованы методики, разработанные З. С. Головянко, Д. И. Лозовым, Г. А. Зиновьевым и А. И. Ильинским [1,6—9]. Исследования проведены в 1963—1969 гг. под руководством А. С. Исаева. Математический анализ материала выполнен с помощью Р. Г. Хлебопроса.

При оценке влияния биотических факторов на колебания численности большого лиственничного короёда использовались следующие показатели.

1. Плотность поселения короёда — число семей на 1 дм². Позволяет судить о напряженности внутривидовых взаимоотношений. Плотность поселения короёда, отражающая заселенность одного дерева, неравнозначна плотности популяции, отражающей численность вредителя на единицу площади лесной территории.

2. Обеспеченность хищников кормом — общее число отродившихся личинок короёда, приходящихся на одну особь хищника. Характеризует интенсивность воздействия хищников на популяцию короёда.

3. Зараженность личинок короёда паразитами — число зараженных паразитами личинок в процентах от общего числа. Показатель смертности короёда от воздействия паразитов.

4. Коэффициент размножения короёда* — число молодых жуков, приходящихся на одного жука предыдущего поколения. Показатель движения численности популяции. При коэффициенте размножения меньше единицы численность популяции убывает, больше единицы — нарастает.

При анализе интенсивности воздействия энтомофагов на популяцию короёдов обычно используется показатель плотности поселения

* Расчетный коэффициент размножения большого лиственничного короёда несколько завышен, поскольку не представляется возможным учесть гибель молодых жуков в период зимовки, вылета и вбурывания под кору.

Влияние различных биотических факторов на величину коэффициента размножения большого лиственничного короёда

Коефф. размножения	Плотность поселения короёда, семей на 1 дм ²	Обеспечен. хищников кормом, личинок короёда на 1 особь хищника	Плотность поселения хищников, особей на 1 дм ²	Зараженность паразитами, % паразитированных личинок короёда	Плотность поселения паразитов, особей на 1 дм ²
0,1	0,56	17	0,88	1,5	0,36
0,2	0,63	30	0,73	2,0	0,45
0,8	0,66	41	0,62	1,6	0,60
1,4	0,77	64	0,75	2,3	0,70
1,7	0,77	80	0,63	0,7	0,35
2,5	0,63	74	0,75	1,1	0,49
5,3	0,67	107	0,72	2,6	1,07
7,2	0,48	164	0,22	5,8	2,23
0,3	1,51	56	1,55	2,1	1,14
0,8	1,55	58	1,59	1,2	0,85
1,3	1,47	85	1,04	2,0	1,30
1,7	1,59	95	1,15	1,6	1,10
2,4	1,36	134	1,12	3,1	1,81
4,3	1,46	216	0,86	1,5	1,25
4,8	1,43	336	0,43	1,5	1,19
0,3	2,52	73	1,37	2,0	0,77
1,3	2,48	121	1,28	1,8	1,48
1,7	2,33	186	1,29	2,7	1,86
2,0	2,39	250	0,67	1,4	1,60
0,3	3,46	64	1,55	1,5	0,69
0,8	3,39	112	2,26	3,1	1,87
0,2	4,75	92	1,51	2,2	1,39
0,7	4,50	71	1,26	5,2	2,10

естественных врагов, т. е. число энтомофагов на единицу площади. Однако этот показатель не может точно охарактеризовать степень присутствия энтомофагов в ходах вредителя, так как при равной плотности поселения энтомофагов заселенность ими ходов короёда может значительно варьировать в зависимости от плотности поселения хозяина-жертвы (табл. 1).

Более конкретным показателем воздействия хищников на популяцию короёда представляется обеспеченность их кормом, объективно отражающая потенциальную возможность поражения личинок жертвы. Смертность вредителя от воздействия паразитов с достаточной точностью устанавливается по числу пораженных ими личинок короёда.

Анализ эффективности биологических факторов выполнен на основании 729 наблюдений. Популяция короёда исследовалась на различных уровнях численности. Для систематизации данных найдены средние значения показателей состояния популяции короёда в интервалах коэффициента размножения 0,1—0,5; 0,6—1,0; 1,1—1,5; 1,6—2,0; 2,1—2,5; 2,6—3,0; свыше 3,0 и плотности поселения короёда 0,1—1,0; 1,1—2,0; 2,1—3,0; 3,1—4,0; свыше 4 семей на 1 дм².

Как показали результаты анализа, средняя зараженность паразитами личинок хозяина колеблется в пределах 0,7—5,8% (см. табл. 1). В исключительных случаях смертность личинок короёда от воздействия паразитов превышает 10%. Это позволяет утверждать, что паразиты семейств *Braconidae* и *Pteromalidae* (*Hymenoptera*), преимущественно заражающие личинок короёда, практически не оказывают воздействия на регуляцию численности большого лиственничного короёда в районе наших исследований.

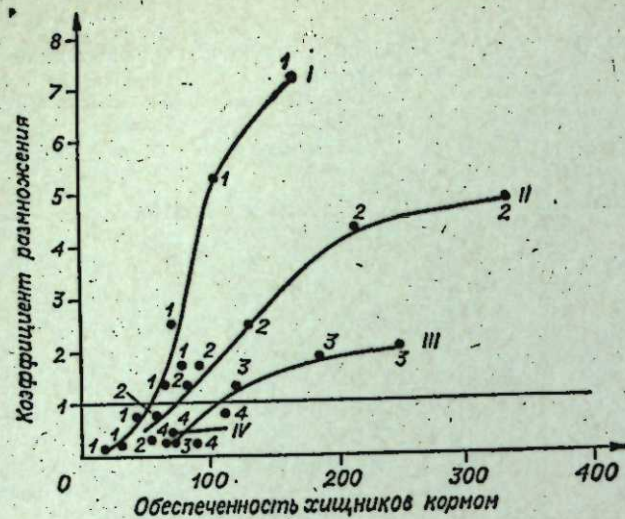


Рис. 1. Зависимость коэффициента размножения от обеспеченности хищников кормом. Плотность поселения короеда: 1—0,48—0,77; 2—1,43—1,59; 3—2,33—2,52; 4—3,39—4,75 семей на 1 дм².

но ожидать, что при низкой обеспеченности кормовыми ресурсами эффективность хищников может быть достаточно высока.

Вторым важным регуляторным механизмом численности короеда является внутривидовое взаимодействие, наиболее отчетливо проявляющееся при высокой плотности поселения ксилофага.

Если рассматривать действие различных биотических факторов в отдельности, то связь их с коэффициентом размножения, как правило, невелика. Так, по нашим данным, коэффициент корреляции этого показателя с плотностью поселения короеда — 0,44, а с обеспеченностью хищников кормом +0,59. Если же действие этих биотических факторов рассматривать совместно, то коррелятивная зависимость между коэффициентом размножения короеда, плотностью его поселения и обеспеченностью хищников кормом повышается и достигает в нашем случае 0,77.

Наличие устойчивой связи позволяет обоснованно оценить характер изменения коэффициента размножения в зависимости от величины этих показателей (см. табл. 1, рис. 1). Снижение численности короеда (коэффициент размножения меньше единицы) при малой плотности поселения возможно лишь при минимальной обеспеченности хищников кормом. Увеличение обеспеченности при малой плотности поселения короеда сопряжено с увеличением коэффициента его размножения (см. рис. 1, табл. 1, плотность поселения 0,48—0,77). С ростом плотности поселения короеда регулирующая роль хищников проявляется менее отчетливо, поскольку активизируются внутривидовые регуляторные механизмы (см. рис. 1, 2—4; табл. 1, плотность поселения 1,43—4,75).

Анализ этих закономерностей позволяет выделить два порога эффективности хищников (рис. 2). Плотность популяций хищников, соответствующая обеспеченности около 40 личинок короеда на одну особь хищника, сопряжена с высокой смертностью вредителя. Это первый порог эффективности хищников (см. рис. 2, Z_1). До этого порога, независимо от величины плотности поселения короеда, коэффициент размножения не превышает единицы. С уменьшением плотности популяций хищников и, следовательно, с ростом обеспеченности их кормом до Z_1^0 (рис. 2), регулирующая роль энтомофагов проявляется достаточно эффективно и при отсутствии дополнительных флуктуаций исключает возможность вспышки массового размножения короеда.

Иные взаимоотношения складываются между короедом и группой хищных насекомых, главным образом семейств *Histeridae*, *Cleridae*, *Tenebrionidae* (Coleoptera); *Dolichopodidae* (Diptera); *Anthocoridae* (Hemiptera). Обеспеченность хищников кормом большей частью колеблется в пределах 50—100 личинок короеда на одну особь хищника.

Если учесть, что в лабораторных условиях один хищник за день уничтожает от 1 до 10 личинок короеда [8, 10, 11], то мож-

Дальнейшее увеличение обеспеченности хищников кормом ($Z > Z_1^0$) сопряжено с постепенным ослаблением регулирующего действия энтомофагов и нарастанием эффективности внутривидовых механизмов регуляции. И наконец, обеспеченность хищников кормом достигает такой величины, при которой их действие на популяцию вредителя практически не сказывается. Это второй порог эффективности хищников (Z_2), определяющий завершение воздействия энтомофагов на популяцию вредителей. На отрезке $Z > Z_2$ регуляция численности короеда осуществляется главным образом за счет внутривидовых механизмов. После первого порога эффективности действия внутри- и межвидовых регуляторных механизмов взаимосвязаны, о чем свидетельствует высокий коэффициент множественной корреляции (0,78). Поэтому величины Z_1^0 и Z_2 определяются плотностью поселения ксилофага (см. рис. 1).

Действие внутривидовых регуляторных механизмов также имеет свою пороговую эффективность. При плотности поселения короеда меньше одной семьи на 1 дм² их воздействие на численность популяции вредителя ощущается слабо. С ростом плотности поселения короеда влияние этих регуляторных механизмов постепенно увеличивается, а при плотности поселения свыше трех семей на 1 дм² становится определяющим. Несмотря на высокую обеспеченность хищников кормом, численность популяции короеда уменьшается и коэффициент размножения становится меньше единицы (рис. 1, 4; табл. 1, плотность поселения 3,39—4,75).

Рассмотрим действие биотических факторов на различных уровнях численности большого листовенничного короеда. Исходя из представлений о динамическом состоянии популяции [12] можно выделить два граничных уровня численности короедов: 1 — разреженная популяция в «местах переживания» на единичных отмирающих или срубленных деревьях и 2 — популяции с избыточной плотностью, формирующиеся при катастрофическом ослаблении древостоев (очаги массового размножения).

На основании наших наблюдений установлено, что в разреженных популяциях большого листовенничного короеда плотность поселения ксилофага редко превышает две семьи на 1 дм², а обеспеченность хищников кормом обычно колеблется в пределах 80—140 личинок короеда на одну особь. При этих показателях коэффициент размножения не превышает 2,4 (табл. 1). Эти данные подтверждаются конкретным анализом разреженной популяции в природных условиях (табл. 2).

Таблица 2
Состояние популяции большого листовенничного короеда на различных уровнях численности

Уровень численности короеда	Этапы развития вспышки	Плотность поселения короеда, семей на 1 дм ²	Обеспеченность хищников кормом, личинок короеда на 1 особь хищника	Коефф. размножения
Разреженная популяция	Вспышка массового размножения	1,22	86	2,1
	Фаза концентрации	0,38	73	14,1
	Фаза максимума вспышки	2,06	49	0,8
	Фаза разреживания	3,18	30	0,1

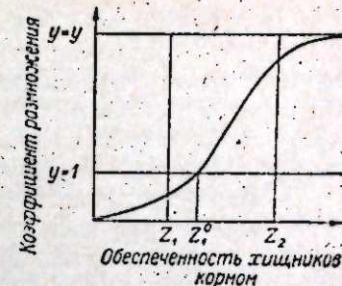


Рис. 2. Влияние деятельности хищников на колебания численности жертвы. y — предельная величина коэффициента размножения; Z_1 — первый порог эффективности хищников; Z_2 — второй порог эффективности хищников.

При нарастании численности вредителя интенсивность действия биотических факторов резко меняются. В очагах массового размножения динамика численности определяется тремя фазами вспышки [12]: фазой концентрации насекомых и сложения плотных популяций; фазой «максимума», или «собственно вспышки»; фазой расселения (разреживания) популяций.

В фазе концентрации при резком увеличении объема кормовой базы плотность поселения короеда уменьшается, а обеспеченность хищников кормом сохраняется достаточно высокой. Вследствие этого коэффициент размножения резко возрастает и численность популяции вредителя увеличивается. В фазе максимума вспышки сокращение объема кормовой базы короеда вызывает значительное увеличение плотности его поселения и уменьшение обеспеченности хищников кормом. В свою очередь, это ведет к резкому падению коэффициента размножения. Наиболее напряженная обстановка складывается в фазе разреживания популяции. Эффективность внутри- и межвидовых регуляторных механизмов достигает максимума. В этой ситуации коэффициент размножения становится минимальным и численность популяции короеда быстро уменьшается (табл. 2).

Динамика численности популяций лесных насекомых на основе принципа стабильности подвижных экологических систем рассмотрена А. С. Исаевым и Р. Г. Хлебопросом [13,14]. Обратная связь между коэффициентом размножения и плотностью популяции без учета эффекта запаздывания описывается выражением

$$y = APe^{-\alpha x}, \quad (1)$$

где y — коэффициент размножения, зависящий от количества и качества корма A , модифицирующих факторов P , факторов, зависящих от плотности — x , а α — коэффициент обратной связи, обусловленный биотическими факторами, в том числе и энтомофагами. Для упрощения анализа предельно разреженные популяции из рассмотрения исключаются.

Учитывая важную роль хищников в регуляции численности ксилофагов, важно определить зависимость между величиной коэффициента размножения и обеспеченностью хищников кормом. Анализ полученных данных (см. табл. 1, рис. 1) позволяет ввести понятие предельного коэффициента размножения — \tilde{y} , величина которого уже не связана с воздействием хищников. Учитывая уравнение (1), изменения величины предельного коэффициента размножения можно определить выражением

$$\tilde{y} = APe^{-\beta x}, \quad (2)$$

где β — коэффициент обратной связи, обусловленный биотическими факторами без учета действия энтомофагов.

Как выяснилось из экспериментальных данных (см рис. 1), зависимость коэффициента размножения короеда от деятельности хищников при любой плотности поселения ксилофага аппроксимируется выражением

$$y = \tilde{y}e^{-\frac{\gamma}{z}}, \quad (3)$$

где z — обеспеченность хищников кормом; γ — коэффициент, определяемый эффективностью той или иной группы хищников. В окончательном виде коэффициент размножения может быть выражен следующим образом:

$$y = APe^{-\beta x - \frac{\gamma}{z}}. \quad (4)$$

Таким образом, проведенные исследования позволили оценить роль различных факторов в регуляции численности большого листовичного короеда. Установлено, что в листовичных лесах Западной Тувы в регуляции численности короеда значительную роль играют хищники, тогда как паразиты не имеют существенного значения. Предложенный показатель эффективности действия хищников позволил дать количественную оценку их регулирующего воздействия на различных уровнях численности популяции короеда.

Анализ экспериментальных данных позволил определить качественные пороги эффективности хищников и найти вид и аппроксимацию кривой, выражающей зависимость между коэффициентом размножения короеда и обеспеченностью хищников кормом.

Рассмотренные закономерности взаимодействия большого листовичного короеда с его энтомофагами можно распространить на другие типы биоценотических связей в системе хищник—жертва.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
15/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Головянко З. С. 1926. К методике учета зараженности сосен короедами.— Тр. по лесному опытному делу Украины. Киев, с. 1—87.
2. Nuorteva M. 1964. Über der Einfluss der Menge des Brutmaterials auf die Vermehrlichkeit und natürlicher Feinde des Grossen—Waldqärtners Blastophagus piniperda L. (Col., Scolytidae).— Suomen Hyönteestieteell. aikakaskirja, 30, №1, 1—17.
3. McMullen L. H., Atkins M. D. 1961. Intraspecific competition as a factor in the natural control of the Douglas—fir beetle: Forest Sci., 7, № 3, 197—203.
4. Кобзарь В. Ф., Катаев О. А. 1968. Численность потомства стволовых насекомых в зависимости от плотности поселения на примере степографа.— Матер. научно-техн. конф. ЛТА, Л., с. 18—20.
5. Огибин Б. Н. 1973. Влияние плотности поселения на плодовитость короеда типографа.— Экология, № 5, 66—72.
6. Лозовой Д. И. 1949. О методике анализа короедного дерева.— Сообщ. АН ГрузССР, 10, № 4, 245—247.
7. Зинovieв Г. А. 1957. Материалы к изучению роли биотических факторов в регуляции численности скрытостволовых вредителей.— Энтомологич. обзор., 36, № 2, 322—354.
8. Зинovieв Г. А. 1959. О значении комплекса энтомофагов в ограничении размножения короедов хвойного леса.— Докл. на IX и X ежегодных чтениях памяти Н. А. Холодковского. М.—Л., с. 62—86.
9. Ильинский А. И. 1958. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними.— В сб. работ по лесному хозяйству ВНИИЛМ, № 36, М., с. 178—288.
10. Никитюк А. И. 1951. Хищные и паразитические насекомые как регуляторы вредоносной деятельности и распространения короедов хвойного леса. Сообщ. 1 — Бюлл. МОИП, отд. биол., 56, № 5, 58—63.
11. Nuorteva M., 1956. Über den Fichtenstamm — Bastkäfer, Hylurgops palliatus Gyll. und seine Insektenfeinde.— Acta Entomologica Fennica, № 3, 1—118.
12. Исаев А. С., Петренко Е. С. 1968. Биогеоценотические особенности динамики численности стволовых вредителей.— Лесоведение, № 3, 56—65.
13. Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г. 1973. Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых.— Докл. АН СССР, 208, № 1, 225—227.
14. Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г. 1973. Принцип стабильности в динамике численности насекомых и устойчивость лесных биогеоценозов. Красноярск, 37 с.

V. M. Yanovsky, V. V. Kiselev
 PART OF THE BIOTIC FACTORS
 IN THE REGULATION
 OF THE BIG LARCH BARK BEETLE

The article presents the analysis of the influence of the inter and intraspecific regulating mechanisms of the fluctuation of the number of the big larch bark beetle (*Ips subelongatus* Motsch.). It is stated that in the larch woods of the Western Tuva the great part in the regulation of the number of the bark beetle is played by the intraspecific mechanisms and by the predators, while parasites have no great significance. The proposed index of the effectiveness of the action of the predators — their supply with nutriment has permitted to give the quantitative and qualitative evaluation of the activity of these entomophage and to find the mathematical expression of the direction of the changes in the number of the bark beetle, the actions of the predators being taking into consideration.

УДК 595.7

О. Я. БАЙКОВА

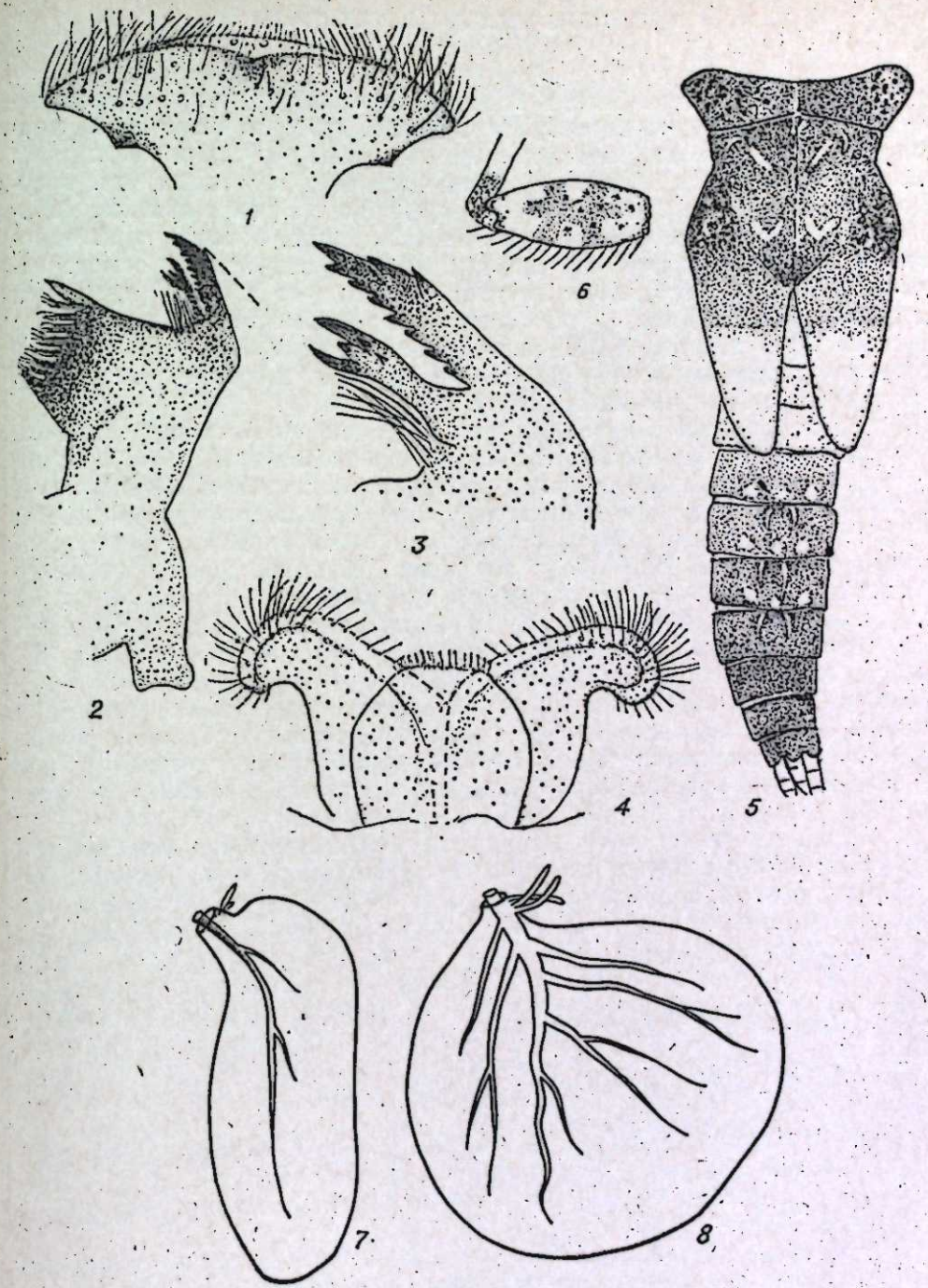
НОВЫЙ РОД ПОДЕНКИ ИЗ ПРИМОРЬЯ
 (EPHEMEROPTERA: HEPTAGENIIDAE)

В данном сообщении приводятся описание нового рода поденок по личинкам, собранным в водоемах Приморского края, и определительная таблица близких родов.
 Тип хранится в коллекции Зоологического института АН СССР в Ленинграде.

PARACINYGMA BAJKOVA, GEN. NOV.

Типовой вид: *Paracinygmula zhilzovae* Bajkova, sp. n. Тело уплощенное. Голова округлая. Верхняя губа короткая и широкая, в 3 раза шире своей длины; ее боковые края вытянуты в острые углы и покрыты густыми, длинными волосками (см. рисунок, 1). Внутренние лопасти нижней губы узкие и почти прямые. Верхняя челюсть с двумя хорошо развитыми зубцами (см. рисунок, 2, 3). Гипофаринкс трехлопастной; срединная лопасть его без выемки, наружные — с сильно развитыми крыловыми выступами как у *Ecdyonurus kibunensis* Imap. (см. рисунок, 4). Окраска тела коричневая. На среднеспинке расположены светлые и темные пятна. Передние и задние зачатки крыльев с широкой, светлой поперечной полосой, покрывающей почти половину их и первые 3 тергита брюшка (см. рисунок, 5). Бедря ног с двумя коричневыми поперечными полосами, соединенные между собой посередине; в каждом бедре имеются темные пятнышки в виде мелких бородавочек (см. рисунок, 6). Брюшко пятнистое, на средних тергитах его по 3 светлых пятна; средние пятна слабо заметны, а светлые штрихи, отходящие от верхнего края тергита, ясно выражены (см. рисунок 5). Жаберных листков 7 пар с хорошо развитой трахеацией; жаберные нити редуцированы до 2—3 как у *Cinygmula altaica* Tshern.; 1-я пара жаберных листков длинная и узкая, в три раза длиннее своей ширины; жаберные листки 2—6-й пар круглой формы (см. рисунок. 7, 8). Хвостовых нитей 3.

Описываемый род принадлежит к семейству *Heptageniidae*, морфологически близок к роду *Cinygmula* McD., от которого отличается



Paracinygmula zhilzovae sp. n.

1 — верхняя губа личинки снизу (ст. Тигровая, р. Сидя); 2 — верхняя челюсть личинки; 3 — верхние зубцы нижней челюсти; 4 — гипофаринкс; 5 — грудь и брюшко личинки сверху; 6 — бедро передней ноги личинки; 7 — жаберный листок 1-го сегмента брюшка личинки; 8 — жаберный листок 3-го сегмента брюшка личинки.

строением верхней губы, формой жаберных листков и окраской тела. По строению верхней губы, гипофаринкса род *Paracinygmula* Bajk., gen. nov. близок к роду *Ecdyonurus*. Мак Даннан [1] отметил, что *Cinygmula* McD по личинкам наиболее близок к *Rhithrogena* Eaton.

Личинка (спирт). Голова плоская, передний край головы закругленный. Верхняя губа короткая и широкая, в 3 раза шире своей длины; ее боковые края вытянуты в острые углы (как у личинок рода *Ecdyonurus* Eat.) и покрыты густыми длинными волосками (см. рисунок, 1). Внутренние лопасти нижней губы узкие и почти прямые. Верхняя челюсть с двумя хорошо развитыми зубцами, боковой край одного зубца лишь с внутренней стороны пильчато зазубрен до самого основания (см. рисунок, 2, 3); внутренний зубец ее с тремя крупными зубчиками на вершине, а у его основания расположены очень длинные щетинки (см. рисунок, 3). Нижняя челюсть прямая. Гипофаринкс трехлопастной; срединная лопасть его без выемки, наружные — с сильно развитыми крыловыми выступами (см. рисунок, 4).

Общая окраска тела коричневая. Передний край головы с двумя парами светлых пятнышек. Переднеспинка коричневая, без светлых пятен, лишь по средней линии ее проходит узкая светлая полоска; темно-коричневые точечные пятнышки в виде бородавочек расположены у ее боковых краев. Среднеспинка с многочисленными светлыми и темными пятнами, особенно в основании крыльев. Зачатки крыльев развиты хорошо — закрывают первые три сегмента брюшка; обе пары зачатков крыльев с широкой светлой поперечной полосой, покрывающей почти половину их и первые три тергита брюшка (см. рисунок, 5). Бедрa всех ног с двумя коричневыми поперечными полосами, соединенными между собой посередине; на каждом бедре темные пятнышки в виде мелких бородавочек (см. рисунок, 6); голень с одной коричневой полосой, расположенной у сочленения с бедром; коготки всех ног в основном с 4 зубчиками; у некоторых экземпляров коготок с 5 зубчиками, но выражен слабо и значительно меньше других.

Брюшко немного светлее груди, на 4—6-м тергитах его по три округлых светлых пятна; по средней линии тела такие пятна слабо заметны, но светлые штрихи, отходящие от верхнего края тергита, хорошо выражены лишь на средних тергитах брюшка (см. рисунок, 5); 8—10-й тергиты брюшка темно-коричневые, без пятен и полос. Стерниты брюшка светло-коричневые. Жаберные листки характерны: 1-я пара жаберных листков очень длинная и узкая, почти в три раза длиннее своей ширины, 2—6-я пары полукруглой формы (см. рисунок, 7, 8); жаберных нитей 2—3. Хвостовые нити одноцветные. Длина тела взрослой личинки 9 мм, хвостовых нитей — 7 мм.

Крылатое насекомое неизвестно.

Распространение и материал. Ст. Тигровая, р. Тигровая, ниже школы (голотип). Река Тигровая, у бревенчатого моста. Всего собрано 6 личинок с бревен и камней на быстром течении. Материалы ЗИН АН СССР.

Для азиатской части СССР известно 2 близких рода — *Cinygmula* McD. и *Cinygma* Eaton [2—6]. Ниже приводим определительную таблицу близких родов.

Определительная таблица родов по личинкам

1(2). Жаберные листки 1—6-го тергитов с пучком жаберных нитей, обычно свыше 15—20 жаберных нитей. Верхняя челюсть завернута внутрь в виде крючка. Нижняя челюсть с внутренней стороны с резким выемом. Внутренние лопасти нижней губы широкие, треугольной формы. Коготки всех ног с 2 зубчиками.

Cinygma Eaton

2(1). Жаберные листки 1—6-го тергитов без пучка жаберных нитей в основном с 2—6 жаберными нитями. Верхняя челюсть не крючкообразной формы, прямая. Нижняя челюсть с внутренней стороны без выема. Внутренние лопасти нижней губы узкие, почти прямые. Коготки всех ног с 4—5 зубчиками.

3(4). Верхняя губа полукруглой формы. Первый жаберный листок широкий и короткий; ширина его равна длине или немного шире своей длины. Жаберные листки 2—6-й пар удлиненной формы, почти в 2 раза длиннее своей ширины.

Cinygmula McDunnough

4(3). Верхняя губа с сильно развитыми крыловыми выступами (см. рисунок, 1). Первый жаберный листок узкий и длинный, в три раза длиннее своей ширины. Жаберные листки 2—6-й пар круглой формы (см. рисунок, 7, 8).

Paracinygmula Bajkova, gen. nov.

Амурское отделение Тихоокеанского
научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии,
Хабаровск

Поступила в редакцию
6/VI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. McDunnough J. 1933. The Nyph of *Cinygma* *Integrum* and Description of a New Heptagenine Genus.— *Canad. Entomol.*, 65, 4.
2. Vlmer G. 1927. Entomologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka — Expedition. 1920—1922. 11. Ephemeropteren. *Arkiv vor Zool.*, 19, A, N 8.
3. Бродский К. А. 1930. К познанию поденок (*Ephemeroptera*) Южной Сибири.— *Энтомологическое обозрение*, 26, № 1—2.
4. Чернова О. А. 1949. Нимфы поденок притоков Телецкого озера и р. Бии.— *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 7, вып. 7.
5. Чернова О. А. 1952. Поденки (*Ephemeroptera*) бассейна р. Амура и прилегающих вод и их роль в питании амурских рыб.— *Тр. Амурск. ихтиол. экспед.* 1945—1949. М.
6. Байкова О. Я. 1965. Фауна поденок Дальнего Востока. Вопросы географии Дальнего Востока, сб. 7. Хабаровск.

О. Я. Байкова

NEW GENUS OF EPHEMEROPTERA FROM THE PRIMOR'YE

The article deals with the description of new genus of gingerquill mayfly by larval from the reservoir of the Primor'ye. The determination table of the related genera has been applied.

Л. С. ШЕВЦОВА

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО И ОБОПОЛОГО ДОЛГОНОСИКОВ РОДА *Z. POLYDROSUS* GERM. (*COLEOPTERA, CURCULIONIDAE*)

Изложены результаты исследования изменчивости одного партеногенетического и одного обополого вида долгоносиков. Сделана попытка выяснить связь изменчивости с интенсивностью естественного отбора и его направлением. Обнаружено, что в неблагоприятных условиях средняя арифметическая величина признаков как у партеногенетических, так и у обополых долгоносиков уменьшается. Коэффициент вариации при усилении интенсивности естественного отбора у партеногенетического вида увеличивается, а у обополого уменьшается.

Изменчивость — форма разрешения постоянно возникающих противоречий между организмом и средой [1]. Анализ фенотипической изменчивости признаков — один из путей изучения эволюционных процессов, происходящих в популяции.

Наши исследования изменчивости проведены на одном партеногенетическом и одном обополом виде долгоносиков рода *Polydrosus* Germ. Эти виды относятся к отряду *Coleoptera* семейства *Curculionidae*.

С точки зрения современной классификации различается апомиктический и аутомиктический партеногенез [2]. Долгоносики обладают апомиктическим типом партеногенеза: В этом случае первое деление мейоза выпадает полностью и, таким образом, деления созревания в яйце аналогичны митозу. Ввиду того, что рекомбинация отсутствует и отбору подвергаются только доминантные мутации, происходит накопление рецессивных мутаций, что ведет к возрастанию гетерозиготности. У организмов с апомиктическим партеногенезом, самым простым типом партеногенеза, наблюдается большое генетическое постоянство. Такие животные становятся все более гетерозиготными и тем самым увеличивают общую генотипическую изменчивость популяции. Совершенно очевидно, что часть генотипической изменчивости поддерживается естественным отбором и обусловлена преимуществом гетерозигот. Сравнение фенотипической изменчивости у животных с половым размножением и животных с партеногенезом было предпринято рядом авторов [3, 4]: Наша работа является дальнейшим развитием этого вопроса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проведен в Новосибирской области в 1971—1973 гг. Изменчивость изучена на количественных признаках. На необходимость особого подхода к изучению количественных признаков указывали Серебровский [5], Плохинский [6] и многие другие. Это обусловлено тем, что наследственные особенности каждого количественного признака определяются большим числом полимерных генов. Для исследования изменчивости нами промерено за каждый сезон по 50 жуков каждого вида. Сравнение проведено по 13 признакам. Для сокращения в табл. 1 и на рисунках каждый признак пронумерован в следующем порядке (в мм): 1 — длина головотрубки; 2 — длина переднеспинки; 3 — длина надкрылий; 4 — длина всего тела; 5 — отношение 1-го и 2-го члеников усиков; 6 — длина усиков; 7 — ширина головотрубки у вершины; 8 — ширина головотрубки посередине; 9 — ширина лба между глаз; 10 — ширина темени; 11 — ширина переднеспинки; 12 — ширина надкрылий; 13 — высота тела.

Измерение проведено под микроскопом МБС-1 с помощью окулярмикрометра. В качестве критерия изменчивости взят коэффициент вариации (CV). CV полно характеризует вариационный ряд и в то же время, являясь безразмерным показателем, позволяет сравнивать разноразмерные признаки [7]. Кроме коэффициента вариации, вычислена средняя арифметическая величина \bar{X} . Для каждой величины CV и \bar{X} подсчитана ошибка. Вычисление проведено по стандартным формулам [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 и на рис. 1, 2 даны результаты исследования изменчивости обополого и партеногенетического видов долгоносиков в различные сезоны 1971—1973 гг. Прежде чем рассматривать изменение арифметической величины и коэффициентов вариации, кратко охарактеризуем климатические условия в эти годы.

Анализируя табл. 2, в которой приведены данные о температуре и влажности в годы наблюдений, можно заметить, что 1972 г. отли-

Таблица 1

Изменение средней арифметической величины долгоносиков

№ признака	Партеногенетический вид <i>P. mollis</i> Strom.			Обополый вид <i>P. undatus</i> F.		
	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.
1	1,833±0,028	1,650±0,0312	1,74±0,04	1,212±0,021	1,240±0,0193	1,16±0,01
2	2,563±0,032	2,6750±0,13	2,63±0,06	2,122±0,021	2,0719±0,0344	2,16±0,04
3	11,890±0,147	10,57±0,2722	9,98±0,19	7,603±0,083	7,0960±0,1323	7,2±0,12
4	16,287±0,197	14,0±0,3359	13,5±0,25	11,422±0,156	10,0119±0,1493	9,84±0,14
5	—	0,7180±0,0231	0,80±0,02	—	—	—
6	4,438±0,064	4,120±0,0550	4,37±0,06	3,672±0,060	3,9695±0,0878	4,04±0,06
7	—	1,5199±0,0337	1,64±0,03	—	1,1120±0,0176	1,1±0,2
8	1,297±0,016	1,2450±0,0351	1,31±0,02	0,943±0,011	0,9960±0,017	0,94±0
9	1,030±0,015	1,1800±0,0277	1,09±0,02	0,946±0,013	0,9439±0,077	1,01±0,02
10	2,373±0,030	2,3650±0,0662	2,32±0,05	1,515±0,023	1,6799±0,0270	1,68±0,06
11	3,407±0,042	3,3149±0,0616	3,48±0,07	2,306±0,0250	2,3680±0,0354	2,34±0,04
12	—	6,6299±0,0817	6,97±0,15	—	4,3880±0,1005	4,2±0,1
13	5,580±0,087	5,4899±0,0757	5,96±0,10	3,400±0,051	3,5320±0,0869	3,84±0,08

чался наиболее холодным и дождливым летом. Летние месяцы 1971 и 1973 гг., наоборот, характеризовались сухой и жаркой погодой с умеренным количеством осадков.

Таким образом, проведя анализ различных признаков в различные сезоны, мы могли попытаться установить связь средней арифметической величины и коэффициента вариации с внешними условиями.

Средняя арифметическая величина. У партеногенетического вида *Polydrosus mollis* Strom. изменение этой величины у всех признаков, за исключением ширины вершины головотрубки и ширины между глазами, происходит параллельно следующим образом (табл. 1). В 1972 г. их размеры уменьшаются по сравнению с 1971 г., а ширина вершины головотрубки и ширина между глазами несколько увеличиваются. В 1973 г. у некоторых признаков размеры еще больше снижаются по сравнению с 1971 и 1972 гг. Это относится к длине переднеспинки, длине надкрылий, длине всего тела, а также к ширине темени и высоте тела. Остальные признаки после снижения своих показателей в 1972 г. увеличивают их вновь в 1973 г.

Средняя величина обополого вида *Polydrosus undatus* F. изменяется несколько иначе: длина и ширина головотрубки посередине в 1972 г. увеличиваются, а в 1973 г. вновь снижаются. Длина переднеспинки, длина надкрылий, длина всего тела, ширина между глазами, ширина надкрылий в 1972 г. значительно меньше, чем в 1971 и в

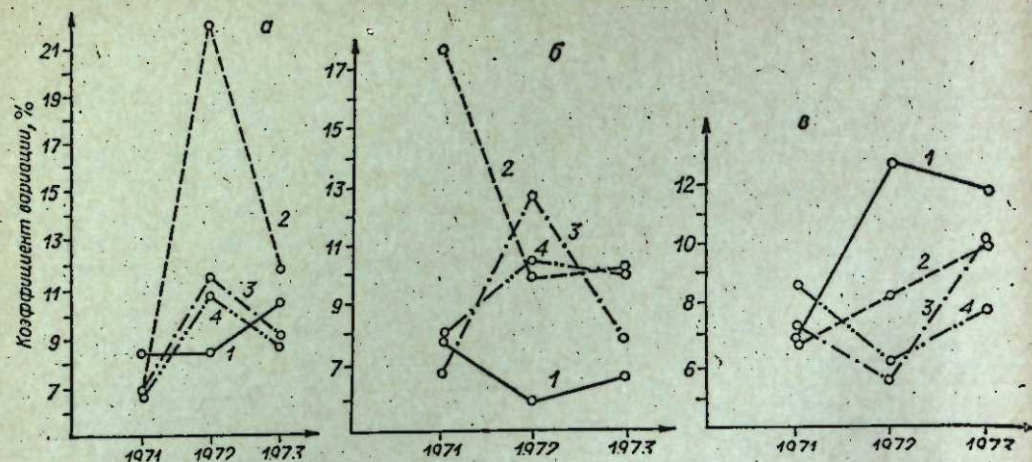


Рис. 1. Изменение коэффициента вариации партеногенетического вида *Polydrosus mollis* Strom.

А. 1 — длина головотрубки; 2 — длина переднеспинки; 3 — длина надкрылий; 4 — длина всего тела.
 Б. 1 — длина усиков; 2 — ширина головотрубки у вершины; 3 — ширина головотрубки посередине; 4 — ширина лба между глаз.
 В. 1 — ширина темени; 2 — ширина переднеспинки; 3 — ширина надкрылий; 4 — высота тела.

1973 гг. Длина усиков и высота тела постепенно увеличиваются. В 1973 г. эти величины больше, чем в 1971 и 1972 гг. Ширина переднеспинки значительных изменений в эти три года не претерпевает.

Коэффициент вариации. У партеногенетического вида *Polydrosus mollis* Strom. изменение CV происходит следующим образом. Ширина вершины головотрубки, ширина надкрылий и высота тела в 1972 г. уменьшаются, а в 1973 г. снова увеличиваются. Длина головотрубки и длина усиков в эти годы достоверно не различаются. У большинства признаков CV изменяется параллельно следующим образом: в 1971 г. показатели довольно невелики, в 1972 г. коэффициент вариации увеличивается, а в 1973 г. снова снижается. Это относится к длине переднеспинки, длине надкрылий, длине всего тела, ширине головотрубки посередине, ширине между глазами, ширине темени.

У обоеполого вида *Polydrosus undatus* F. ширина вершины головотрубки, длина головотрубки и ширина темени имеют в 1972 г. резко сниженный коэффициент вариации по сравнению с 1971 и 1973 гг.

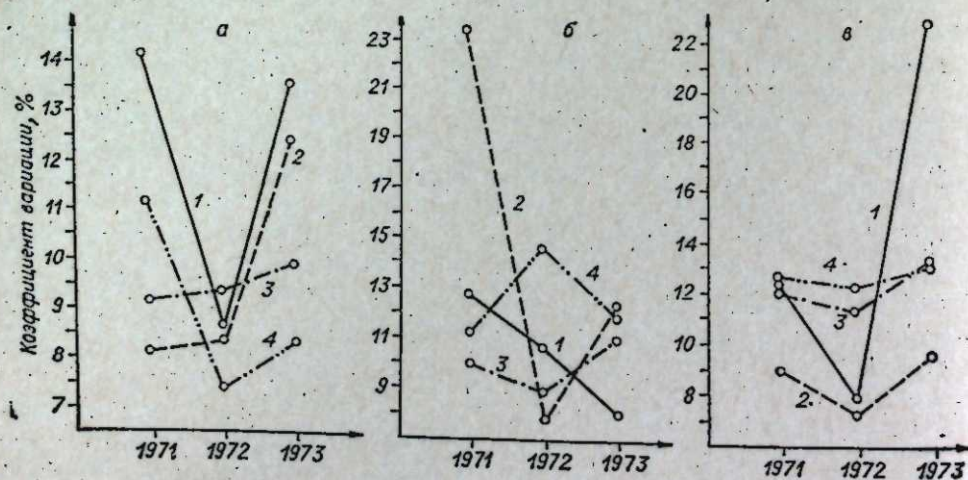


Рис. 2. Изменение коэффициента вариации обоеполого вида *Polydrosus undatus* F. Обозначение признаков см. на рис. 1.

У длины переднеспинки коэффициенты вариации в 1971 и в 1972 гг. почти не различаются, но в 1973 г. CV резко увеличивается. Довольно высокий CV в 1971 г. у длины тела. В 1972 г. он снижается и остается почти на том же уровне в 1973 г. У остальных признаков в эти три года резких изменений коэффициента вариации не обнаруживается. Это относится к длине надкрылий, длине усиков, ширине головотрубки посередине, ширине переднеспинки, ширине надкрылий и высоте тела.

Таблица 2
 Среднесуточные данные о температуре и влажности в Новосибирской области за периоды наблюдений

Месяц	1971 г.		1972 г.		1973 г.	
	t, °C	влаж-ность, %	t, °C	влаж-ность, %	t, °C	влаж-ность, %
Май	12,1	63	12,9	50	14,4	53
Июнь	17,8	53	17,7	65	19,9	57
Июль	19,5	65	17,3	71	19,8	65

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде всего попытаемся выяснить связь изменчивости с интенсивностью естественного отбора и его направлением. Как было указано выше, 1972 г. характеризовался повышенной влажностью и пониженной температурой. При этом средние арифметические величины как у партеногенетического вида, так и у обоеполого уменьшаются. Из этого следует, что у долгоносиков с различным способом размножения при усилении неблагоприятных условий происходит уменьшение средней арифметической величины большинства признаков. Этот факт подтверждает экогеографические правила, устанавливающие связь между изменчивостью и факторами внешней среды. В 1972 г. неблагоприятные условия вызвали усиление интенсивности естественного отбора. В этих условиях решающим фактором было понижение потребления пищи; отбор, видимо, благоприятствовал малым размерам тела, а более крупные особи элиминировались. Ухудшение условий питания привело к резкому уменьшению размеров тела в выжившей части популяции, причем реакция и партеногенетического, и обоеполого видов была одинакова.

В 1973 г. представилась возможность проследить, что происходит с популяцией, когда климатические факторы улучшаются. В популяции бисексуального вида *P. undatus* F. долгоносики почти по всем признакам обнаруживают увеличение средних арифметических величин. Это говорит о том, что в этой популяции естественный отбор действовал слабее, чем в 1972 г. Поэтому в улучшенных условиях имели возможность сохраниться более крупные особи.

Несколько иную картину наблюдаем в популяции *P. mollis* Strom. Несмотря на улучшение климатических условий у большинства признаков этого вида средняя арифметическая величина еще больше снизилась. Видимо, интенсивность естественного отбора по этим признакам не уменьшилась. Причиной этому, как выяснилось при детальном исследовании, явилась высокая зараженность долгоносиков личинками паразитов, видовая принадлежность которых еще не определена.

Анализ CV показывает, что у партеногенетического вида *P. mollis* Strom. в 1972 г. при неблагоприятных условиях коэффициент вариации почти по всем признакам увеличился. У обоеполого вида *P. undatus* F. при усилении интенсивности естественного отбора в 1972 г., наоборот, по всем признакам показатели изменчивости уменьшились. В 1973 г., когда климатические условия улучшились, у обоеполого ви-

да произошло увеличение CV. Но у *P. mollis* Strom., у которого, как мы говорили, была отмечена высокая зараженность, коэффициент вариации ни по одному признаку не снизился, а, наоборот, либо увеличился, либо остался на уровне 1972 г. Таким образом, давление естественного отбора в популяции *P. mollis* Strom., обусловленное зараженностью, поддержало у жуков высокую изменчивость.

Характер связи коэффициентов вариации с интенсивностью естественного отбора различными учеными рассматривался по-разному. Согласно одной точке зрения, изменчивость при ослаблении действия отбора, т. е. при благоприятных условиях, значительно возрастает, а в неблагоприятных условиях сокращается [9, 10]. Согласно другой точке зрения, в благоприятных условиях изменчивость уменьшается, а при усилении действия отбора происходит увеличение изменчивости [11].

Можно предположить, что в наших случаях известную роль в уменьшении изменчивости бисексуального вида *P. undatus* F. играло действие стабилизирующего отбора, в то время как в популяции парthenогенетического вида *P. mollis* Strom реализуется в основном ведущая форма отбора.

Анализ отдельных признаков показал, что они не равнозначны в эволюции. Имеются признаки, которые при усилении неблагоприятных условий проявляют сильную изменчивость, у других изменчивость уменьшается и третьи остаются безразличными к давлению отбора. Возможно причина здесь в том, что различные признаки подвергаются действию разных форм отбора. Те, у которых произошло снижение изменчивости, подвергаются действию стабилизирующего отбора, в то время, как у признаков с увеличенной изменчивостью проявилось действие ведущей формы отбора. Этим можно объяснить то, что различные признаки под воздействием одинаковых условий проявляют различную изменчивость.

Таким образом, величина коэффициента вариации зависит не только от давления естественного отбора, но и от направления его. Одинаковые по действию, но разные по направлению формы отбора определяют появление противоположной по величине изменчивости.

ВЫВОДЫ

1. Долгоносики, обитающие в Новосибирской области, независимо от способа размножения при усилении интенсивности естественного отбора в результате неблагоприятных условий уменьшают свои размеры.

2. Усиление интенсивности естественного отбора вызывает увеличение изменчивости у парthenогенетических видов долгоносиков, в то время как у обоеполого вида изменчивость уменьшается. Можно предположить, что в популяции парthenогенетического вида реализуется ведущая форма отбора, а в популяции обоеполого вида *P. undatus* F.— стабилизирующая. Таким образом, одинаковые по действию, но разные по направлению формы отбора определяют появление противоположной по величине изменчивости.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
8/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Юровицкий Ю. Г. 1957. К вопросу об изменчивости организмов.— Зоол. ж., 36, вып. 6, 831—839.
2. Suomalainen E. 1950. Parthenogenesis in animals.— Adv. genet., 3, 193—253.
3. Suomalainen E. 1961. On morphological differences and evolution of different polyploid parthenogenetic weevil populations.— Hereditas, 47, 309—341.

4. Шиманский А. М. 1969. Сравнительный анализ изменчивости в бисексуальных и парthenогенетических популяциях скальных ящериц Кавказа (подрод *Archaeola certa*).— Ж. общ. биол., 30, № 5, 561—570.
5. Серебровский А. С. 1970. Генетический анализ. М., «Наука», с. 5—336.
6. Плохинский Н. А. 1971. О генетике количественных признаков.— Цитология и генетика (Киев), 5, № 6, 557—565.
7. Яблоков А. В. 1966. Изменчивость млекопитающих. М., «Наука», с. 5—487.
8. Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. Изд. МГУ, с. 3—284.
9. Симпсон Д. 1948. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ.
10. Оленов Ю. М. 1961. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.—Л., Изд-во АН СССР.
11. Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР.

L. S. Shevtzova

VARIABILITY OF PARTHENOGENETIC AND BISEXUAL WEEVIL RACES OF POLYDROSUS GERM. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)

This article deals with results of investigations variability in the parthenogenetic and bisexual weevils.

The attempt has been made to elucidate the connection between variability intensity and direction of natural selection. Under unfavourable conditions the reduction of average arithmetical quantity of characters both parthenogenetical and bisexual weevils was found.

The coefficient of variation with effort intensity of natural selection in parthenogenetical race increase but in bisexual — decreases.

УДК 591.9

А. Д. СУЛИМОВ

АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ ГЕЛЬМИНТОВ ДИКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ТУВИНСКОЙ АССР

Фауна гельминтов диких млекопитающих Тувы складывается из убиквистов (19,4%), голарктических (17,7%), транспалеарктических (19,4%), европейско-азиатских (13,8%), центральноазиатских (7,7%), среднеазиатских (6,1%), арктических (6,7%), восточносибирских (5,0%) видов и тувинских (2,6%) эндемиков. Есть элементы североамериканской и китайской фауны.

Ареалогический анализ стал необходимой составной частью региональных гельминтологических исследований. Обобщение многолетних наблюдений над генезисом распространения гельминтов приводит к определенным представлениям о типологии фауны и принципах их распределения, убедительно показывает сборность ареалогических комплексов, их взаимопроникновение [1—4].

Важное значение такой анализ имеет для Тувы, расположенной в центре Азии — на стыке сибирской и монгольской фауны, куда проникают элементы европейской и среднеазиатской фауны.

Видовой состав гельминтов млекопитающих сопредельных с Тувой районов исследован в гельминтологическом отношении неодинаково. Наиболее полно изучена гельминтофауна диких млекопитающих Предбайкалья, Забайкалья, Дальнего Востока и Средней Азии; слабее — Красноярского края, Монголии и Горного Алтая. При характеристике

ареалогических комплексов за основу взяты ареал и особенности экологии гельминтов.

Детальное изучение гельминтов диких млекопитающих Тувы (исследовано 4589 диких млекопитающих 58 видов, у которых установлено 179 видов гельминтов) позволяет сделать заключение, что фауна этих червей в Туве складывается из следующих группировок: убиквисты, голарктические, транспалеарктические, арктические, европейско-азиатские, центральноазиатские, среднеазиатские, восточносибирские и эндемики. Есть элементы китайской и североамериканской фауны.

Убиквисты диких млекопитающих Тувы распространены широко и насчитывают 35 видов. Основными дефинитивными хозяевами данной группы гельминтов являются парнокопытные (17 видов, или 48,5%), все они общие сельскохозяйственным животным. Затем идут хищные (10—28,5%, из которых 8 паразитирует у собак и кошек), грызуны (5—14,2%, в числе которых 3 паразитируют у синантропного грызуна — мыши домашней) и зайцы (2—6,7%).

Таким образом, в эту группу входит 28 видов гельминтов (80,0%), распространение которых прямо или косвенно связано с хозяйственной деятельностью человека, и только 7 не обусловлено ею. Большинство последних имеет специализированные хозяинно-паразитные отношения, ареал их совпадает с ареалом космополитов-хозяев. Еще П. Г. Ошмарин (1963) отметил, что распространение аскариды (*T. transfuga*) медведей совпадает с ареалом ее хозяев. То же можно сказать о *Tetratirotaenia polyacantha*, *Crenosoma vulpis* от лисицы красной, *Hepaticola hepatica*, *Trichocephalus taeniae* от грызунов, *Trichostrongylus retortaeformis* от зайцев. Вид *Cladotaenia globifera* имеет широкий круг подвижных хозяев-космополитов — дневных хищников, обычных для степных и горных районов.

Убиквисты *Moniezia expansa*, *M. benedeni*, *Thysaniezia giardi*, *Taenia hydatigena*, *T. pisiformis*, *Hydatigera taeniaeformis*, *Echinococcus granulosus*, *Trichocephalus suis*, *Ascaris suum*, *Skrjabinema ovis*, *Chabertia ovina*, *Bunostomum trigonocephalum*, *Oesophagostomum venulosum*, *Trichostrongylus axei*, *T. colubriformis*, *Ostertagiella trifurcata*, *O. circumcincta*, *Haemonchus contortus*, *Nematodirus filicollis*, хотя и паразитируют у диких парнокопытных и хищных Тувы, но космополитизм их в значительной мере связан с общественным животноводством, а дикие млекопитающие являются либо параллельными, либо второстепенными звеньями в жизненном цикле этих паразитов.

Трематода *Dicrocoelium lanceatum* в Туве обычна у диких зверей и значительно реже встречается у сельскохозяйственных жвачных.

Нематоды *Aspicularis tetraptera*, *Syphacia obvelata* — паразиты синантропных грызунов и, по П. Г. Ошмарину (1963), относятся к вторичным космополитам. Их существование возможно только в поселениях человека.

Убиквисты *Hymenolepis diminuta*, *Mesocestoides lineatus*, *Toxascaris leonina*, *Toxocara mystax*, *Uncinaria stenocephala*, *Protostrongylus kochi* испытали на себе влияние различных факторов: хозяинно-паразитной специфичности (аскарида кошачья), широкого круга хозяев (мезоцестодес и унцинария), хозяйственной деятельности человека и, конечно, широкой экологической пластичности самих гельминтов.

Голарктические виды. Ареал их занимает Евразию и Северную Америку. Эта группа включает 32 вида: *Plagiorchis eutamiasis*, *P. eutamiasis zibeticus*, *Paranoplocephala omphalodes*, *P. dentata*, *Aprostodandrya macrocephala*, *Mosgovoya pectinata*, *Catenotaenia dendritica*, *C. pusilla*, *Hymenolepis horrida*, *H. megaloon*, *Taenia martis*, *T. mustelae*, *T. macrocystis*, *Alveococcus multilocularis*, *Macracanthorhynchus catulinus*, *Moniliformis clarki*, *Capillaria muris-cylvatici*, *C. minuta*, *Armocapillaria sadovskoi*, *Ascaris devosi*, *Skrjabinogylus nasicola*, *Filaroides martis*, *Derma-*

toxys veligera, *Trichostrongylus probolurus*, *Ostertagiella orloffi*, *O. occidentalis*, *Travassosius americanus*, *Molineus patens*, *Nematodirus aspinosus*, *N. spathiger*, *Nematodirella longissimespiculata*, *Dictyocaulus eckerti*.

Большинство из них относится к холодоустойчивым формам. Основными дефинитивными хозяевами этой группы гельминтов являются грызуны (14 видов, или 44,4%), затем идут хищные (9, или 33,3%), парнокопытные (6, или 18,7%) и зайцы (3, или 9,3%). Здесь один вид (*N. spathiger*), общий диким и сельскохозяйственным парнокопытным.

Значительная часть гельминтов диких млекопитающих имеет транспалеарктическое распространение. К этой группе относятся 35 видов: *Brachylaemus recurvus*, *Plagiorchis vespertilionis*, *Liorchis scotiae*, *Hymenolepis scutigera*, *Mathevolepis petrotschenskoi*, *Neoskrjabinolepis schaladybini*, *Stafilocystis furcata*, *Soricina soricis*, *Dilepis undula*, *Capillaria putorii*, *Thominx aerophilus*, *Trichinella nativa**, *Trichocephalus leporis*, *Crenosoma taiga*, *S. petrowi*, *Mastophorus muris*, *Parabronema skrjabini*, *Physaloptera soricina*, *Rictularia affinis*, *Setaria cervi*, *Syphacia muris*, *Metastrongylus elongatus*, *M. pudendotectus*, *Paracrenosoma skrjabini*, *Elaphostrongylus cervi panticola*, *Varestrongylus capricola*, *Marshallagia marshalli*, *Spiculoptera spiculoptera*, *S. alcis*, *S. schulzi*, *Heligmosomum costelatum*, *H. polygyrum*, *H. skrjabini*, *Travassosius rufus*, *Nematodirella alcidis*. Для этой группы характерно большое количество холодоустойчивых форм (лиорхи, гимнолепидиды, трихоцефалы капиллярии, метастронгилы, паракренозомы, элафостронгилы, маршаллагии, спикюлоптерегии). Преобладающее число гельминтов в половозрелой стадии паразитирует у парнокопытных (12, или 34,2%), насекомыхядных (9, или 25,4%), грызунов (8, или 22,8%) и хищных (5, или 14,2%) и меньшее у зайцев (1, или 2,8%). Среди транспалеарктических видов преобладают гельминты диких млекопитающих и только три вида (8,6%) — *L. scotiae*, *P. skrjabini*, *M. marshalli* — общие диким и сельскохозяйственным животным.

Европейско-азиатские виды обнаруживаются в южной части Палеарктической области (Центральная и Средняя Азия, Кавказ). Некоторые из них зарегистрированы в Беловежской пуше, Молдавии, Крыму, Казахстане, Забайкалье и на Дальнем Востоке. Возможно, они относятся к различным ареалогическим группам, но большинство тяготеет к азиатским горным степям и, очевидно, отсюда они ведут свое происхождение, а сейчас расширяют свой ареал. К этой группе относятся 24 вида: *Paranoplocephala transversaria*, *Ctenotaenia citelli*, *C. marmotae*, *Catenotaenia cricetorum*, *Hydatigera krepkogorski*, *Insinuarotaenia spasskyi*, *Nephridiorhynchus major*, *Trichocephalus capreoli*, *T. vulpis*, *Spiricerca lupi*, *S. vigisiana*, *Mastophorus petrowi*, *Physaloptera clausa orientalis*, *Gongylonema longispiculatum*, *Pneumospirura capsulata*, *Metathelazia massino*, *Rictularia baicalensis*, *R. amurensis*, *Ascaris tarbagan*, *Setaria capreali*, *Protostrongylus hobmaieri*, *Spiculocaulus austriacus*, *Spiculoptera mathevossian*, *Nematodirus oiratianus*. Гельминты этого комплекса включают как теплолюбивые (нефридиоринхус, спироцерки, физалоптеры, гонгилономы, пневмоспируры, метателазии), так и холодоустойчивые (параноплоцефалы, катенотении, трихоцефалы, мастофоры, протостронгилы и нематодии) формы. Всех их объединяет узкий (в виде полосы) ареал распространения. Это явление имеет принципиально важное зоогеографическое значение, так как определяет автохтонный характер европейско-азиатских видов гельминтов диких млекопитающих Тувы.

Окончательными хозяевами гельминтов этого комплекса являются грызуны (11, или 45,8%), парнокопытные (6, или 25,0%), хищные (6, или 25,0%) и землеройки (1, или 4,2%).

* Вид определен по В. А. Бритову, С. Н. Боеву [5].

Центральноазиатский, или Монголо-Казахский, комплекс включает преимущественно степные виды, встречающиеся в Монголии и соседних районах (Средняя Азия, некоторые доходят до Урала, Таймыра, Якутии и Дальнего Востока), что связано с расселением их хозяев. В эту группу мы включаем 14 видов: *Schizorchis altaica*, *Soboliphyme baturini*, *S. jamesoni*, *Trichocephalus lani*, *Dermatoxys schumakovitschi*, *Cephaluris andrejevi*, *Labiostomum vesicularis*, *Syphacia toschevi*, *Citellina petrowi*, *C. schulzi*, *Ostertagiella dahurica*, *Marshallagia mongolica*, *Skrjabinagia buriatica*, *Heligmosomum dubinini*.

Гельминты центральноазиатской группы — холодоустойчивые организмы. Дефинитивными хозяевами их являются зайцеобразные (5, или 38,4%, — паразиты пищух), парнокопытные (3, или 23,0%), грызуны (3, или 23,0%), хищные (1, или 7,7%) и насекомоядные (1, или 7,7%).

Арктическая группа включает 12 видов, распространенных у обитателей Крайнего Севера. Это *Moniezia baeri*, *Avitellina arctica*, *Taenia krabbei*, *Protostrongylus kamenskyi*, *P. terminalis*, *Elaphostrongylus cervi rangiferi*, *Skrjabinema tarandi*, *Ostertagiella antipini*, *O. grühneri*, *O. petrowi*, *O. arctica*, *Skrjabinagia tundra*. Все гельминты арктического комплекса холодоустойчивы и паразитируют у парнокопытных (10, или 83,3%, — гельминты оленя северного) и зайцеобразных (2, или 16,7%, — гельминты беляка).

Среднеазиатская группа видов распространена в основном в Средней Азии, но некоторые виды отмечены в Казахстане и на Дальнем Востоке, т. е. для гельминтов этого комплекса характерно локальное распространение. К этой группе относим 11 видов: *Hasstilesia ovis*, *Diuterinotaenia spasskyi*, *Paranoplocephala ryjikovi*, *Hydatigera sp. larvae*, *Vigisospirura potekhini*, *Physaloptera massino*, *Aspicularis kazachstanica*, *A. dinniki*, *Citellina alatau*, *Murielis tjanschaniensis*, *Subulura citelli*. Гельминты среднеазиатского комплекса — холодоустойчивые организмы. Доминирующими носителями их являются грызуны (6, или 55,5%), парнокопытные (3, или 26,3%) и зайцеобразные (3, или 26,3%), и только один вид гельминтов выявлен у хищных (9,9%).

Большой интерес представляет группа восточносибирских видов, имеющих ограниченное распространение на рассматриваемой территории. Сюда включаем 9 видов: *Metathelazia vulpis*, *Graphidiella olsoni*, *Protostrongylus moschi*, *Petrowaspirura lynxi*, *Rictularia skrjabini*, *Citellina triradiata*, *C. schulzi*, *Physaloptera sibirica*, *Uncinaria skrjabini*. Несмотря на то, что *P. sibirica* отмечен в Якутии и Средней Азии, основной ареал (наибольшая экстенсивность и интенсивность инвазии этой нематоды находится в Туве, Восточной Сибири и Северной Монголии. Очевидно, отсюда она расселилась в сопредельные районы. Все эти виды холодоустойчивы. Дефинитивными хозяевами их являются хищные (4, или 44,4%), парнокопытные (1, или 11,1%) грызуны (3, или 33,3%) и пищухи (1, или 11,1%).

Разорванный ареал имеет вид *Ascaris laevis* от суслика азиатского длиннохвостого, который теперь известен у сурка (*Marmota monax*) и суслика (*Citellus pygmy bogovensis*) в Северной Америке, и вид *Staphylocystis sinensis* от хомячка даурского, ранее описанный в Китае.

К тувинским эндемикам относятся виды, отмеченные только в пределах Тувы. Эта группа состоит из пяти видов: *Mathevotaenia tuvensis* от тушканчика прыгуна и песчанки полуденной, *Ascarops tuvensis* от суслика азиатского длиннохвостого и тушканчика прыгуна, *Varestrongylus tuvae* от марала, *Skrjabinocaulus sofievi* от косули, *S. antoni* от лисицы красной и манула. Для Тувы эндемичны один род *Skrjabinocaulus* и подсемейство *Skrjabinocaulinae*. Высокий таксономический ранг (подсемейство) указывает на большую древность географической изоляции Тувы. Гельминты-эндемики паразитируют либо у представителей монгольской фауны (песчанки, тушканчки и манулы), либо у сибирско-

таежных (маралы и косули), поэтому считаем, что эндемики сибирско-азиатского происхождения.

При современном состоянии наших знаний отнесение некоторых видов к той или иной ареалогической группе может оказаться ошибочным. Тем не менее наш материал дает общее представление о количестве видов в различных группах и некоторое представление об облике комплексов.

Анализ материалов о значении разных таксономических групп млекопитающих Тувы в формировании ареалогических групп гельминтов показывает, что с насекомоядными в основном связаны транспалеарктические виды гельминтов, что указывает на их восточносибирское происхождение. Вероятно, поэтому у них нет убиквистов, арктических и среднеазиатских форм. Влияние зайцеобразных на ареалогическую структуру разное. Так, у пищух преобладают центральноазиатская и среднеазиатская группы видов, что, видимо, обусловлено их происхождением. Зайцы, наоборот, более активны в формировании транспалеарктических видов гельминтов. Интересно, что у зайцеобразных самая низкая пропорция убиквистов и голарктических видов. Грызуны оказывают заметное влияние на голарктическую, европейско-азиатскую и среднеазиатскую группы. Здесь тоже влияние отдельных систематических групп определяется их генезисом. Так, лесные полевки — восточносибирского происхождения, высокогорные — казахского и центральноазиатского, хомячки, — восточного и т. д. Соответственно они по-разному влияют на ареалогические группы гельминтов. Самое незначительное участие грызунов в транспалеарктической группе. У хищников в основном паразитируют гельминты, относящиеся к убиквистам, транспалеарктическим, голарктическим и европейско-азиатским видам, т. е. здесь заметно тяготение к европейской фауне, хотя у хищных есть значительная доля восточносибирских и эндемичных форм. У парнокопытных весьма широкий набор ареалогических групп гельминтов.

Таким образом, гельминтофауна диких млекопитающих Тувы является гетерогенной и весьма сложной. В ее формировании наибольшее значение имеют убиквисты (19,4%), транспалеарктические (19,4%) и голарктические (17,7%) виды. Они заметно доминируют над остальными группами, но лишены специфических черт. Преобладание этих ареалогических групп гельминтов связано с тем, что в их состав входят 32 вида (31,3%) паразитов, общих диким и сельскохозяйственным животным. Вместе с тем в Туве сказывается сильное влияние европейско-азиатских (13,8%), центральноазиатских (7,7%), среднеазиатских (6,1%), арктических (6,7%), восточносибирских (5,0%) видов гельминтов и тувинских эндемиков (2,6%), имеющих в основном сибирско-азиатское происхождение. Элементы североамериканской и китайской фауны играют второстепенную роль в формировании современных гельминтоценозов млекопитающих Тувы, ибо представлены каждый одним видом. Но тем не менее элементы подобных фаун проливают свет на историю происхождения фауны, дают возможность проследить и установить некоторые этапы ее эволюции. В целом мы видим, что структура ареалогических групп гельминтов млекопитающих Тувы определяется фауной млекопитающих, ее историей и географическим положением района.

Омский государственный
ветеринарный институт

Поступила в редакцию
11/XI 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Панин Ф. Я. Трематоды семейства *Dicrocoeliidae* Odhner, 1911. (Морфология, биология, распространение, положение в систематике трематод и систематика). Автореф. докт. дисс. Алма-Ата.

2. Прядко Э. И. 1972. Гельминты оленей (систематика, основные черты формирования и зоогеографический анализ гельминтофауны, некоторые вопросы профилактики гельминтозов элафостронгилезы оленей). Автореф. докт. дисс. Алма-Ата.
3. Токобаев М. М. 1973. Гельминты диких млекопитающих Средней Азии (Опыт эколого-географического анализа). Автореф. докт. дисс. Алма-Ата.
4. Юнь Лянь. 1963. Гельминтофауна грызунов и насекомоядных южных районов Сибири и Дальнего Востока. Автореф. канд. дисс. М.
5. Бритов В. А., Боев С. Н. 1972. Тр. VIII Всес. конф. по природной очаговости болезней животных и охрана их численности. 5—8 сентября 1972. Т. 1. Киров.

A. D. Sulimov

AREALOGICAL STRUCTURE OF THE HELMINTHIC FAUNA OF WILD MAMMALS OF THE TUVA

Helminthic fauna of wild mammals includes ibiquists (19,4%), palearctic species (19,4%), holarctic (17,7%), Euro-Asian (13,8%), Central-Asian (7,7%), Arctic (6,7%), Middle-Asian (6,1%), East Siberian (5,0%) species of helminths and Tuva's endemics.

УДК 576.8

В. М. ШАРАПОВ

О ВОЗМОЖНОСТИ АДИАСПИРОМИКОЗА У ПТИЦ

При обследовании 67 экземпляров 13 видов диких птиц лишь в легочной ткани чирка-свистунка обнаружены две сферулоподобные клетки диаметром 488—671 мк, толщиной оболочки 8 мк. Культура гриба не получена.

В опытах на сизых голубях показана способность конидий гриба *Emmonsia crescens* конверсировать в адиаспоры. На 24-й день после ингаляции спор адиаспоры имели диаметр до 58 мк. Получена ретрокультура.

Наблюдаемые в легких чирка-свистунка клетки отнесены к адиаспорам гриба рода *Emmonsia*. Обсуждаются факторы, ограничивающие распространение болезни у птиц в природе.

В жизненном цикле некоторых представителей диморфных грибов, возбудителей микозов человека и животных, определенную роль играют перелетные и оседлые птицы. Одни грибы (*Trichophyton gallinae*) жизненно связаны с птицами, другие (*Cryptococcus neoformans*, *Histoplasma capsulatum*) предпочитают во внешней среде почвы, удобренные пометом птиц. Грибы *Emmonsia crescens* и *E. parva* вызывают микоз легких диких мелких млекопитающих и человека. Возможность участия птиц в циркуляции этих грибов не известна.

В представленном сообщении приводятся результаты исследований легких 67 птиц. Это в основном околотовные и водные виды птиц, отловленные в летние месяцы в районе оз. Чаны (Барабинская низменность).

Результаты микроскопии легких птиц следующие.

Вид	Осмотрено экз.	Результаты
Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i> L.)	1	—
Чайка обыкновенная (<i>Larus ridibundus</i> L.)	11	—
Малая чайка (<i>L. minutus</i> Pall.)	4	—
Кречка речная (<i>Sterna hirundo</i> L.)	8	—
Черная кречка (<i>Chlidonias nigra</i> L.)	5	—
Серебристая чайка (<i>Larus argentatus</i> Pantopp.)	5	—

Черноголовый хохотун (<i>L. ichthyaetus</i> Pall.)	1	—
Чирок-свистунок (<i>Anas crecca</i> L.)	2	+
Чирок-трескунок (<i>Anas querquedula</i> L.)	1	—
Серая ворона (<i>Corvus cornix</i> L.)	3	—
Грач (<i>C. frugilegus</i> L.)	13	—
Скворец обыкновенный (<i>Sturnus vulgaris</i> L.)	12	—
Тетеревятник большой (<i>Accipiter gentilis</i> L.)	1	—

Из числа обследованных птиц только в легочной ткани чирка-свистунка обнаружены образования, напоминающие адиаспоры (обозначены +). Они были представлены двумя клетками диаметром 488—671 мк, толщиной оболочки 8 мк. Клетки шаровидные, упругие, молочного цвета, цитоплазма стального цвета, вакуолизирована (рис. 1). Оболочка светло-золотистого цвета.

Для получения культуры эти сферулы были посеяны как на твердые, так и на жидкие питательные среды. Культивирование проводилось



Рис. 1. Сферулоподобное образование в легочной ткани чирка-свистунка (*Anas crecca*). ×100.

при температуре 25, 36, 40°C. Все попытки получить культуру не увенчались успехом. Отрицательный результат посева двух сферул не исключает их грибного происхождения. Адиаспоры в теле млекопитающих, по-видимому, испытывают влияние макроорганизма, отрицательно сказывающееся на их прорастании. Часто при посеве на питательные среды адиаспор от грызунов лишь 5—10% давали начало роста гриба. По мнению гельминтологов, сферулоподобные элементы не могут быть отнесены к какой-либо форме гельминтов животных.

В опыте, поставленном совместно с Д. В. Терновским, выяснена возможность экспериментального воспроизведения адиаспор в организме двух сизых голубей *Columba livia* Gmelin. Для заражения применялись штаммы гриба, выделенные от грызунов. Суспензия полутрехмесячных культур *E. crescens* вводилась интритрахеально в дозе 0,3 мл. Один голубь был забит через 20 дней, второй погиб через 24 дня, пролежал 6 дней на открытом воздухе при температуре до -30°C.

При микроскопии легочной ткани у первого голубя обнаружено умеренное количество адиаспор гриба диаметром 24—30 мк. При посеве на среду Сабуро мелких кусочков легких наблюдался почти 100%-ный рост гриба. В легких второго голубя основная масса адиаспор имела размеры до 33 мк, редко—58 мк, с толщиной оболочки 4, 5—6 мк (рис. 2). Посев легочной ткани на ту же среду отрицательный. Видимо, хранение тушки голубя при низкой температуре вызвало гибель клеток гриба.

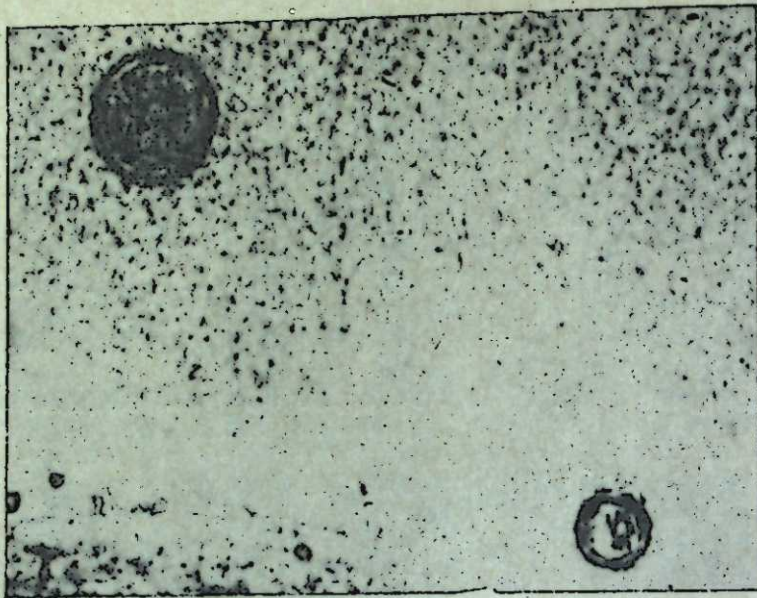


Рис. 2. Адиаспоры гриба *Emmonsia crescens* в легочной ткани сизого голубя (*Columba livia*). $\times 100$.

Опытами на грызунах и развивающихся куриных эмбрионах установлено, что почти все введенные конидии трансформировались в адиаспоры. Диаметр развивающихся адиаспор увеличивался в сутки в среднем на 2—8 мк. К 20—24-му дню клетки имели размер 54—180 мк с толщиной оболочки 9—11 мк. Здесь же в опытах на птицах процент реверсированных конидий довольно низкий, темп роста адиаспор в основном 1,2—1,5 мк, редко 2,4 мк, оболочка развивающихся клеток относительно тонкая. Мы не имели возможности проследить дальнейшую судьбу адиаспор в организме птиц. Установлено, что при попадании в легочную ткань птиц элементов сапрофитного роста гриба реверсия их в адиаспоры вполне возможна. Хотя непонятна причина отсутствия сведений о заболевании птиц.

Биогенный слой почвы считается естественной средой обитания гриба. Поскольку многие птицы контактируют с почвой, в том числе энзотичной территорией, то ингаляция спор гриба в принципе возможна.

У птиц отсутствуют какие-либо анатомо-морфологические признаки, которые могли бы препятствовать проникновению гриба в дыхательный аппарат.

Однако наблюдения над дикими млекопитающими на определенной местности показали, что наивысшие показатели экстенсивности болезни и интенсивности заражения — у норковых животных. У видов, ведущих наземный образ жизни, например у мыши-малютки, болезнь проявляется спорадически с минимальным количеством адиаспор в легких. Такое различие объясняется различной степенью напряженности контактов животных с инфектом [1]. По-видимому, птиц следует отнести к видам животных, редко контактируемых с синузиями гриба.

Тканевой специфичности у возбудителей болезни, по-видимому, нет. Адиаспоры развиваются на различных тканях и искусственных питательных средах. По общепринятому мнению, подтвержденному опытами [2, 3], основным условием для развития адиаспор у *E. crescens* является температура 37—38°C. Температура тела у птиц колеблется в пределах 40—42°C, т. е. имеет необычные для реверсии гриба показатели.

Характер поведения спор гриба при таких условиях прослежен в опытах по заражению голубей. Видимо, какая-то часть конидий гриба в легких выживает и дает начало образованию адиаспор.

Резюмируя приведенные выше факты, мы склонны отнести наблюдаемые в легком чирка-свистунка клетки к тканевым формам грибов рода *Emmonsia*. Однако для окончательного решения вопроса об адиаспиромикозе птиц требуются дополнительные данные полевых и экспериментальных наблюдений.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Шарапов В. М. 1972. К вопросу природной очаговости адиаспиромикоза. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, 46.
2. Шарапов В. М. 1969. Адиаспиромикоз в СССР. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 86.
3. Emmons C., Jellison W. 1960. Ann. of the New York Acad. Sci., 89, 1, 91.

V. M. Sh'arapov

IS POSSIBLE ADIASPIROMYCOSIS OF BIRDS

In the lung tissue of *Anas crecca* the cells which are similar to adiaspores of fungus from g. *Emmonsia* were found. The transformation of *E. crescens* aleuries into adiaspores were demonstrated by experiments on *Columba livia*. Factors limiting the distribution of the birds adiaspiromycosis are discussed.

УДК 582.282+582.283

В. С. КУЗЬМИНА, В. М. ШАРАПОВ

КЕРАТИНОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ В ГНЕЗДАХ ПТИЦ

Изучались кератинофильные грибы гнезд диких птиц Барабинской низменности с различным гнездовым образом жизни. Установлено, что наиболее разнообразна в видовом отношении микрофлора гнезд водоплавающих и некоторых синантропных птиц. В формировании микрофлоры гнезд важное значение имеют содержание кератина в гнездовом материале и микроклимат гнезд.

Интерес микологов к изучению экологии кератинофильных грибов объясняется их ролью в круговороте кератинсодержащих веществ в природе, стремлением познать пути эволюции некоторых видов дерматофитных грибов, находящихся в близком родстве с кератинофилами. Кроме того, некоторые виды грибов этой группы считаются патогенными или потенциально опасными для человека и полезной фауны.

С экологических позиций изучение кератинофильных грибов гнезд птиц представляет определенный интерес. Немногочисленные данные зарубежных авторов [1—5] дают возможность проследить существование определенных ценоотических связей между гнездами птиц и кератинофилами.

В данном сообщении представлены результаты исследований кератинофилов гнезд и мест обитания перелетных и оседлых диких птиц Барабинской низменности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнялась на территории Чановского стационара, расположенного в месте впадения рек Чулыма и Кургата в Малый Чан. Гнезда собирали в течение 1971—1972 гг. вскоре после вывода птенцов.

Из больших гнезд для исследования брали внутренний слой, мелкие гнезда использовали полностью. Каждую пробу в стерильных условиях растирали в больших ступках либо измельчали ножницами. Гомогенный материал переносили в чашки Петри, увлажняли стерильной водой и покрывали сверху измельченными проавтоклавированными детскими волосами.

Чашки выдерживали при температуре 25—27°C в течение четырех недель. Выросшие дерновинки грибов периодически микрофотографировали и пересевали на агар Сабура для получения чистых культур. Кислотность гнездового материала определяли с помощью рН-метра ЛПУ-01.

Одновременно методом волосяной приманки изучали флору кератинофильных грибов почвы и воды в местах обитания, гнездования и кормления птиц. Для этой цели пробы почвы собирали с верхнего слоя искусственно намывных на одном из озер песчаных островов, где часто отдыхали чайки, крачки и водоплавающие птицы (20), с пойменного луга после снятия дернового слоя (10), поля под пшеницей (20) и обрабатываемого поля, расположенного около грачевника (20). Восемь проб были взяты с поверхности озер.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 70 проб почв выделено восемь штаммов кератинофильных грибов: 4 штамма *Microsporium gypseum* (Bodin) Guiart et Grigoraki с обрабатываемого поля около грачевника и по одному штамму *M. gypseum*, *Chrysosporium asperatum* Carmichael, *Keratinomyces ajelloi* Vanbreuseghem и *Anixiopsis* sp. с поля, из года в год занимаемого злаковыми. За период 1971—1972 гг. собрано и исследовано 32 гнезда 18 видов диких птиц, ведущих различный гнездовой образ жизни. Выделен 41 штамм кератинофильных грибов, относящихся к 8 видам (см. таблицу).

На первом месте по встречаемости стоят *C. keratinophilum* (Frey) Carmichael и два вида р. *Anixiopsis*. Эти грибы выделены в 34,3% исследованных гнезд. Остальные виды располагаются по нисходящей ступени в следующем порядке: *T. terrestre* Durie et Frey (18,7%), *C. tropicum* Carmichael (15,6%), *T. georgii* Varsavsky et Ajello и *C. sp.* (9,3%), *M. gypseum* (6,2%).

По многообразию видового состава грибов и количеству выделенных штаммов, приходящихся на одно гнездо, гнезда водоплавающих птиц занимают первое место. Из 7 гнезд 6 видов птиц выделено 15 штаммов грибов, относящихся к 7 видам (два штамма гриба на гнездо). На втором месте стоят гнезда синантропных птиц. Из 12 гнезд 5 видов птиц изолировано 17 штаммов грибов, относящихся к 6 видам (1,4 штамма на гнездо). На последнем месте гнезда птиц, ведущих околоводный образ жизни. Из 10 гнезд выделено 6 штаммов грибов, относящихся к 4 видам (0,6 штамма на гнездо).

Выделенные виды грибов, за исключением *T. georgii* и *C. sp.*, о которых будет сказано ниже, широко распространены в различных типах почв Сибири [6], в том числе и в местах, посещаемых птицами в период сбора гнездового материала, кормления и воспитания птенцов.

Есть все основания полагать, что флора кератинофильных грибов гнезд отражает таковую почвы мест обитания, кормления птиц. Отсюда

Результаты исследования гнезд птиц

Вид	Количество гнезд	Компоненты гнезда								pH	Виды кератинофильных грибов									
		травянистые остатки	древесные остатки	перья и пух	шерсть грызунов	шерсть других животных	болотная растительность	почва	Trichophyton <i>terrestre</i>		Trichophyton <i>georgii</i>	<i>Keratinophilum</i>	<i>Chrysosporium</i> <i>tropicum</i>	<i>Chrysosporium</i> sp.	<i>Microsporium gypseum</i>	<i>Anixiopsis</i> spp.				
Широконоска — <i>Anas clypeata</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+		5,6	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Серая утка — <i>A. strepera</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	6,25	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Крачка — <i>A. platyrhynchos</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	5,93	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Черный трескун — <i>A. querquedula</i> L.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	6,3—6,4	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Шилохвость — <i>A. acuta</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	7,0	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Голубая черныш — <i>Aythya ferina</i> (L.)	1	+	+	+	+	+	+	+	+	6,15	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Обыкновенная чайка — <i>Larus ridibundus</i> L.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	6,0	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Сербристая чайка — <i>L. argentatus</i> Pontopp.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	6,6	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Малая чайка — <i>L. minutus</i> Pall.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	6,3—7,5	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Крачка обыкновенная — <i>Sterna hirundo</i> L.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	6,9	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Черная крачка — <i>Chlidonias nigra</i> (L.)	3	+	+	+	+	+	+	+	+	6,6—7,6	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Домовый воробей — <i>Passer domesticus</i> (L.)	2	+	+	+	+	+	+	+	+	5,7—5,9	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Скворец обыкновенный — <i>Sturnus vulgaris</i> L.	4	+	+	+	+	+	+	+	+	5,7—6,5	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Грач — <i>Corvus frugilegus</i> L.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	6,0—6,8	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Серая ворона — <i>C. cornix</i> L.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	6,5	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Деревенская ласточка — <i>Hirundo rustica</i> L.	3	+	+	+	+	+	+	+	+	7,2—7,5	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Камышевка — <i>Acrocephalus</i> sp.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	6,7	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Желтая трясогузка — <i>Motacilla flava</i> L.	2	+	+	+	+	+	+	+	+	5,9—6,3	-	-	-	-	-	-	-	-		-
Итого	32										6	3	11	5	3	2	11			

с большой долей достоверности можно предполагать, что птицы осуществляют перенос кератинофилов из почвы в гнезда. Поскольку почва окультуренных ландшафтов более богата этими видами грибов, то отсюда больше вероятность их доставки в гнезда уток и синантропных птиц.

Дальнейшая судьба грибов в гнездах птиц различна. Для роста и развития грибов необходимым условием является наличие кератина. По данным разбора гнезд и литературным сведениям [7—9], этим материалом изобилуют гнезда водоплавающих птиц и некоторых синантропных видов. При наличии оптимальных показателей влажности, температуры, при ограничении неблагоприятного влияния больших доз солнечной радиации создаются условия для развития кератинофилов.

На примере группы синантропных птиц видно, что в гнездах, защищенных от резкого колебания внешних факторов среды, создаются микроклиматические условия, благоприятствующие сохранению и, возможно, развитию грибов. Макроскопически заметная грибная колонизация кератина отмечена в гнездах береговых ласточек [3] и вполне реальна в гнездах деревенской ласточки и домового воробья.

В гнездах открытого типа (грач, серая ворона и др.), систематически подвергающихся воздействию неблагоприятных факторов среды, элементы кератинофильных грибов, видимо, не способны длительное время сохраняться.

В формировании флоры гнезд принимают участие не только аборигенные почвенные виды грибов. В гнездах ласточек (в трех из трех исследованных) выделен *C. sp.*, обладающий четко выраженными кератинофильными свойствами. Этот вид не зарегистрирован во флоре кератинофильных грибов Сибири [6]. вполне вероятна возможность интродукции этого гриба ласточками или другими перелетными птицами. К сожалению, при исследовании кератинофилов перьев диких птиц нам не удалось собрать материал от ласточек.

Заслуживает внимания выделение *T. georgii* из гнезд некоторых птиц. Первоначально этот вид считался разновидностью *T. terrestre*, продуцирующего красный пигмент. При сравнительном изучении культурально-морфологических признаков и типа скрещивания моноасковых культур на базе этой разновидности описаны два новых вида: гомоталлический *T. georgii* с совершенной стадией *Arthroderma ciferrii* Varsavsky et Ajena (10) и гетероталлический *A. insingulare* Padhye et Carmichael [11].

Экология *T. georgii* во многом не ясна. В многочисленных публикациях по флоре кератинофильных грибов многих стран мира этот вид не указан. Имеется лишь три сообщения о выделении нескольких штаммов гриба из почвы [10, 12, 13]. Негативные результаты получены и нами при обследовании 467 проб земли, собранных из 18 типов почв Сибири и Дальнего Востока [6].

Значительно чаще гриб выделялся от животных — из шерсти опосума в США [10], из перьев домашних и диких птиц Чехословакии, Югославии, Австрии [3, 14].

Спорадичность выделения гриба из почвы на общем фоне довольно хорошо изученной флоры кератинофилов, при совершенстве методики их выделения не дает оснований для включения этого вида в группу геофильных кератинофилов. По-видимому, здесь мы имеем дело с грибом-кератинофилом, жизненно связанным с некоторыми видами теплокровных животных. Окончательное решение этого вопроса возможно при получении дополнительных данных.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
26/II 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Pugh G. J. F. 1966. Associations between birds nests, their pH and Keratinophilic fungi. *Sabouraudia*, 5, 1.
2. Otčenášek M., Hudek R., Hubálek Z. 1967. Keratinophilic fungi from the nests of birds in Czechoslovakia. *Sabouraudia*, 5, 350—354.
3. Hubálek Z. 1970. Trichophyton georgii Varsavsky et Ajello from birds in Czechoslovakia and Yugoslavia. *Sabouraudia*, 8, 1, 1—3.
4. Hubálek Z. 1971. Keratinophile Pilze an freilebenden Vogel. *Mykosen*, 15, 5, 207—211.
5. Hubálek Z., Balat F., Tousekova I. 1973. Mycoflora of birds nests in nest-boxes. *Mycopathologia et Mycologia Applicata*, 49, 1, 1—13.
6. Шаратов В. М., Кузьмина В. С., Сергеева Т. И. 1974. Кератинофильные грибы в почвах Западной Сибири. В кн.: Микробиология народному хозяйству. Новосибирск, «Наука», 113—122.
7. Дементьев Г. П. 1951. Птицы Советского Союза. 3. М.
8. Дементьев Г. П. 1952. Птицы Советского Союза. 4. М.
9. Дементьев Г. П. 1954. Птицы Советского Союза. 5, 6. М.
10. Varsavsky E., Ajello L. 1964. The perfect and imperfect forms of a new keratinophilic fungus *Arthroderma ciferrii* sp. nov., *Trichophyton georgii* sp. nov. *Rivista patologia vegetale*, 4, 351—364.
11. Padhye A., Carmichael J. 1972. *Arthroderma insingulare* sp. nov., another Gymnoascaceous state of the *Trichophyton terrestre* complex. *Sabouraudia*, 10, 1, 47—51.
12. Alteiras J., Evolceanu R. *Trichophyton georgii* and *Trichophyton Vanbreuseghemii* in Romanian soil. *Mykosen*, 10, 3, 585—588.
13. Каратыгина Г. К. 1971. Геофильные дерматофиты, обнаруженные в почвах Советского Союза. *Микология и фитопатология*, 5, 3, 245—250.
14. Rees R. 1967. Keratinophilic fungi from Queensland. III. Isolations from feathers of domestic fowls. *Sabouraudia*, 6, 1, 19—28.

V. S. Kuzmina, V. M. Sharapov KERATINOPHYLIC FUNGI FROM THE NESTS OF BIRDS

The keratinophilic fungi from the nests of wildbirds in the Baraba lowland with variable nest way of life were investigated. It is established that mycoflora of the nests of waterfowl and some other sinantropic birds is the most various by their specific composition. In nest formation the content of keratin in the nest material and microclimate of nests are of great importance.

УДК 595.771

Т. С. ПЕСТРЯКОВА, Л. П. КУХАРЧУК,
А. Г. ЛУЖКОВА, Е. В. МОРОЗОВ

ВЫПЛОД *Aedes (Stegomyia) galloisi* YAMADA, 1921, В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Впервые для Западной Сибири в прикорневом дупле березы обнаружены яйца, личинки и куколки, из которых в лабораторных условиях вывелись самцы и самки *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921, что позволяет говорить о местном вылете комаров данного вида.

В последнее время в литературе появились сообщения о том, что комары *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yam., свойственные Северо-Восточному Китаю, п-ову Корея, Японии, а в пределах СССР — Хабаровскому краю, Приморью и Сахалину, найдены в Западной Сибири и Казахста-



Прикорневое дупло березы — местонахождение яиц, личинок и куколок *Aedes galloisi*.

не. В. М. Попов [1] нашел одну самку этого вида в березовом лесу близ Томска; Н. К. Шипицина, М. Ф. Шленова и И. Г. Бей-Биенко [2] собрали три самки и одного самца *A. galloisi* в окрестностях Красноярска; Л. П. Кухарчук, М. Г. Черанева [3] отметили нахождение этого вида на северном побережье Телецкого озера (Алтай). *A. galloisi* был обнаружен в районе строительства Саяно-Шушенской ГЭС [4] и в Новосибирской области [5]. Для Казахстана *A. galloisi* указан Ю. Н. Тупициным и А. М. Дубицким [6].

В течение 1970—1973 гг. в Томской области (д. Коларово Томского района) нами были собраны комары, среди которых ежегодно встречались *A. galloisi*. Так, в 1970 г. при попытке напиться крови сборщика отловлено 8 самок этого вида, в 1971 и 1972 гг. — по одной самке. Комары *A. galloisi* были найдены в одном и том же месте — осиново-березовом лесу, с преобладанием осины. Это навело на мысль, что где-то здесь должно быть место выплода. С этой целью в 1972 г. обследовались все дупла старых деревьев (осины и березы). В результате 5 июля обнаружена одна куколка в березовом дупле (см. рисунок). В лабораторных условиях 9 июля на нее вылетел самец *A. galloisi*. С 9 по 28 июля 1973 г. из этого же дупла собраны яйца, личинки и куколки комаров, из которых были выведены 7 самцов и 6 самок *A. galloisi* (см. таблицу). Для развития этого вида требуется больше тепла, чем для других видов *Aedes*. Поэтому самки отлавливались в течение трех сезонов наблюдений только в конце июля (22—31 июля). Сходные данные получены Л. П. Кухарчук и М. Г. Чераневой [3] для северного побережья Телецкого озера (пос. Яйлю), где в кедрово-лихтовом лесу *A. galloisi* встречался с 17 июля по 19 августа, а также Л. П. Кухарчук и Т. К. Кальвиш [7] — для Алтая (с. Манжерок). Здесь 2 и 23 июля 1968 г. в сосновом лесу с примесью березы и осины были собраны две самки *A. galloisi*, 7 августа 1969 г. в этом же лесу была зарегистрирована еще одна самка. Кроме того, одна самка *A. galloisi* была найдена Л. П. Кухарчук 16 июля 1970 г. в сосновом бору близ г. Искитима (сборы Искитимской СЭС, Новосибирская обл.). Обнаружение яиц, личинок и куколок *A. galloisi* позволяет говорить о местном выплоде данного вида комара.

Таким образом, *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yam. характерен не только для Дальнего Востока, где личинки встречаются в дуплах липы, кле-

Сроки развития комаров *Aedes galloisi* Yamada (1973 г.)

Дата нахождения	Фаза развития	Дата появления в лабораторных условиях	
		куколка	взрослый комар
9/VII	Личинка II стадии	16/VII	18/VII — куколка погибла
9/VII	» IV »	17/VII	24/VII 1 ♂
10/VII	» I »	18/VII	23/VII 1 ♀
10/VII	» II »	20/VII	25/VII 1 ♂
16/VII	» II »	23/VII	27/VII 1 ♂
21/VII	Куколка		27/VII 1 ♀
21/VII	Личинка III стадии	26/VII	28/VII 1 ♀
21/VII	» IV »	26/VII	29/VII 1 ♂
28/VII	6 куколок		28—30/VII 3 ♂♂, 3 ♀♀
9—28/VII	Итого собрано: личинки I—IV стадий 7 экз., куколки 7 экз.	16—26/VII	23—30/VII 7 ♂♂, 6 ♀♀

на, березы, бархата, кедра, а также в пожарных бочках. В Западной Сибири этот вид занимает более узкую экологическую нишу и выплывает только в дуплах деревьев.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск.

Поступила в редакцию
22/XI 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Попов В. М. 1950. Заметки по биологии и систематике некоторых малоизвестных видов комаров Западной Сибири. — Мед. паразитол. и паразитарные болезни. XIX, вып. I, с. 49—51.
2. Шипицина Н. К., Шленова М. Ф., Бей-Биенко И. Г. 1959. Обнаружение *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yam. в окрестностях Красноярска. — Мед. паразитол. и паразитарные болезни, XXVIII, вып. 2, 202—203.
3. Кухарчук Л. П., Черанева М. Г. 1966. К фауне и экологии кровососущих комаров (*Diptera, Culicinae*) окрестностей Телецкого озера. — В кн.: Фауна и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, с. 116—119.
4. Горностаева Р. М., Балкарова Л. М., Гачегова Т. А. 1969. Гнус в районе строительства Саяно-Шушенской ГЭС. — Мед. паразитол. и паразитарные болезни, XXXVIII, вып. 6, 713—720.
5. Кухарчук Л. П. 1969. Комары Новосибирской области. В кн.: Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск, с. 222—231.
6. Тупицин Ю. Н., Дубицкий А. М. 1972. Обнаружение нового для фауны Казахстана подрода и вида кровососущего комара *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921. — Мед. паразитол. и паразитарные болезни, XXXXI, 106.
7. Кухарчук Л. П., Кальвиш Т. К. 1972. Фауна кровососущих комаров (*Diptera, Culicinae*) Северного и Центрального Алтая. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, вып. 2, 97—101.

T. S. Pestryakova, L. P. Kухарчук,
A. G. Luzhkova, E. V. Morosov
DISCOVERING OF THE EMERGENCE LOCATION
OF *Aedes (Stegomyia) galloisi* YAMADA, 1921
IN THE WEST SIBERIA

First for the West Siberia in the root hollow of the birch the eggs, larvae and pupae were found from which under laboratory conditions male and females of *Aedes (Stegomyia) galloisi* Yamada, 1921 have been emerged. This fact permits to affirm about the local mosquito emergence of species under question.

Л. А. ЛИТВИНА, В. К. СТРОГАНОВА, И. А. ТИБАТИНА
В. П. ХОДЫРЕВ, А. Я. ХРОМОВ

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЗАЩИТЫ ОТ ВРЕДИТЕЛЕЙ ОВОЩНЫХ КУЛЬТУР В СОВХОЗЕ «ИСКИТИМСКИЙ»

В статье сообщается о результатах мероприятий, направленных на защиту овощных культур от вредителей. Эти мероприятия проведены с учетом видового состава и биологии вредителей. Наибольшее внимание уделено комбинированию агротехнических и биологических мер борьбы, что позволит резко ограничить, а порой и избежать применения ядохимикатов.

Пути регуляции численности вредных насекомых в культурных ландшафтах сложны и многообразны и не могут быть выбраны однозначно. Решать эти задачи нужно комплексно, учитывая конкретные условия и сочетая биологические, химические и агротехнические меры борьбы с вредителями.

Настоящие исследования проведены в 1972—1973 гг. на полях базового хозяйства СО АН СССР в совхозе «Искитимский». В работе участвовали энтомологи (руководитель А. И. Черепанов), микробиологи (руководитель И. Н. Гриценко) и почвоведы (руководитель Р. В. Ковалев). Задачей исследований было создание системы планирования защитных мероприятий на основе выяснения видового состава вредных насекомых и биологии наиболее опасных из них.

Выявлено, что поля этого совхоза в целом благополучны в отношении вредителей. Многие виды, встречающиеся в массе на полях других хозяйств Новосибирской области и Алтайского края (свекловичный долгоносик *Bothynoderes punctiventris* Germ., шведская муха *Oscinella pusilla* Meig., пьявица *Lema* Lac., тripsы *Thysanoptera* и др.), здесь не обнаружены или отмечены единично.

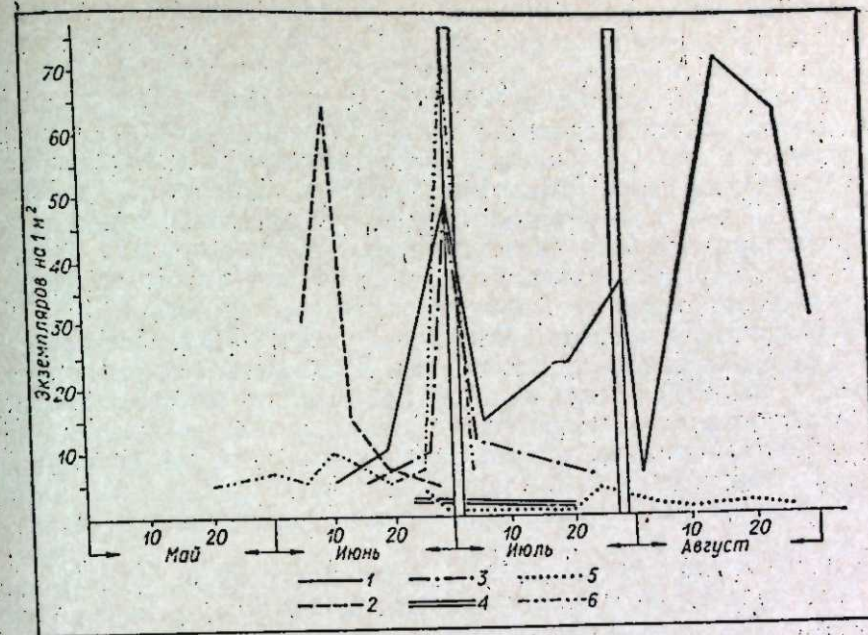
Тем не менее ущерб, причиняемый вредными насекомыми, значительно ощутим, и особенно это проявляется на овощных культурах. Поэтому основное внимание мы сосредоточили на их защите. Это было тем более необходимо, что овощные культуры — ведущие в картофелеводческом хозяйстве «Искитимский».

Почвы овощного участка представляют собой оподзоленные среднесуглинистые черноземы разной степени смывости с содержанием в пахотном горизонте гумуса 6,5%, общего азота 0,254%, фосфора по Труогу 16 мг/100 г, калия по Масловой 12,4 мг/100 г, рН водной 7,6.

Агротехника на этом участке в целом не отличалась от рекомендованной для данной зоны. Влажность почвы поддерживалась на уровне 70% неполной полевой влагоемкости путем 3—4-разового вегетационного полива ДДА.

Следует отметить, что поля овощного отделения расположены очень кучно, и использование такого важного агротехнического мероприятия, как смена полей, не всегда возможно. Другой, не менее эффективный в борьбе с вредителями агротехнический прием — глубокая пахота — также не может быть использован полностью из-за маломощного гумусного горизонта. Все это ставит хозяйство в трудные условия и требует особого внимания к мерам борьбы с вредителями.

Из возделываемых в хозяйстве овощных культур наибольший удельный вес занимают капуста (80 га — 30%) и морковь (40 га — 15%), они и обследовались нами регулярно.



Динамика заселения вредными насекомыми полей капусты в совхозе «Искитимский».

1 — капустная моль; 2 — крестоцветные клопы; 3 — капустный листоед (бабануха); 4 — капустная белянка; 5 — капустная совка; 6 — крестоцветные блошки.

В течение летних периодов 1972—1973 гг. на моркови вредители встречены в незначительном количестве (подгрызающие совки *Euxoa tritici* L., *Eu. islandica* Stgr), в связи с чем мы не рекомендовали проводить защитные мероприятия.

Что касается капусты, то в эти годы на ней было выявлено 12 видов вредителей, из которых наибольшую опасность представляли шесть — капустная моль (*Plutella maculipennis* Curt.), капустная белянка (*Pieris brassicae* L.), капустная совка (*Mamestra brassicae* L.), крестоцветные блошки (*Phyllotreta nemorum* L., *Ph. vittata* F., *Ph. undulata* Kutsch. *Ph. nigripes* F.), крестоцветные клопы (*Eurydema oleracea* L., *E. ornata* L.) и капустный листоед (*Phaedon cochleariae* F.).

За вегетационный период 1972 г., для которого были характерны пониженная температура и повышенная влажность, четко прослеживалась смена основного комплекса вредных насекомых (см. рисунок). Весной на капустной рассаде преобладали крестоцветные клопы (4,1—8,5 экз. на 1 м²) и блошки (18 экз. на 1 м²), белянка и моль были единичными, а совки еще не было; начиная же с третьей декады июня формировался новый комплекс вредителей летнего аспекта. Здесь главное место занимали гусеницы белянки и моли, появились единичные гусеницы совки. Крестоцветные клопы и блошки оставались на рассаде поздних сортов капусты, но в начале июля началось постепенное сокращение их численности. В конце июня, кроме того, появилась капустная моль, повреждающая молодую капусту; его численность быстро нарастала.

Постоянные наблюдения за развитием вредителей позволили рекомендовать хозяйству наиболее рациональные в конкретной обстановке защитные мероприятия. Так, для борьбы с клопами и блошками было произведено опыливание рассады 1—2%-ным дустом ГХЦГ, а для борьбы с молью молодые растения, высаженные в грунт, были обработаны 0,2%-ным водным раствором хлорофоса (при норме расхода 400 л/га). При этом гибель насекомых, вычисленная по формуле $\varepsilon = \frac{D-P}{D} \cdot 100\%$

(где Э — эффективность обработки, Д — число вредителей до обработки, П — число вредителей после обработки), составила 82 и 85% для клопов и блошек и 70% для моли. В результате обработок в 1973 г. получена дополнительная прибыль 100 руб/га, а трудовые затраты при этом снизились на 0,6 человеко-дня на гектарную норму рассады. Что касается белянки и совки, то большей процент гусениц этих видов вредителей оказался заражен паразитами *Apanteles glomeratus* L. и *Ernestia consobrina* Mg. — соответственно 92 и 64. Это заставило отказаться от дополнительных мер борьбы, так как гибель гусениц привела бы к снижению в последующем численности энтомофагов — одного из факторов естественной регуляции некоторых компонентов биоценоза.

По результатам осенних обследований полей 1972 г. был составлен прогноз размножения на следующий год. Предполагалось, что капустная белянка и капустная совка не будут представлять значительной опасности ввиду того, что большая часть гусениц белянки погибла от паразитов, а оставшиеся не успели своевременно уйти на окукливание. Гусеницы капустной совки, зараженные мухой тахиной, погибли в массе, количество зимующих куколок не превышало 1—2 экз. на 2—5 м².

С наступлением весны 1973 г. были продолжены обследования капустной рассады и молодых растений, высаженных в грунт. Оказалось, что в комплексе энтомофитов отсутствовал целый ряд видов (клопы-листоеды, моль), наносивших ущерб в предыдущем году. Этому способствовали рациональные защитные мероприятия прошлого года, в частности смена полей под раннюю капусту (поля находились в пойме р. Берди на значительном удалении от остальных посадок капусты, полив осуществлялся непосредственно из водоема), локальные химические обработки, а также неблагоприятные для данных видов абиотические факторы 1973 г. (пониженная влажность, повышенная температура воздуха).

Численность капустной белянки в 1973 г. в период генерации, как и предполагалось, была небольшой, и применение защитных мероприятий на ранней капусте не было целесообразным. Второе поколение белянки, однако, оказалось многочисленнее и создало реальную опасность для урожая. Обнаружено, что в первой декаде августа до 21% растений культуры были заселены вредителями.

Как известно, для борьбы с капустной белянкой можно использовать биологический препарат «энтобактерин», созданный на основе бактерий *Bac. thuringiensis* var. *galleriae*. Несмотря на его явные достоинства (безопасен для человека и животных, может быть применен в любой фазе вегетации растений, не накапливается в почве и т. д.), препарат до сих пор не нашел широкого применения в Сибири, так как не был достаточно испытан в конкретных условиях. Поставленные нами лабораторные и полевые опыты показали высокую эффективность энтобактерина в отношении названного вредителя. При этом были выявлены оптимальные показатели влажности и температуры воздуха, способствующие четкому проявлению действия энтобактерина, а также особенности его применения (мелкокапельность нанесения агрегатом ОВТ-1) (см. таблицу).

В лабораторных условиях были поставлены опыты по выяснению влияния температуры и относительной влажности воздуха на эффективность действия энтобактерина против гусениц капустной белянки. При этом получены следующие результаты.

Сочетание температуры 24° и влажности 69% в нашем опыте показало наилучший результат действия энтобактерина. Это объясняется повышенной активностью насекомых в данных условиях, большей потребностью в пище, что способствует попаданию в кишечник вредителя высокой дозы спор и кристаллов бактерий *Bac. thuringiensis*. Кроме

того, температура 24° близка к оптимальной для развития этих бактерий (оптимум 26—28°).

С учетом полученных в лаборатории данных была проведена двухкратная обработка энтобактерином капустных плантаций в момент яйцекладок второго поколения белянки. Проведенные вслед за обработкой учеты показали, что уже на 4-й день заселенность капусты вредителем снизилась с 21 до 2%, а в сентябре лишь 0,4% растений были повреждены белянкой (учитывались растения, где хотя бы один лист был объеден наполовину). В контроле, где обработки не было, 55% растений были значительно повреждены белянкой.

Таким образом, применение энтобактерина против капустной белянки, представлявшей в 1973 г. реальную угрозу посадкам капусты в совхозе «Искитимский», было успешным. Это позволило полностью исключить применение на капусте ядохимикатов.

Капустная совка, согласно результатам обследований, не представляла опасности для урожая капусты в 1973 г., в связи с чем проведение защитных мероприятий не планировалось.

Несмотря на это, капустная совка была и остается опасным потенциальным вредителем, периодически дающим вспышки массового размножения и наносящим большой урон урожаю капусты. Единственным эффективным способом борьбы с совкой до сих пор остается химический. Использование его, однако, крайне нежелательно ввиду того, что обработки должны проводиться в период завязывания кочанов, а это недопустимо. Энтобактерин, как и другие аналогичные препараты, инертен в отношении совок. Отсюда очевидна необходимость поиска других, эффективных, но безопасных способов борьбы.

Нами установлено, что против данных насекомых действенным оказывается вирус ядерного полиэдрома (род *Borrelinavirus*), выделенный ранее из популяции этого вредителя. В опытах, поставленных в лаборатории и на полях хозяйства, выявлено, что гусеницы капустной совки наиболее восприимчивы к вирусу в младшем возрасте (гибель достигает 96%). Смертность же гусениц среднего и старшего возрастов составляет соответственно 80 и 70%.

Результаты этих работ позволяют считать целесообразными дальнейшие поиски путей использования вируса в регуляции численности совок.

В заключение следует отметить, что постоянный контроль за развитием вредителей на полях овощного отделения и комбинирование агротехнических и биологических мер борьбы с ними позволили разумно ограничить, а порой и избежать применения ядохимикатов.

Полученные при этом урожан капусты составили 267 ц/га в 1972 г. и 403 ц/га в 1973 г., что превышает среднеобластные показатели за эти годы. Таким образом, защитные мероприятия, не нарушая естественного биоценоза, способствовали поддержанию численности вредных видов насекомых на хозяйственно безопасном уровне.

Температура, С	Относительная влажность воздуха, %	Количество гусениц в опыте	Гибель гусениц, %
16	76	100	8
18	75	150	19
20	78	150	63
24	69	100	100

Поступила в редакцию
25/1/1974

Биологический институт
СО АН СССР,

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

SOME ASPECTS OF THE PROTECTION
OF THE VEGETABLE PLANTS

The results of the researches concerning the plan of the protection system of the vegetables are described. These measures are to be accompanied by the consideration of the composition of the species and their biology.

УДК 575.1 : 581.15

С. П. МАРТЫНОВ

К ПРИМЕНЕНИЮ ПРИНЦИПА ШРИКГАНДИ
ДЛЯ ОЦЕНКИ ГЕНОТИПИЧЕСКОЙ ВАРИАНСЫ
КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПШЕНИЦЫ

Проверен принцип Шрикганди на модельной популяции из смеси сортов яровой мягкой пшеницы. Предложено преобразование основного уравнения, которое дает более устойчивое соотношение компонентов фенотипической вариации при различном числе группировок. Установлено, что оценку генотипической вариации по Шрикганди завышают случайные паратипические факторы. Предложен способ исключения случайной паратипической вариации. Оценки генотипической вариации с поправкой по предлагаемому способу дали удовлетворительное совпадение с эталонными оценками по 13 признакам с коэффициентами наследуемости 0,05—0,50.

Существует несколько методов разграничения фенотипической вариации на генотипический и паратипический компоненты. Особое место среди них занимает принцип Шрикганди [1], согласно которому для оценки генотипической вариации не требуется ни искусственного выравнивания условий выращивания растений, что необходимо для устранения изменчивости, вызванной внешними условиями, ни наличия генетически однородного материала (чистой линии или F_1 чистых линий), на котором оцениваемая вариация обусловлена лишь внешней средой.

Метод Шрикганди основывается на уравнении

$$\sigma_x^2 = \sigma_g^2/x + \sigma_e^2/x^b \quad (1)$$

Левая часть уравнения (1) — фенотипическая вариация групповых средних, вычисляемая по формуле

$$\sigma_{(x)}^2 = \sum (\bar{y}_i - \bar{y})^2 / (c - 1), \quad (2)$$

где \bar{y} — средняя в опыте; \bar{y}_i — средняя в i -й группе, причем число таких групп — c .

Правая часть уравнения (1) представляет сумму двух компонентов межгрупповой вариации, первый из которых — генотипический — изменяется в соответствии с известной статистической зависимостью

$$\sigma_{(x)}^2 = \sigma^2/x. \quad (3)$$

Генотипическая вариация подчиняется закономерности (3) при условии, что генотипы случайно распределены по полю. Второе слагаемое правой части уравнения (1) представляет паратипическую вариацию, вызванную

пестротой почвенного плодородия и изменяющуюся согласно закономерности Смита [2]

$$\log \sigma_{(x)}^2 = \log \sigma^2 - b \log x,$$

или

$$\sigma_{(x)}^2 = \sigma^2/x^b. \quad (4)$$

В формулах (3) и (4) σ^2 — фенотипическая вариация; σ_x^2 — межгрупповая вариация; x — число растений в группе; b — константа, характеризующая пестроту почвенного плодородия, причем $0 < b < 1$.

Умножая уравнение (1) на x , получают

$$x\sigma_{(x)}^2 = \sigma_g^2 + x^{1-b}\sigma_e^2. \quad (5)$$

Обозначая $z = x\sigma_{(x)}^2$; $y = x^{1-b}$; $G = \sigma_g^2$; $E = \sigma_e^2$, находят

$$z = G + Ey. \quad (6)$$

Уравнение (6) представляет линейное относительно y уравнение регрессии, коэффициенты которого являются оценками генотипической G и паратипической E вариации. Оценки G и E определяются методом наименьших квадратов. Для этого по фенотипическим значениям признака вычисляют вариации групповых средних при различных группировках. Подставляя в уравнение (5) значения межгрупповых вариаций и соответствующие численности групп при каждой группировке, получают систему

$$1\sigma_{(1)}^2 = G + 1^{1-b}E,$$

$$2\sigma_{(2)}^2 = G + 2^{1-b}E,$$

$$\dots \dots \dots$$

$$x_n\sigma_{(x_n)}^2 = G + x_n^{1-b}E. \quad (7)$$

Систему n линейных уравнений (7) методом наименьших квадратов приводят к линейной системе двух уравнений

$$Gn + E\sum y_i = \sum (x_i\sigma_{(x_i)}^2), \quad (8)$$

$$G\sum y_i + E\sum y_i^2 = \sum (x_i y_i \sigma_{(x_i)}^2),$$

где n — число группировок; x_i — объем группы при i -й группировке; $y_i = x_i^{1-b}$. Оценки G и E определяют из системы (8).

Задавая величину коэффициента Смита в интервале от 0 до 1 и решая систему (8) при каждом значении коэффициента b , определяют такое значение b_0 , при котором остаточная сумма квадратов RSS будет минимальной. Неотрицательные значения G и E , соответствующие оптимальной величине b_0 , являются оценками генотипической и паратипической вариации. Остаточную сумму квадратов RSS вычисляют по формуле

$$RSS = \sum (x_i\sigma_{(x_i)}^2)^2 - (G\sum (x_i\sigma_{(x_i)}^2) + E\sum (y_i x_i \sigma_{(x_i)}^2)).$$

Необходимое условие принципа Шрикганди — знание пространственного расположения растений на делянке.

Метод Шрикганди применим лишь при следующих ограничениях: а) почвенное плодородие на делянке изменяется согласно закономерности Смита; б) генотипы случайно распределены на делянке; в) каждая группа представляет случайный набор генотипов; г) фенотипиче-

ская вариация может быть разложена на паратипический и генотипический компоненты.

Как показано в работе [3], при использовании метода Шрикганди для поиска фоновых признаков, имеющих почти нулевую генотипическую вариацию, некоторые из этих ограничений не имеют существенного значения.

В настоящей работе проверена возможность применения принципа Шрикганди для оценки генотипической вариации количественных признаков пшеницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1973 г. в поле выселили модельную популяцию, представляющую смесь шести сортов яровой мягкой пшеницы: Саратовская 42 (*albidum*), Альборубрум 29 (*alborubrum*), Велутинум 37 (*velutinum*); Пиротрикс 28 (*pyrothrix*), Северо-казахстанская (*ferrugineum*), Эритроспермум 34 (*erythrospermum*). Делянка размером 40×0,5 м включала в себя участки с различным плодородием (солонцовое пятно, низина, склон). Тщательно перемешанные семена посеяли вручную рядками с междурядьями 20 см. Для увеличения естественной пестроты норму посева изменяли от 100 до 400 зерен/м², причем максимальная густота была создана на солонцовой части делянки. Популяция была окружена сортом Лютесценс 62, посеянным с такими же нормами посева.

Растения с каждого ряда убрали отдельно, и снопы пронумеровали согласно расположению рядков на делянке. Изреженные рядки исключили, на анализ использовали 120 рядков.

У 1435 растений модельной популяции определяли число колосьев, число зерен, вес зерна, вес 1000 зерен, средний вес зерна на колос; на главном побеге измеряли длину соломны, длину 1-го (сверху) междоузлия, длину 2-го междоузлия, длину 3-го междоузлия, число колосков, длину колоса, вес зерна, число зерен.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ И ОБСУЖДЕНИЕ

При проверке на экспериментальном материале нами установлено, что метод Шрикганди в том виде, в каком он предложен его автором, имеет существенные недостатки. При изменении числа группировок соотношение между генотипическим и паратипическим компонентами часто оказывается неустойчивым. Сумма генотипического и паратипического компонентов иногда значительно отличается от оценки фенотипической вариации.

Из рассмотрения межгрупповых вариаций можно заметить, что закономерное уменьшение дисперсии $\sigma^2_{(x)}$ происходит при увеличении числа растений x в группе лишь до некоторого объема. При дальнейшем увеличении объема группы закономерность в изменении межгрупповой вариации исчезает. Это можно объяснить, во-первых, тем, что при малых объемах групп получают больше наблюдений, следовательно, оценки вариации более надежны. Оценки $\sigma^2_{(x)}$ для больших групп имеют низкую точность. Во-вторых, закономерность Смита может проявляться при объединении растений в группы небольшого объема и отсутствовать при образовании больших групп растений. Действительно, если несколько соседних растений занимают небольшую площадь, то при объединении в такие группы всех растений, находящихся на делянке с сильной почвенной гетерогенностью межгрупповая вариация подчиняется смитовской закономерности.

Площади, занимаемые большими группами растений, будучи сами по себе неоднородными, могут в среднем не различаться между собой. В этом случае, очевидно, будет отсутствовать компонент $\sigma^2_{(x)}$, вызванный неодинаковостью участков под группами растений. Иными словами, разрешающая способность метода Шрикганди значительно падает при объединении растений в большие группы.

В то же время по алгоритму Шрикганди наибольший «вес» придает именно объединению растений в большие группы. Дело в том, что коэффициенты уравнения Шрикганди, приведенного к виду (6), определяют методом наименьших квадратов, основанным на минимизации остаточной суммы квадратов $RSS = \sum (z - Z)^2$, где Z — расчетная величина z . Теоретическая линия регрессии будет проходить ближе всего к тем точкам, координаты которых соответствуют межгрупповым средним квадратам больших групп. Если бы линия регрессии проходила через точки, соответствующие малым группам, ординаты которых сравнительно малы, то остаточная сумма квадратов оказалась бы большей. Следовательно, метод наименьших квадратов в данном случае искажает результат. Величины коэффициентов G и E уравнения (6) сильно зависят от числа группировок и особенно от последней группировки растений в большие группы.

Этих недостатков можно избежать, если уравнение Шрикганди преобразовать несколько иным способом.

Умножив обе части уравнения (1) на x^b , получаем

$$\sigma^2_{(x)} \cdot x^b = \sigma^2_g \cdot x^{b-1} + \sigma^2_e \quad (9)$$

Система нормальных уравнений для нахождения G и E по методу наименьших квадратов имеет вид

$$En + G \sum y_i = \sum (x_i^b \sigma^2_{(x_i)}), \quad (10)$$

$$E \sum y_i + G \sum y_i^2 = \sum (y_i x_i^b \sigma^2_{(x_i)}),$$

где $y_i = x_i^{b-1}$.

Ход дальнейших вычислений остается без изменения. Этот алгоритм дает устойчивое решение, причем оценки E и G практически не зависят от числа группировок. Важно и то, что сумма E и G всегда в точности равна фенотипической вариации. Преимущества описанного алгоритма (особенно заметные при малых значениях коэффициента Смита и при объединении растений в большие группы) объясняются тем, что наибольший вес придается межгрупповым вариациям для групп малого объема, а при таких группировках, как показано выше, разрешающая способность метода максимальна.

На приведенном в табл. 1 примере анализа фенотипической вариации можно убедиться в том, что при использовании алгоритма, рекомендованного Шрикганди, сумма компонентов E и G иногда значительно отличается от величины фенотипической вариации, тогда как в случае преобразованного алгоритма сумма E и G при любом числе группировок

Таблица 1

Анализ фенотипической вариации среднего веса зерна на колос по двум алгоритмам принципа Шрикганди при различном числе группировок

Число группировок	Алгоритм Шрикганди					
	рекомендованный			преобразованный		
	b	E	G	b	E	G
8	0	0,0089	0,0976	0,288	0,0401	0,0440
7	0,263	0,0356	0,0528	0,300	0,0419	0,0421
6	0,275	0,0376	0,0489	0,300	0,0418	0,0422
5	0,338	0,0476	0,0368	0,338	0,0477	0,0363
4	0,375	0,0549	0,0281	0,338	0,0476	0,0364

Примечание. b — коэффициент Смита; E и G — оценки паратипического и генотипического компонентов. Исходные данные приведены в табл. 2.

вок всегда в точности равна σ^2 . Соотношение компонентов E и G по алгоритму Шрикганди оказывается непостоянным: 1:10 (8 группировок), 2:3 (7), 3:4 (6), 4:3 (5), 2:1 (4). Преобразованный алгоритм дает более устойчивое соотношение компонентов дисперсии при различном числе группировок.

Многие исследователи [3, 4] отмечали факт завышения оценки генотипической вариации при использовании принципа Шрикганди. В работе [3] предлагается разложение генотипического среднего квадрата (G по Шрикганди) по формуле $G = E + x_0\sigma_g^2$, где x_0 — среднее число растений в группах. Однако разложение G , как показано в работе [3], в одном случае оказалось эффективным, а в другом привело к существенному занижению оценки σ_g^2 .

По методу Шрикганди фенотипическую вариацию разграничивают на систематическую, подчиняющуюся закономерности Смита, и случайную. Исходя из допущения, что генотипы случайно распределены по полю, случайный компонент принимают за генотипическую вариацию, а систематический — за паратипическую. Однако известно [5], что на практике редко встречаются участки с явно выраженным систематическим изменением плодородия; оно обычно распределено случайно с большей или меньшей тенденцией к систематическому изменению. Кроме того, на любом участке растения всегда имеют некоторую случайную вариацию, вызванную главным образом различной площадью питания. Эта случайная паратипическая вариация завышает оценку генотипической вариации по Шрикганди. В некоторых случаях (при небольшой площади делянки, неравномерной густоте стояния и т. д.) разграничение вариации на паратипический и генотипический компоненты по методу Шрикганди может оказаться невозможным. Для уточнения оценки генотипической вариации необходимо исключить вариацию ошибки из оценки G по Шрикганди.

Вариансу ошибки можно вычислить двумя способами.

1. Методом Шрикганди, используя межгрупповые дисперсии для групп, представляющих достаточно полный набор генотипов. При этом объем x_i минимальной группы принимают за единицу. Поскольку каждая группа включает несколько генотипов, среднее значение признака для растений этой группы характеризует комплекс внешних условий. Поэтому, обработав по методу Шрикганди межгрупповые вариации, получим систематический и случайный компоненты только паратипической вариации. Случайный компонент характеризует паратипические факторы, не подчиняющиеся закономерности Смита. Считая, что вариация ошибки составляет ту же долю фенотипической вариации, что и доля случайного компонента в межгрупповой вариации, вариацию ошибки определяют по формуле

$$\sigma_0^2 = G_{сл}\sigma^2/\sigma_{(x_i)}^2, \quad (11)$$

где σ_0^2 — вариация ошибки; $G_{сл}$ — случайный компонент межгрупповой вариации $\sigma_{(x_i)}^2$; δ^2 — фенотипическая вариация популяции.

Этот способ применим только в тех случаях, когда вариация может быть разграничена на значимые компоненты E и G .

2. Вариацию ошибки можно вычислить на генетически однородном материале, посеянном рядом с исследуемой популяцией на одинаковой по размерам и пестроте делянке. Для этого фенотипическую вариацию линии разлагают на случайный и систематический компоненты по методу Шрикганди. Вариацию ошибки вычисляют по формуле

$$\sigma_0^2 = G_s\sigma^2/\sigma_n^2, \quad (12)$$

Таблица 2

Межгрупповые дисперсии признаков

Признаки	Число рядков в группах							
	—*	1	2	3	4	5	6	8
Число колосьев	3,03	1,98	1,81	1,79	1,73	1,70	1,70	1,70
Число зерен на растение	3358	2160	1994	1949	1898	1877	1883	1874
Вес зерна на растение	4,43	2,84	2,54	2,43	2,36	2,33	2,32	2,29
Вес зерна на колос	0,084	0,024	0,018	0,015	0,014	0,013	0,012	0,011
Вес 1000 зерен	40,2	9,22	5,72	3,49	3,07	3,00	1,75	1,44
Длина соломины	158	92	83	78	79	79	77	76
Длина 1-го междоузлия	61,8	33,1	30,3	28,5	28,9	28,6	28,3	28,4
Длина 2-го междоузлия	21,5	14,7	13,8	13,3	13,4	13,3	13,4	13,2
Длина 3-го междоузлия	5,72	2,51	2,16	2,00	1,96	1,96	1,89	1,76
Число колосков	9,01	2,96	2,46	2,38	2,33	2,22	2,16	2,12
Длина главного колоса	1,35	0,53	0,41	0,40	0,37	0,35	0,32	0,31
Число зерен главного колоса	83,8	35,1	30,8	30,2	29,0	28,4	28,9	28,6
Вес зерна главного колоса	0,158	0,070	0,058	0,053	0,051	0,050	0,050	0,049
Средневзвешенное число растений	1	11,9	23,8	35,6	47,3	59,0	70,6	93,6
Число групп	1435	120	60	40	30	24	20	15

* Группировка по одному растению.

где G_n — случайный компонент фенотипической вариации линии; σ^2 — фенотипическая вариация исследуемой популяции; σ_n^2 — фенотипическая вариация линии.

Второй способ вычисления вариации ошибки, требующий наличия генетически однородного материала, в значительной мере лишает метод Шрикганди его преимуществ по сравнению с другими методами оценки генотипической вариации. Межгрупповые дисперсии по каждому признаку, средневзвешенные числа растений в группах и число групп при восьми группировках представлены в табл. 2.

Группировки проводили следующим образом. Первая — по одному растению. Межгрупповая вариация в этом случае совпадает с фенотипической вариацией популяции. Затем растения группировали по рядкам. Далее группы создавали объединением соседних рядков по два, три и т. д. В группы объемом более восьми рядков растения не объединяли, чтобы использовать только значимые межгрупповые вариации (учитывая формулу стандартной ошибки вариации $S_s = S^2\sqrt{2/N}$, где N — число групп).

Объединение растений в большие группы неприемлемо и по той причине, что при вычислении межгрупповых вариаций по формуле (2) по мере увеличения объема групп (уменьшения числа групп) межгрупповые дисперсии начинают возрастать, т. е. не выполняется первое ограничение принципа Шрикганди. Рядки различались по числу растений, поэтому вычисляли средневзвешенное число растений в группе по формуле

$$x_0 = (N - \sum n_i^2/N)/(c - 1),$$

где c — число групп; N — общее число растений; n_i — число растений в i -й группе.

При каждой группировке растения объединяли в делянки только одной формы. Другие формы не рассматривали, так как популяцию размещали на длинной узкой грядке с поперечно расположенными рядками. Почвенное плодородие в данном случае изменяли только в направлении длины грядки. Поэтому группы получали путем разбиения гряд-

Таблица 3

Результаты разложения фенотипической варiances на паратипический и генотипический компоненты

Признак	Компоненты по Шрикганди		$G_{сл}$	σ_0^2	Оценки σ_g^2		Коэффициент наследуемости
	E	G			с поправкой	эталонная	
Число колосьев	2,25	0,78	0,36	0,55	0,23	0,26	0,09
Число зерен на растение	2447	912	285	444	468	309	0,09
Вес зерна на растение	3,62	0,81	0,53	0,81	0	0,23	0,05
Вес зерна на колос	0,043	0,041	0,009	0,032	0,009	0,011	0,13
Вес 1000* зерен	3,5	36,9	9,2	19,4	17,5	20,0	0,50
Длина соломины	107,3	51,1	19,2	33	18,1	14,0	0,09
Длина 1-го междоузлия	36,0	25,8	6,4	11,9	13,9	12,3	0,20
Длина 2-го междоузлия	15,9	5,6	1,9	2,8	2,8	2,3	0,11
Длина 3-го междоузлия	3,1	2,6	0,7	1,5	1,1	0,86	0,15
Число колосков	2,93	6,08	0,84	2,56	3,52	3,35	0,37
Длина главного колоса	0,77	0,59	0,15	0,38	0,21	0,28	0,21
Число зерен главного колоса	35,8	48,0	7,9	18,9	29,1	24,2	0,29
Вес зерна главного колоса	0,100	0,055	0,025	0,055	0	0,016	0,10

* Компонент E незначим (стандартная ошибка $S_E = 3,2$).

ки на делянки в поперечном направлении. Оценки E и G компонентов определены из системы уравнений (10) после преобразования (9) и приведены в табл. 3.

Случайный компонент $G_{сл}$ паратипической варiances вычисляли по тому же алгоритму, но группой минимального объема было не одно растение, а один рядок, включающий в себя, как правило, все компоненты смеси сортов.

Ниже в качестве примера приведены исходные данные для вычисления $G_{сл}$ по признаку «число колосьев».

Дисперсия σ_0^2	Число рядков в группах						
	1	2	3	4	5	6	7
	1,98	1,81	1,79	1,73	1,70	1,70	1,70

Оценки случайного компонента паратипической варiances приведены в табл. 3.

Варiances ошибки σ_0^2 вычисляли по формуле (11) для всех признаков, кроме «веса 1000 зерен». У признака «вес 1000 зерен» систематический компонент E варiances оказался незначимым. Варiances этого признака обусловлена как генетическими факторами, так и случайными паратипическими факторами. Поэтому варiances ошибки признака «вес 1000 зерен» вычисляли по формуле (12). Для этого в сорте Лютеценс 62, посеянном на защитной делянке, с фенотипической варiances 17,8 по методу Шрикганди определяли компонент $G = 8,6$. Тогда $\sigma_0^2 = 8,6 \times 40,2 / 17,8 = 17,5$.

Приведенная в табл. 3 оценка генотипической варiances G по Шрикганди значительно превышает эталонную. Поправка на случайные паратипические факторы улучшает оценку генотипической варiances, вычисленную методом Шрикганди.

Автор выражает глубокую благодарность В. А. Драгавцеву и В. А. Крупнову, под руководством которых выполнена эта работа.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Юго-Востока,
Саратов

Поступила в редакцию
5/VI 1974

1. Shrikhande V. T. 1957. Some considerations in designing experiments on coconut trees.— J. Indian Soc. Agr. Sta., 9, 82—99.
2. Smith H. F. 1938. An empirical law describing heterogeneity in the yield of agricultural crops.— J. Agr. Sci., 28, 1, 1—23.
3. Драгавцев В. А. 1972. Экспериментальное сопоставление трех принципов оценки генотипической изменчивости количественных признаков в растительных популяциях.— Генетика, 8, 15, 28—33.
4. Morgner F., Horn W., 1970. Biometrisch-genetische Untersuchungen an Klonen und Nachkommenschaften bei Phlox paniculata L.— Theoretical and Applied Genetics, 40, N 3, 130—137.
5. Литун П. П., Вольф В. Г. 1972. О способах размещения вариантов в повторностях полевого опыта.— Республ. межведомств. тематический научн. сб. «Селекция и семеноводство», вып. 22. Киев, «Урожай», с. 29—36.

S. P. Martinov

ON THE APPLICATION OF SHRIKHANDE'S METHOD FOR ESTIMATION OF GENOTYPIC VARIANCE OF QUANTITATIVE CHARACTER OF COMMON WHEAT

Shrikhande's method was used by investigation of the model population composed with six common wheat varieties. For genotypic variance the modification of the method proposed should be estimated more exactly.

УДК 576.312.34

Р. Ф. ГАЙДАЛЕНКО

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ОТДЕЛЬНЫХ ХРОСОМ В МЕИОЗЕ У ПШЕНИЦЫ СОРТА САРАТОВСКАЯ 29

Изучена морфология хромосом пшеницы *T. aestivum* L., сорта Саратовская 29 с помощью моносомной серии сорта Чайнз Спринг. Измерение проведено в мейозе у моносомных гибридов F_1 , и в каждой клетке проанализирована только одна хромосома, находящаяся в унивалентном состоянии. Общая длина хромосомы определена в $M10$, а отношение плеч — в $A11$. На основании результатов измерения хромосом и анализа их морфологических особенностей установлено, что в карiotипе сорта Саратовская 29 идентифицируются хромосомы первой, пятой и шестой гомеологических групп и хромосомы 7A и 4D. Выяснены также границы изменчивости длины каждой изученной хромосомы.

Мягкая пшеница *T. aestivum* L. является аллогексаплоидом ($2n = 6x = 42$). Ее геномный состав сформулировался в процессе длительной эволюции и объединил хромосомы трех родственных между собой диплоидных видов.

Ранние исследования показали, что хромосомы пшеницы не резко различаются по форме и размерам и их цитологическая идентификация в клетках кончиков корешков затруднена [1—5]. Усовершенствование методики и соблюдение правил отбора метафазных пластинок для морфометрических целей также не позволили идентифицировать все хромосомы пшеницы [6—9].

Получение полных наборов серий анеуплоидов у одного из сортов мягкой пшеницы — Чайниз Спринг [10] — дало новый методический подход для кариологических исследований. С помощью анеуплоидов впервые удалось изучить морфологию каждой хромосомы пшеницы и отнести их к определенным гомеологическим группам и геномам [10—13].

Особое значение среди анеуплоидов имеет моносомная серия, представленная 21 линией, в каждой из которых одна конкретная хромосома находится в моносомном состоянии. С ее помощью возможно изучение кариотипов практически любого сорта пшениц.

В отличие от общепринятой методики морфометрического анализа в данном случае измерения проводят в мейозе и в каждой клетке анализируют только одну хромосому. При этом общую длину хромосомы определяют в М1 у лежащей вне пластинки унивалентной хромосомы, а отношение плеч — в анафазе или телофазе второго деления мейоза у отставшей хроматиды.

Выяснение степени идентифицируемости хромосом очень важно для кариологических исследований пшеницы. Новый методический прием позволяет измерять любую хромосому пшеницы в большом числе клеток и дает возможность ответить на этот вопрос.

Опыт работы Лаборатории генетики пшеницы ИЦиГ СО АН СССР, где завершается создание новых серий анеуплоидов у двух сортов мягкой пшеницы [14], позволяет утверждать, что часть хромосом пшеницы можно идентифицировать цитологически.

Целью данной работы было изучение кариотипа пшеницы сорта Саратовская 29, для которого в лаборатории создаются новые серии анеуплоидов, а также определение степени идентифицируемости отдельных хромосом этого сорта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для изучения служили гибриды F_1 , полученные от скрещивания сорта Саратовская 29 с набором моносомных линий Чайниз Спринг. Общая длина каждой хромосомы определена в метафазе I, а отношение их плеч — в поздней анафазе II.

Колосья, срезаемые только с главных стеблей, фиксированы по Ньюкомеру [15] в утренние часы в течение двух—трех дней. Для большей сравнимости пыльники для анализа использованы только из двух нижних цветков (первого и второго); пыльники каждого цветка окрашивались отдельно в небольших пробирках. Материнские клетки пыльца просматривались на временных давленных ацетокарминовых препаратах.

Для измерения были использованы только клетки с одной отставшей хромосомой, поскольку в некоторых случаях наблюдались кроме исследуемой моносомы дополнительные униваленты [16].

Обозначения хромосом соответствуют их принадлежности к трем геномам и семи гомеологическим группам [11—13].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ измерений хромосом мягкой пшеницы *T. aestivum* L. сорта Саратовская 29 представлен в таблице.

Каждая хромосома измерялась в 20—59 разных клетках. В результате установлено, что в изученном кариотипе самой маленькой хромосомой является 6Д. Средняя длина ее 4,86 мк. Наиболее крупными с одинаковой длины (7,56 мк) оказались две хромосомы — 2В и 3В.

Длина хромосом из разных клеток варьировала значительно. Самые крупные хромосомы 2В и 3В, показавшие в М1 одинаковую среднюю длину, варьировали в следующих пределах: 2В — от 5,89 до 9,01 мк, 3В — от 5,7 до 9,38 мк. Границы изменчивости длины наиболее корот-

Размеры хромосом пшеницы сорта Саратовская 29 в мейозе

Хромосомы	Число измерений	Средняя длина хромосом*, мк	Пределы изменчивости длины хромосом*, мк	Отношение плеч**	Число измерений**
1А	20	5,32±0,12	4,60—6,44	1,76±0,05	16
2А****	27	6,91±0,07	5,61—8,19	1,21±0,01	32
3А	29	6,51±0,10	5,33—7,36	1,22±0,02	19
4А	39	6,09±0,07	5,33—6,99	1,45±0,02	17
5А	52	6,78±0,07	5,52—7,73	1,82±0,03	20
6А	29	5,39±0,07	4,60—6,25	1,18±0,02	17
7А	53	6,91±0,07	5,70—7,73	1,07±0,01	53
1В***	57	7,07±0,06	5,61—7,63	1,60±0,02	32
2В	52	7,56±0,09	5,89—9,01	1,25±0,01	33
3В	56	7,56±0,09	5,70—9,38	1,32±0,02	26
4В	30	6,07±0,10	4,97—6,99	1,58±0,04	12
5В	55	7,21±0,07	6,25—8,28	1,99±0,04	23
6В***	38	6,92±0,09	5,52—8,11	1,04±0,03	18
7В****	21	5,16±0,09	4,41—5,89	1,13±0,02	22
1Д	55	5,33±0,05	4,41—6,07	1,87±0,03	10
2Д****	58	6,31±0,08	5,33—8,28	1,51±0,02	25
3Д	57	6,24±0,06	5,33—7,36	1,38±0,03	20
4Д	36	5,24±0,06	4,41—6,07	1,51±0,04	14
5Д***	29	6,03±0,11	4,97—7,17	1,93±0,03	37
6Д	59	4,86±0,05	4,05—5,89	1,10±0,01	30
7Д	45	6,22±0,08	4,97—7,17	1,10±0,02	16

* Длина хромосом измерена в М1 мейоза.
 ** Отношение длинного плеча к короткому и число измерений определены в АII мейоза.
 *** Спутничная хромосома.
 **** Установлена «семена унивалента» у исходной линии Чайниз Спринг.

кой (6Д) и одной из крупных (3В) хромосом смыкаются. Наименьший размах варьирования длины установлен для хромосомы 4А (5,33—6,99 мк).

Методика морфометрического анализа мейозных хромосом предполагает измерение одной и той же хромосомы в большом числе клеток и использование для их идентификации усредненных величин. Средние длины всех хромосом пшеницы Саратовская 29 образуют плавный вариационный ряд; абсолютные значения их длины перекрываются. Крайние члены этого ряда различаются только в 1,54 раза. Длинное плечо самой неравноплечей хромосомы — 5В — превышает длину короткого плеча только в два раза. Наиболее равноплечая хромосома — 6В, отношение ее плеч близко к единице.

Наблюдалось сходство хромосом в отдельных группах по величине отношения плеч. Например, все хромосомы пятой гомеологической группы (5А, 5В, 5Д) — самые неравноплечие. Отношение длинного плеча к короткому у них составило 1,82—1,99. Хромосомы первой гомеологической группы имели отношение плеч 1,60—1,87, а у всех гомеологов четвертой группы длинные плечи превысили размер коротких в 1,5 раза. Хромосомы шестой и седьмой гомеологических групп оказались довольно равноплечими. Отношение их плеч не превышало 1,18.

У ряда унивалентных хромосом пшеницы Саратовская 29 в МII заметны некоторые характерные индивидуальные особенности, которые

Стадии мейоза											
метафаза I						анафаза II					
1A		1B		1D		1A		1B		1D	
2A		2B		2D		2A		2B		2D	
3A		3B		3D		3A		3B		3D	
4A		4B		4D		4A		4B		4D	
5A		5B		5D		5A		5B		5D	
6A		6B		6D		6A		6B		6D	
7A		7B		7D		7A		7B		7D	

10 мк

Рис. 1. Морфология хромосом пшеницы сорта Саратовская 29 в мейозе. У хромосом 2А, 7В, 2Д установлена «смена унивалента» у исходной линии Чайниз Спринг.

могут служить своего рода цитологическими маркерами. Например, все хромосомы пятой гомеологической группы, наиболее неравноплечие в кариотипе, имеют в длинных плечах характерные повороты и изгибы; у хромосомы 1Д терминальный участок одного плеча скошен; у 7А оба плеча в дистальной части сужаются, а хромосома 6Д имеет компактный ровный резко очерченный вид (рис. 1).

К цитологически маркированным можно отнести также спутничные хромосомы. Их у Саратовской 29 в мейозе три — 1В, 6В и 5Д. Наиболее отчетливо спутничная зона заметна у хромосомы 6В. Спутник 1В хромосомы был виден не во всех клетках. Такие же проявления ядрышкообразующих районов отмечены в кариотипе сорта мягкой пшеницы G 38 290 [17] и у амфиплоида *T. turgidum* × *T. tauschii* [18], анализ хромосом которых проведен также с помощью моносомной серии сорта Чайниз Спринг. Наоборот, более четко спутник просматривался у хромосомы 1В и слабее у 6В в кариотипах Чайниз Спринг [19, 10], Вичита [20] и Чейени [21]. Возможно, у пшениц некоторых генотипов ядрышкоорганизующий район хромосомы 6В более активен, а у других, наоборот, активнее хромосома 1В.

Нуклеолярная активность хромосомы 5Д четко доказана [22—24], однако спутник в районе ядрышкового организатора у исследованных ранее сортов в метафазе I и анафазе II мейоза не наблюдался.

Ларсен и Кимбер [18] ясно видели очень маленький спутник у хромосомы 5Д *T. tauschii* (*Ae. squarrosa*), являющейся, по современным представлениям, донором генома Д гексаплоидных пшениц. Спутник же в клетках и по морфологии он не был похож на спутник соответствующей хромосомы амфиплоида *T. turgidum* × *T. tauschii*.

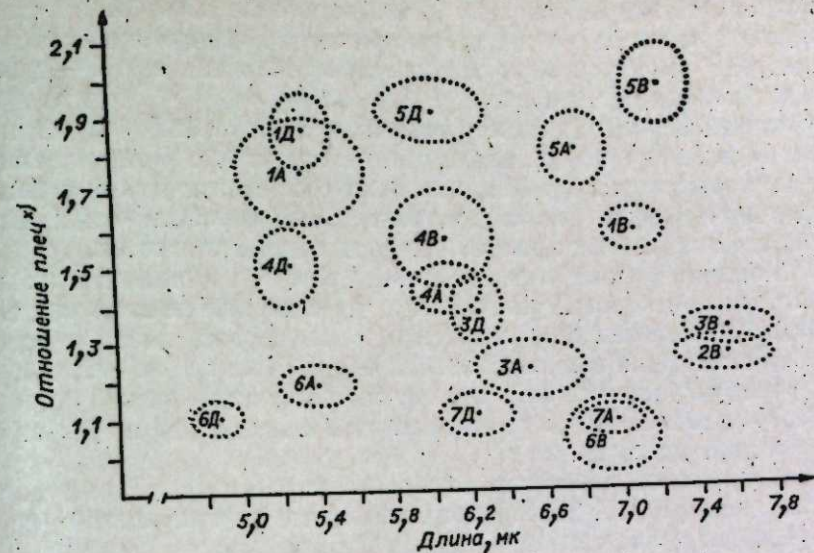


Рис. 2. Диаграмма средних размеров хромосом пшеницы *T. aestivum* L. сорта Саратовская 29, измеренных в мейозе с помощью моносомной серии Чайниз Спринг.

Площадь круга означает доверительный интервал к средним линейным параметрам при $p=0.01$.
* Отношение длинного плеча к короткому измерено в АII мейоза.

Хромосомы 2А, 7В и 2Д сорта Саратовская 29 не были изучены по причине «смены унивалента» [14]. Это явление впервые было описано Пирсоном [25] и заключается в том, что у моносомных гибридов в унивалентном состоянии может оказаться другая хромосома набора. Чаще такая замена может произойти в наиболее гетерозиготной среде, в частности в F_1 при нарушенном протекании мейоза.

Для установления соответствия наблюдаемой унивалентной хромосомы предполагают каждую моносомную линию скрестить с соответствующей дителосомной линией, т. е. имеющей вместо целой данной хромосомы два телоцентрика, состоящих из одного ее плеча [25—27].

Работа с анеуплоидами сопровождается постоянной идентификацией наличия унивалентной хромосомы в генотипах, являющихся исходными для последующих этапов работы. Окончательный их анализ проводят в основном в МI мейоза. На этой стадии помимо числа хромосом и характера конъюгации устанавливают возможные нарушения и отклонения от ожидаемых цитологических картин. Очень важно на этой стадии мейоза «узнавать в лицо» унивалентные хромосомы. Опыт работы показывает, что некоторые хромосомы действительно имеют свое «лицо» и надежно идентифицируются.

На рис. 2 представлена диаграмма хромосом Саратовской 29, размеры которых установлены в результате анализа большого числа измерений. Графическое изображение линейных параметров хромосом при доверительном интервале с 0,01%-ным уровнем значимости показывает, что некоторые хромосомы занимают самостоятельные, не перекрывающиеся границы. К ним относятся все хромосомы пятой гомеологической группы — 5А, 5В и 5Д и хромосомы 4В, 4Д, 6А и 6Д. Перечисленные хромосомы идентифицируются по средним показателям длины и отношения плеч.

Помимо этого, гомеологи пятой группы идентифицируются дополнительно по искривлению и изгибу больших плеч, а хромосома 1В — по наличию вторичной перетяжки.

Хромосомы 1А и 1Д имеют одинаковые размеры и близкое отношение плеч, однако различаются тем, что у 1Д терминальный участок од-

ного плеча в М1 всегда «скошенный». Хромосомы 6В и 7А имеют одинаковые и отношение плеч, и среднюю длину, но обе цитологически маркированы: 6В имеет четкую спутничную область, а 7А — сужение дистальных концов обоих плеч.

Хромосома 3Д близка по морфологии к хромосомам 4А, 4В и 3А, а последняя, в свою очередь, плохо отличается от 7Д. Практически неразличимы хромосомы 2В и 3В: они имеют одинаковую длину и близкое отношение плеч. Обе не имеют дополнительных цитологических маркеров, но от всех остальных хромосом набора четко отличаются.

На основании результатов измерения хромосом и анализа их морфологических особенностей установлено, что в карิโอ типе пшеницы сорта Саратовская 29 идентифицируются хромосомы первой, пятой и шестой гомеологических групп и хромосомы 7А и 4Д. Хромосомы 4В, 4А, 3Д, 3А и 7Д образуют цепочку (см. рис. 2), состоящую из близких по размерам хромосом, хотя крайние хромосомы этой цепочки (4В и 7Д или 3А) отличаются друг от друга.

Анализ хромосом немногих изученных кариотипов разных сортов мягкой пшеницы [10, 17, 20, 21] показывает, что внутривидовой (сортовой) полиморфизм существует. Хотя различия выражены не резко, но с ними приходится считаться, так как при близком сходстве размеров хромосом этот полиморфизм ограничивает и без того узкие возможности анализа методом обычной морфометрии. В то же время наблюдается стабильность морфологических особенностей отдельных хромосом. В кариотипах Чайниз Спринг [19, 10], Вичита [20], Чейени [21] и G 38290 [17] сохранялись повороты и изгибы в больших плечах всех хромосом пятой гомеологической группы и сжатый вид хромосомы 6Д. Рей и Свамнатан [28] в идиограмме сорта Редман отметили необычный вид хромосомы 7А, сходный с соответствующей хромосомой Саратовской 29.

На основании изложенного выше можно заключить, что у мягкой пшеницы в мейозе идентифицируются не все хромосомы.

В последнее время для анализа хромосом пшеницы стали использовать метод дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин [29, 30]. Но в настоящее время установлено, что четкий индивидуальный рисунок поперечной исчерченности имеют только несколько пар хромосом. Остальные и по способности дифференциально окрашиваться различаются плохо. Возможно, дальнейшее усовершенствование этой методики расширит границы ее использования и в сочетании с тщательной морфометрией обеспечит надежную идентификацию всех хромосом пшеницы.

ВЫВОДЫ

1. У 18 хромосом пшеницы сорта Саратовская 29 показано наличие нерезких различий хромосом по форме и размерам при измерении их в метафазе I и анафазе II мейоза. Наиболее длинные хромосомы кариотипа (2В и 3В) превышают средний размер самой короткой (6Д) в 1,5 раза, а длинное плечо наиболее неравноплечей хромосомы (5В) превосходит длину ее короткого плеча в 2 раза.

2. Установлены границы варьирования длины каждой хромосомы. Пределы изменчивости наиболее короткой хромосомы — 6Д и хромосом 2В и 3В, оказавшихся самыми крупными в наборе, смыкаются.

3. На основе большого числа измерений хромосом и использования их средних размеров и морфологических особенностей в метафазе I и анафазе II мейоза у пшеницы Саратовская 29 идентифицируются только II хромосом. К ним относятся хромосомы первой, пятой и шестой гомеологических групп и хромосомы 7А и 4Д.

4. Сравнение результатов данной работы по морфометрии хромосом в мейозе с описанными в литературе и изученных при помощи той же моносомной серии пшеницы Чайниз Спринг указывает на существование сортового полиморфизма. У разных сортов отдельные хромосомы достоверно, хотя и не резко, различаются по размерам и форме.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/Х 1974 г

ЛИТЕРАТУРА

1. Николаева А. Г. 1923. Цитологическое исследование рода *Triticum*.— Тр. прикл. бот. и сел., 13, 1, 33—44.
2. Kagawa F. 1929. A study on the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops* based upon comparison of the chromosomes.— "J. Coll. Agric. Imp. Univ. Tokyo, 10, 173—228.
3. Bhatia G. S. 1938. Cytology and genetics of some Indian wheats. II. The cytology of some Indian wheats.— Ann. Bot. Lond. 2, 335—371.
4. Левитский Г. А., Сизова М. А., Поддубная-Арнольд В. А. 1939. Сравнительная морфология хромосом пшеницы.— Докл. АН СССР, 25, 2, 144—147.
5. Camara A. S. 1943. Estudo comparativo de cariotipos no genero *Triticum*.— Agron. Lusitana, 5, 1, 95—117.
6. Schulz-Schaeffer J., Haun C. R. 1961. The chromosomes of hexaploid common wheat *Triticum aestivum* L.— Z. Pflanzenzucht, 46, 2, 112—124.
7. Khan S. I. 1963. Karyotype analysis of "Holdfast" a cultivar of *Triticum aestivum* L.— Cellule, 63, 291—305.
8. Шапова А. И. 1968. Морфология хромосом трех сортов пшеницы.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 5, 1, 53—58.
9. Zeller F. J. 1969. Versuch einer Identifizierung der somatischen Chromosomen des Weihenstephaner Winterweizenstammes W. 565 anhand seines Karyogramms.— Z. Pflanzenzucht., 61, 275—287.
10. Sears E. R. 1954. The aneuploids of common wheat.— Mis. Agric. Exp. Stat. Res. Bull., 1—58.
11. Sears E. R. 1958. The aneuploids of common wheat.— Proc. 1-st Internat. Wheat Genetic Symp., 221—228.
12. Okamoto M. 1962. Identification of the chromosomes of common wheat belonging of the A and B genomes.— Canad. J. Genet. Cytol., 4, 31—37.
13. Chapman V., Riley R. 1966. The allocation on the chromosomes of *Triticum aestivum* to the A and B genomes and evidence on genome structure.— Canad. J. Genet. Cytol., 8, 57—63.
14. Майстренко О. И. и др. 1973.— В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск.
15. Newcomer E. H. 1953. A new cytological and histological fixing fluid.— Scienc., 118, 161.
16. Гайдаленок Р. Ф., Майстренко О. И. 1973. Изучение М1 мейоза у гибридов F₁ от скрещивания моносомиков Чайниз Спринг с сортами без нарушения конъюгации хромосом.— В сб.: Цитогенетические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск, с. 77—94.
17. Coucolis H., Scorda E. A. 1970. Metaphase I studies on the F₁ from between Chinese Spring monosomic and a Greek cultivar.— Caryologia, 2, 135—142.
18. Larsen J., Kimber G. 1973. Chromosome length and arm ratio of *Triticum turgidum* and *T. tauschii* studied by a new method.— Proc. 4-th Internat. Wheat Genetic Symp., 698—696.
19. Morrison J. W. 1953. Chromosome behaviour in wheat monosomic.— Heredity, 7, 203—217.
20. Gill B. S., Morris R., Schmidt J. W., Maan S. S. 1963. Meiotic Studies on Chromosome morphology in the Wichita Wheat variety by means of Monosomics.— Canad. J. Genet. Cytol., 5, 3, 326—337.
21. Sasaki H., Morris R., Schmidt J., Gill R. 1963. Metaphase I studies of F₁ monosomics from cross between the Chinese Spring and Cheyenne common Wheat varieties.— Canad. J. Genet. Cytolog., 5, 318—325.
22. Crosby A. R. 1953. Nucleolar activity of lagging chromosomes in wheat.— Am. J. Botany, 44, 813—822.
23. Jain H. K., Singh M. P., Rauf R. N. 1968. Genomic differentiation and RNA synthesis in wheat.— Proc. Wheat Genetics Symp., 3, 379—384.
24. Darvey N. L., Driscoll C. J. 1972. Nucleolar Behaviour in *Triticum*.— Chromosoma, 36, 2, 131—139.

25. Persjon C. 1956. Some aspects of monosomic wheat breeding.— *Canad. J. Bot.*, 34, 60—70.
26. Моррис Е. Р., Сирс Э. Р. 1970. Цитогенетика пшеницы и родственных форм — В кн.: Пшеница и ее улучшение. М., «Колос», с. 33—110.
27. Майстренко О. И. 1971. Создание серий моносомных линий у мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. и их использование в генетических исследованиях.— В кн.: Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., «Наука», с. 57—93.
28. Ray M., Swaminathan M. S. 1959. Monosomic analysis in bread wheat. IV. Morphology and pairing of chromosomes in some monosomics and nullisomics of Chinese Spring and Redman.— *Indian J. Genet. Plant. Breed.*, 2, 17—184.
29. Шапова А. И., Баутина Т. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида.— *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, 10, вып. 2, 134—136.
30. Зурабишвили Т. Г., Иорданский А. Б., Бадаев Н. С. 1974. Поликариотный анализ и исследование дифференциальной окраски хромосом *Triticum aestivum* L.— *Докл. АН СССР*, 218, 1, 207—210.

R. F. Gaidalenok

IDENTIFICATION OF SINGLE CHROMOSOMES AT MEIOSIS IN WHEAT VARIETY SARATOVSKAYA 29

A morphological study of the chromosomes of wheat variety Saratovskaya 29 was carried out by means of a monosomic set of Chinese Spring.

In contrast to the conventional method of morphometrical analysis, in this study measurements at meiosis were made in monosomic F_1 hybrids (Chinese spring monosomics \times Saratovskaya 29 set) and each cell only one chromosome (in a univalent state) was examined. Total chromosome length was determined at MI and arm ratio at A II.

Basing on the results of chromosome measurements and analysis of morphological features, it was found that in the karyotype of Saratovskaya 29 the following chromosomes may be identified: chromosomes of the first, fifth and sixth homoeological groups and chromosomes 7A and 4D. The variation limits of length of the chromosomes studied were also determined.

УДК 58.04 : 576.36 : 581.144.2

Г. Н. КИСЕЛЕВА

ВЛИЯНИЕ β -ИНДОЛИЛ-УКСУСНОЙ КИСЛОТЫ НА ПРОЛИФЕРАТИВНУЮ АКТИВНОСТЬ И ПАРАМЕТРЫ МИТОТИЧЕСКОГО ЦИКЛА У ПРОРОСТКОВ ЯЧМЕНЯ

При изучении влияния различных концентраций β -ИУК на митотическую активность популяции меристематических клеток первичных корешков ячменя было показано, что наибольшая величина пика митотической активности достигается при действии 0,0005%-ного раствора. На основании этого данная концентрация ауксина была использована для изучения ее влияния на пролиферативную активность и длительность митотического цикла и его периодов у проростков ячменя. Работа выполнена методом автордиографии. Показано, что под влиянием ИУК увеличивается пролиферативная активность изучаемой ткани (пролиферативный пул в опыте 0,79, в контроле 0,55). Длительность синтетического периода определялась двумя независимыми методами: на основании кривой насыщения при длительной инкубации проростков с H^3 -тимидином и по кривой меченых митозов. В обоих случаях были получены аналогичные результаты. Длительность синтетического периода увеличивалась в опыте на 3 ч. (15 ч — опыт, 12 ч — контроль). Длительность митотического цикла также увеличивалась под действием ИУК.

Изучению влияния растительных гормонов на клетку растения, ее деление, кинетику пролиферации, длительность митотического цикла, растяжение и дифференцировку в последние годы посвящается все боль-

ше работ. Однако данных о влиянии растительных гормонов на переход клеток из покоящегося состояния — в зародышах сухих семян в активное — при их прорастании в литературе нет. Такие данные необходимы для понимания причины эффекта увеличения частоты мутаций при совместной обработке семян растений (пшеница, ячмень) химическими мутагенами и растительными гормонами [1, 2].

Влияние растительных гормонов, в частности индолил-уксусной кислоты (ИУК), на пролиферативную активность меристематической ткани изучалось на проростках семян гороха [3] и бобов [4—6]. В этих работах было показано, что низкие концентрации ИУК уменьшают число делящихся клеток в меристематической зоне корешков или их число достоверно не отличается от контроля. Длительность митотического цикла в клетках меристематической зоны корешков у гороха увеличивается под действием низких концентраций ИУК [3]. Это увеличение в основном происходит за счет изменения длительности G_1 , S-периодов.

Однако на основании этих работ объяснить эффект повышения частоты мутаций при совместном использовании растительных гормонов и химических мутагенов невозможно, так как в них водным раствором ИУК обрабатывали проросшие семена, т. е. влиянию гормона подвергали меристематические клетки, находившиеся уже в активном состоянии, тогда как при использовании химических мутагенов и ИУК гормон вводится непосредственно во время замачивания семян. Кроме того, все известные работы были проведены на двудольных растениях, а сведения о подобных работах на однодольных отсутствуют. Таким образом, было необходимо выяснить картину влияния ИУК на переход клеток из покоящегося состояния в зародышах сухих семян в активное при начале их прорастания в меристематической зоне корешков однодольных растений.

В настоящей работе ставилась задача изучить влияние ИУК на кинетику пролиферации клеток, длительность митотического цикла и его периодов в меристематической зоне первичных корешков ячменя при замачивании воздушно-сухих семян в водном растворе ИУК. Данный опыт является модельным, поскольку предполагается, что для повышения частоты мутаций имеет значение состояние хромосом в период обработки мутагенами в клетках стеблевой меристемы, дающих начало генеративным органам. Однако структура стеблевой меристемы сложна.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования были использованы проростки ячменя сорта Випер. Исследовалась популяция асинхронно делящихся клеток корневой меристемы данных проростков, вступающих в первый митоз.

Первая часть работы состояла в определении влияния различных концентраций ИУК на митотическую активность в популяции этих клеток. Она выполнялась по следующей схеме: для проращивания семян были использованы растворы ИУК в дистиллированной воде в концентрациях 0,1, 0,05, 0,01, 0,005, 0,001, 0,0005, 0,0001, 0,00005%. Семена замачивали в этих растворах по 200 штук в чашках Петри на фильтровальной бумаге. Проращивали в термостате при 24°С. Через 44, 45, 47, 49, 51 ч после замачивания проростки фиксировали в смеси этиловый спирт: ледяная уксусная кислота (3:1) в течение 2 ч и переносили в 70° этиловый спирт. Суспензию клеток готовили по методике Иорданского [6]. На каждый срок фиксации брали по 25 корешков. Приготовленную клеточную суспензию красили ацетокармином и готовили временные препараты, на которых определяли митотический индекс путем подсчета делящихся клеток на 1000 просмотренных.

В первом опыте использовали семена сразу после уборки урожая — опыт был проведен осенью. Второй опыт был поставлен через полгода после первого — весной на семенах урожая того же года, что и первый.

Вторая часть работы была проведена после выяснения концентрации ИУК, наиболее стимулирующей пролиферативную активность ткани меристематической зоны проростков ячменя. Эта работа, выполненная методом автордиографии, состояла в изучении влияния этой концентрации ИУК на параметры митотического цикла.

Семена замачивали и проращивали по описанной выше схеме. Через 43 ч после замачивания в 0,0005%-ном растворе ИУК отбирали проростки одинаковой длины, которые помещали в раствор, содержащий H^3 -тимидин (уд. акт. 0,6 К/ммоль, концентрация 20 мк/мл) в той же концентрации на 30 мин. Затем семена промывали в растворе ИУК и помещали в чашки Петри с 0,0005%-ным раствором ИУК. После контакта проростков с H^3 -тимидином корешки фиксировали в течение 18 ч с интервалом в 1 ч в смеси этилового спирта и ледяной уксусной кислоты (3:1). Каждая фиксация длилась 2 ч. Затем корешки переносили в 70° этиловый спирт, окрашивали по Фельгену, предварительно проведя горячий гидролиз при 59°С в 0,1 н. растворе HCl в течение 9 мин. После окраски суспензию готовили как было описано выше. Временные препараты переводили в постоянные с помощью жидкого азота, покрывали жидкой эмульсией типа «М» (ГосНИИХИМФОТОпроект) и экспонировали в холодильнике при 4°С в течение 30 сут. Для определения процента меченых митозов подсчитывали число меченых и немеченых митозов на 4000 просмотренных клеток. Для определения митотического индекса и индекса меченых клеток подсчитывали общее число делящихся клеток на 1000 просмотренных и число меченых из общего числа просмотренных клеток [8].

Для определения пролиферативного пула проростки непрерывно инкубировали с меткой в течение 41 ч с фиксацией материала через 4, 19, 21, 23, 25, 29, 41 ч после начала инкубации. Фиксацию, дальнейшее приготовление препаратов и их обработку проводили по описанной выше схеме.

Длительность митоза определяли радиационным методом. Проростки семян ячменя облучали на γ -установке 20 мин (источник Co^{60} , аппарат ГУБЭ-4000, мощность 500 р/мин, доза 10 крад, фокусное расстояние 150 мм, фильтр 0,5 мм Cu). Препараты готовили по схеме, описанной в первой части методики. Первая фиксация была проведена через 10 мин после облучения, последующие проводились с интервалом в 15 мин в течение 2 ч. О длительности митоза судили по времени исчезновения делящихся клеток, так как после облучения клетки, находившиеся в митозе, выходят из него, а новые клетки начать его не могут.

Параллельно описанным опытам были поставлены контрольные, где ИУК была заменена дистиллированной водой.

Следует заметить, что при работе на суспензии, мы не в состоянии были применять обычную математическую обработку результатов, т. е. определить достаточно корректно ошибку среднего, поскольку невозможно учесть межгрупповую дисперсию. Поэтому в настоящей работе для решения поставленной задачи использовали два независимых методических приема и по совпадению результатов судили о наличии или отсутствии изучаемого эффекта. Ошибку среднего определяли по методу $f = \arcsin \sqrt{p}$, предложенному Фишером для сравнения долей, сравнение экспериментальных кривых проводили методом аналогов [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 1 приведены данные о влиянии различных концентраций ИУК на митотический индекс в корневой меристеме проростков ячменя. Наибольшая величина пика митотической активности достигается под действием 0,0005%-ного раствора ИУК через 49 ч после замачивания. Влияние данной концентрации на кинетику пролиферации клеток и исследовалось нами.

Изменение митотической активности во времени под влиянием 0,0005%-ного раствора ИУК показано в табл. 2. Величину митотического индекса определяли у проростков в течение 11 ч, начиная с 43-го ч после замачивания семян.

Анализ результатов показал, что величина митотического индекса через 43—44 ч после замачивания в 2 раза больше в опыте, чем в контроле, однако уже через 47 ч митотическая активность снижается, достигая примерно одинакового уровня как в контроле, так и в опыте, и остается относительно постоянной в течение всего времени наблюдения. Обращает на себя внимание различие в митотической активности между первым и вторым опытом (табл. 1 и 2). Более высокую митотическую активность во втором опыте, по сравнению с первым, можно объяснить тем, что он проводился весной, когда энергия прорастания семян значительно выше, чем осенью.

Под действием ИУК изменяется также количество клеток, находящихся в S-периоде (табл. 2). Сравнивая опыт с контролем, можно

Таблица 1

Влияние различных концентраций β -ИУК на митотическую активность в проростках ячменя

Концентрация, %	Время после замачивания семян, ч									
	44		45		47		49		51	
	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %
Контроль (H_2O дистиллированная)	3,3	2,8—3,9	4,0	3,4—4,6	4,2	3,6—4,8	3,2	2,7—3,8	3,4	2,7—3,8
0,1	3,2	2,7—3,8	2,1	1,6—2,6	4,4	3,8—5,1	6,5	5,7—7,3	3,7	3,1—4,3
0,05	3,4	3,0—3,8	4,2	3,7—4,7	2,8	2,4—3,2	1,8	1,5—2,2	3,1	2,7—3,5
0,01	3,6	3,1—4,2	4,0	3,4—4,6	5,5	4,8—6,2	3,7	3,2—4,3	3,8	3,2—4,4
0,005	4,5	4,0—5,0	6,8	6,2—7,4	5,7	5,1—6,3	2,4	1,8—3,0	2,6	2,2—3,0
0,001	2,8	2,3—3,3	3,9	3,3—4,5	4,6	4,0—5,2	8,4	7,7—9,1	2,7	1,9—2,8
0,0005	1,5	1,2—1,8	4,2	3,7—4,7	5,0	4,5—5,5	6,9	6,3—7,5	3,9	3,4—4,4
0,0001	3,4	3,0—3,8	4,0	3,5—4,5	4,4	3,9—4,9	3,8	3,2—4,4	2,3	1,9—2,8
0,00005	3,7	3,2—4,3	4,6	4,0—5,2	6,5	5,8—7,3	3,8	3,2—4,4	2,3	1,9—2,8

Таблица 2

Влияние 0,0005%-ного раствора β -ИУК на митотический индекс и индекс меченых клеток в проростках ячменя

Часы фиксации после начала замачивания	0,0005 %-ный раствор β -ИУК (опыт)						Дистиллированная вода (контроль)									
	44		45		47		49		51		44		47		49	
	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	инд. меченых клеток, %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	инд. меченых клеток, %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	инд. меченых клеток, %	доверит. интервалы, %	митотич. инд., %	доверит. интервалы, %	инд. меченых клеток, %	доверит. интервалы, %
43	20,1	18,9—21,3	30,0	28,6—31,4	11,5	10,6—12,6	18,0	16,8—19,1	3,4	2,7—3,8	3,4	2,7—3,8	3,4	2,7—3,8	3,4	2,7—3,8
44	22,8	21,6—24,1	39,2	37,8—40,7	9,0	8,1—9,9	26,0	24,7—27,3	3,7	3,1—4,3	3,7	3,1—4,3	3,7	3,1—4,3	3,7	3,1—4,3
45	8,0	7,3—8,9	43,4	41,9—44,8	3,3	2,8—3,9	29,0	27,6—30,0	3,8	3,2—4,4	3,8	3,2—4,4	3,8	3,2—4,4	3,8	3,2—4,4
46	6,7	6,0—7,5	46,1	44,6—47,6	3,0	2,5—3,5	29,0	27,6—30,0	2,6	2,2—3,0	2,6	2,2—3,0	2,6	2,2—3,0	2,6	2,2—3,0
47	2,4	2,0—2,9	35,0	33,4—36,4	2,5	2,1—3,0	27,3	26,4—28,6	2,7	2,3—3,1	2,7	2,3—3,1	2,7	2,3—3,1	2,7	2,3—3,1
48	1,5	1,2—1,9	38,1	36,6—39,5	1,5	1,2—1,9	35,0	33,4—36,4	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8
49	1,3	0,99—1,7	42,3	40,8—43,8	1,7	1,3—2,1	25,0	23,7—26,3	3,9	3,4—4,4	3,9	3,4—4,4	3,9	3,4—4,4	3,9	3,4—4,4
50	2,3	1,9—2,8	34,8	33,4—36,2	2,5	2,1—3,0	21,5	20,3—22,7	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8
51	1,0	0,7—1,3	35,4	33,9—36,8	3,0	2,5—3,5	17,0	15,9—18,1	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8
52	2,3	1,9—2,8	35,1	33,6—36,5	1,7	1,2—1,9	18,5	17,3—19,7	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8
53	0,8	0,55—1,1	37,4	35,9—38,8	1,7	1,2—1,9	18,5	17,3—19,7	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8	2,3	1,9—2,8

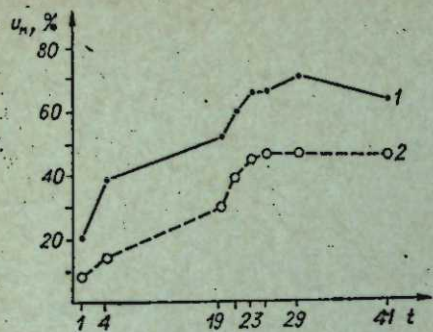


Рис. 1. Нарастание индексов меченых клеток при длительном инкубировании проростков ячменя с H^3 -тимидином в присутствии ИУК (1) и в контроле (2). По оси абсцисс — время (в ч) «насыщения» проростков H^3 -тимидином; по оси ординат — индекс меченых ядер (в %).

течение 49 ч. Проростки помещали на меченую среду через 48 ч после начала замачивания семян, так как именно в это время, судя по кривой митотического индекса, изучаемая популяция находится в стационарном состоянии. Результаты показали, что ИУК увеличивает пролиферативный пул популяции меристематических клеток корешков ячменя; под действием ауксина он увеличивается с 0,55 до 0,79. Кроме того, индекс меченых клеток достигает, по-видимому, своего максимального значения через 25—29 ч в опыте и через 25 ч в контроле.

На основании полученных данных можно рассчитать продолжительность S-периода и митотического цикла для равновесного состояния следующим образом:

$$T_{G_1} + T_{G_2} + T_M = T_c - T_s \quad [11] \text{ и } T_c = \frac{T_s}{I_e} P_c \quad [12],$$

где T_{G_2} — длительность G_2 -периода; T_{G_1} — длительность G_1 -периода; T_M — длительность митоза; T_c — длительность митотического цикла; T_s — длительность S-периода; I_e — индекс меченых клеток при 30-минутной инкубации проростков с H^3 -тимидином; P_c — пролиферативный пул.

Тогда

$$T_c - (T_{G_1} + T_{G_2} + T_M) = \frac{T_s \cdot I_e}{P_c},$$

откуда имеем в опыте

$$T_{c0} = \frac{(T_{G_1} + T_{G_2} + T_M) P_c}{P_c - I_e} = \frac{29 \cdot 0,79}{0,79 - 0,30} = 46 \text{ ч} \quad \text{или}$$

$$\frac{25 \cdot 0,79}{0,79 - 0,30} = 40 \text{ ч},$$

в контроле

$$T_{cк} = \frac{25 \cdot 0,55}{0,55 - 0,18} = 37 \text{ ч}.$$

Для T_s будем иметь

$$T_s = \frac{(T_{G_1} + T_{G_2} + T_M) \cdot I_e}{P_c - I_e},$$

в опыте $T_{s0} = \frac{29 \cdot 0,30}{0,79 - 0,30} = 15 \text{ ч}$, в контроле $T_{sк} = \frac{25 \cdot 0,18}{0,55 - 0,18} = 12 \text{ ч}$.

В следующем эксперименте продолжительность S-периода определяли по кривой меченых митозов. На рис. 2 видно, что минимальное T_{G_1}

в опыте и в контроле одинаково и не превышает 1 ч. В то же время длительность S-периода в опыте равно 14 ч, а в контроле 12 ч.

Длительность митоза была определена радиационным методом: проростки (длина корешков 1,5—2,0 см) облучали на γ -установке в дозе 10 крад и через 10 мин после облучения, а затем каждые 15 мин определяли число делящихся клеток. Все делящиеся клетки исчезали через 55 мин после облучения и в опыте, и в контроле. Таким образом, длительность митоза не превышала 55 мин и не изменялась под влиянием ИУК.

Результаты влияния 0,0005%-ного раствора ИУК на кинетику клеточной пролиферации в меристематической зоне первичных корешков ячменя суммированы в табл. 3.

При прорастании семян ячменя в 0,0005%-ном растворе ИУК наблюдается увеличение числа делящихся клеток, что происходит главным образом за счет увеличения пролиферирующей популяции клеток. Вероятно, это увеличение связано с действием ауксина на клетки, находящиеся в периоде покоя G_0 . Под действием ауксина они переходят из периода G_0 в G_1 . Проллиферативная активность при инкубации проростков в растворах ИУК увеличивалась также в культурах тканей табака [13]. Кроме того, наблюдая увеличение числа делящихся клеток, вызванное низкими концентрациями ауксина, ряд авторов отмечали, что более высокие концентрации этих гормонов ингибируют деление клеток, стимулируют их растяжение (см. [14]).

Однако в некоторых других работах указывается на то, что низкие концентрации ИУК ингибируют выход клеток из G_1 -периода [3], или почти не изменяют количество делящихся клеток [4—6] в меристематической зоне корешков гороха и бобов. Это можно объяснить тем, что в настоящей работе покоящиеся семена замачивали сразу в 0,0005%-ном растворе ИУК и продолжали проращивать в нем до конца опыта, тогда как в названных выше работах раствором ИУК обрабатывали проросшие семена, начиная их обработку примерно через 24 ч после замачивания, т. е. действовали на клетки меристемы, уже вышедшие из состояния покоя.

Особого внимания требует вопрос об изменении длительности митотического цикла и отдельных его периодов в присутствии ИУК. Как было отмечено выше, проводя работу на суспензии клеток мы смогли построить достоверные интервалы, лишь основываясь на методе «фи»

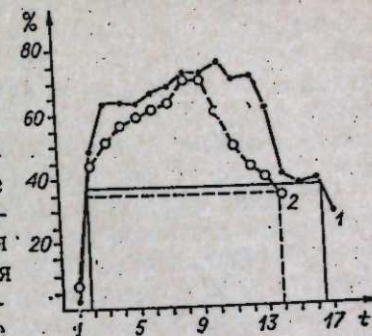


Рис. 2. Изменение процента меченых митозов после 30-минутной инкубации проростков с H^3 -тимидином в присутствии ИУК (1) и в контроле (2). Время от первой фиксации до начала S-периода — длительность G_2 -периода. По оси абсцисс — время после введения H^3 -тимидина (в ч); по оси ординат — относительное число меченых митозов.

Таблица 3

Показатели, характеризующие интенсивность пролиферации в первичных корешках проростков ячменя в присутствии β -ИУК и в контроле

	Индекс меченых клеток, %	Проллиферативный пул, %	Длительность митоза, ч	Длительность S-периода, ч		Длительность G_1 -периода, ч	Длительность G_2 -периода, ч	Длительность митоза, ч
				по кривой меченых митозов	по формулам			
0,0005%-ный раствор ИУК	30	79	40—46	14	15	24—29	1	0,92
H_2O дистиллированная	18	55	37	12	12	23	1	0,92

и не можем сказать, насколько большое значение имеет межгрупповая дисперсия при определении доверительных интервалов. Исходя из этого нельзя утвердительно сказать, достигается ли максимальное значение индекса меченых клеток при длительном насыщении H^3 -тимидином в опыте через 25 или через 29 ч. Однако длительность митотического цикла в любом из этих случаев больше, чем в контроле, следовательно, можно сказать, что ИУК изменяет длительность митотического цикла.

Однако, сравнивая кривые насыщения в работе Скулта [15] с полученными в данной работе, можно отметить некоторые различия между ними. Они возникли за счет того, что в наших кривых насыщения между 4 и 19 ч после введения H^3 -тимидина нет дополнительных точек фиксации. Предположение, что именно в этот период достигается максимум насыщения популяции клеток H^3 -тимидином маловероятно, так как в независимом опыте по определению процента меченых митозов было установлено, что S-период длится около 12 ч в контроле и 14 ч в опыте. Методом расчета по формуле Квастлера также получено, что S-период равен 12 ч в контроле и 15 ч в опыте.

Кроме того, длительность митотического цикла в настоящей работе (46—40 ч в опыте и 37 ч в контроле) несколько отличается от результатов, полученных в работах других авторов — примерно 12—13 ч [15—18]. По-видимому, это различие объясняется тем, что в нашей работе изучалась длительность первого митотического цикла, после выхода меристематических клеток корешка из покоящегося состояния. Длительность митотического цикла и его периодов в дальнейших делениях клеток проростков, видимо, значительно короче.

Таким образом, полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют в пользу того, что повышение частоты мутаций при совместном использовании химических мутагенов и растворов ИУК в низких концентрациях происходит в результате повышения пролиферативной активности, т. е. увеличения числа клеток-мишеней, а также за счет изменения длительности S-периода, т. е. по-видимому, происходит изменение времени контакта мутагена с неспаренными основаниями ДНК. Но известно, что некоторые мутагены (например, гидроксилламин) реагируют лишь с основаниями реплицирующихся участков ДНК, для ряда других (ЭМС, этиленмин) S-период оказывается более чувствительным.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Тарасенко Н. Д. 1970. Синтез ДНК в клетках зародышей прорастающих семян ячменя и пшеницы при воздействии химическими мутагенами.— Генетика, 6, 1, 36—41.
2. Тарасенко Н. Д. 1971. Повышение мутагенной эффективности ЭМС и нитрозогуанидина под влиянием фитогормонов при воздействии на частично синхронизированные проростки ячменя.— Докл. АН СССР, 196, 6, 1456—1459.
3. Van't Hof J. 1968. The action IAA and kinetin on the mitotic cycle of proliferation and stationary phase of excised root meristems.— Exptl. Cell Res., 51, 167—176.
4. Davidson D., MacLead R. D. 1966. Changes in mitotic index in roots of *Vicia faba*. Antagonistic effects of colchicine and IAA.— Chromosoma, 18, 3, 421.
5. Webster P. D., Davidson D. 1969. Changes in the duration of the mitotic cycle induced by colchicine and indol-3-yl-acetic acid in *Vicia faba* roots.— J. Exptl. Bot. 3, 671.
6. MacLead R. D. 1973. The response of root meristems to colchicine and indol-3-yl-acetic acid in *Vicia faba* L.— Ann. Bot., 37, 687—697.
7. Иорданский А. Б. 1964. Межхроматидные обмены в хромосомах бобов.— Цитология, 6, 6, 738—741.
8. Ерохина И. Л. 1968. Пролиферация и синтез ДНК на ранних стадиях развития миокарда.— Цитология, 10, 2, 162—172.

9. Урбах В. Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М, «Наука».
10. Kisielleski W. E., Baserga R., Lisko H. 1961. Tritiated thymidine and the study of tumors.— Atompraxis, 7, 3, 81—85.
11. Baserga R., Wiebel F. 1969. The cell cycle of mammalian cells.— Int. Rev. of Exp. Path., 7, 1—30.
12. Quastler H., Sherman F. G. 1959. Cell population kinetics in the intestinal epithelium of the mouse.— Exptl. Cell Res., 17, 3, 525—534.
13. Буренкова Е. Ф., Гамбург К. З., Ошарова Л. М. 1969. Зависимость размножения клеток к культуре ткани табака от концентрации ауксина.— Информационный бюлл. Вып. 5. Иркутск, с. 30—31.
14. Key J. L. 1969. Hormones and nucleic acid metabolism.— Annual Rev. of Plant Physiol., 20, 449—474.
15. Skult H. 1969. Growth and cell population kinetics of tritiated thymidine labelled roots of diploid and autotetraploid barley.— Acta Acad. Aboens., ser. B. 29, 1, 1—15.
16. Kusanagi A. 1966. Rate of DNA replication in the DNA synthetic period of the barley chromosomes.— Chromosoma, 20, 1, 125—132.
17. Sarma N. P. 1971. Cell cycle time and duration of S-phase in barley.— Curr. Sci. (India), 40, 22, 595.
18. Swetlinska Z. 1971. The pattern of DNA replication in barley chromosomes.— Gen. Polonica, 12, 3, 275—279.

G. N. Kiseleva

EFFECT OF IAA ON PROLIFERATIVE ACTIVITY AND PARAMETERS OF THE MITOTIC CYCLE IN BARLEY SEEDLINGS

The meristematic cells of primary barley rootlets were treated with different concentrations of β -IAA. It was found that peak of mitotic activity was attained with IAA at the concentration of 0,0005%. For this reason, IAA at the proliferative activity and duration of the mitotic cycle and of its periods in barley seedlings. The autoradiographic method was used in this investigation. It was demonstrated that the proliferative activity of treated barley tissues increases under the effect of IAA (proliferative pool in the experiment 0,79 and 0,55 in controls). The duration of the synthetic period was determined by two independent methods: on the basis of the saturation curve during prolonged incubation of seedlings with 3H -thymidine and on the basis of the curve of labelled mitoses. In both cases similar results were obtained. The length of the synthetic period was prolonged by 3 hours in the experiment (experiment—15 hours, control—12 hours). The mitotic cycle was also prolonged under the effect of IAA.

УДК 575.113 : 599.323.4

Р. И. САЛГАНИК, Н. А. СОЛОВЬЕВА

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ГАЛАКТОЗЕМИЯ У КРЫС

В популяции крыс обнаружена гетерогенность по чувствительности животных к «галактоземическому» эффекту галактозы. Путем инбридинга крайних по чувствительности особей были получены сублинии животных, высокочувствительных и устойчивых к повреждающему действию галактозы. Оказалось, что у животных сублинии, чувствительной к галактозе, спонтанно возникает ряд признаков, характерных для галактоземии: катаракты и другие патологические изменения хрусталика, увеличение веса печени достоверно выше, чем у животных сублинии, устойчивой к галактозе. Активность галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в гемолизате крови и в печени этих животных резко снижена, по сравнению с животными устойчивой к галактозе сублинии.

Ранее нами было установлено, что при скормливания крысам богатого галактозой рациона в течение 7—15 дней в печени животных наблюдается последовательная индукция ферментов утилизации га-

лактозы. При этом вначале повышается активность галактокиназы (К. Ф. 2.7.1.6), затем галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы (К. Ф. 2.7.7.12) и в последнюю очередь активность уридиндифосфатгалактозо-4-эпимеразы (К. Ф. 5.1.3.2). Если продолжать введение животным галактозы, то индукция указанных ферментов сменяется падением их активности до исходного уровня и ниже [1]. На фоне нарушения способности к индукции ферментов, превращающих галактозу в глюкозу, у крыс развиваются признаки галактоземии — катаракты, увеличение печени и лимфоидных органов, задержка роста [1—3]. В популяции крыс наблюдается гетерогенность животных по чувствительности к индукционному и соответственно «галактоземическому» эффекту галактозы. Так, у части крыс признаки галактоземии развивались быстро — на 8—12-й день после начала кормления богатым галактозой рационом. У другой же части подопытных животных они появлялись только через месяц и более. У остальных крыс признаки галактоземии развивались в различные сроки между этими крайними точками.

В настоящей работе путем инбридинга крайних по чувствительности особей были получены сублинии животных, высокочувствительных к повреждающему действию галактозы и устойчивых к «галактоземическому» эффекту этого субстрата. Оказалось, что у животных сублинии, чувствительной к галактозе, признаки галактоземии развиваются спонтанно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали полтора- и трехмесячных крыс линии Вистар весом 70—80 и 180—200 г соответственно. Крысам скормливали стандартный лабораторный рацион либо такой же с добавлением 40% галактозы. Путем отбора и инбридинга, как это будет описано далее, была получена сублиния крыс с признаками галактоземии. Активность галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в гемолизате крови определяли по Бойтлеру [4]. Далее для краткости будем именовать этот фермент трансферазой. Содержание белка в ткани определяли по Лоури с соавт. [5]. Исследование изменений в глазах крыс проводили с помощью офтальмоскопа марки ЭО-61.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Трехмесячные крысы (50 самок и 50 самцов) были помещены на полтора месяца на рацион, богатый галактозой. В результате у животных развивались катаракты и иные признаки галактоземии. У части крыс катаракты развивались быстро и появлялись уже на 17—19-й день, тогда как у некоторых особей они обнаруживались только через 40—44 дня. Были ссажены для скрещивания самки и самцы, у которых катаракты развивались в самые ранние сроки (далее они именуется чувствительными к галактозе). Отдельно ссаживали самок и самцов, у которых катаракты развивались в наиболее поздние сроки (устойчивые к галактозе). Полученное от этих родителей потомство (F_1) исследовали на чувствительность к галактозе, помещая 40-дневных крысят на богатую галактозой диету. Из рисунка 1, б, видно, что у потомков чувствительных к галактозе родителей катаракты появлялись с 9 по 19-й день, а у потомков устойчивых к галактозе родителей — с 25 по 33-й день. В исходной неотобранной популяции крыс (см. рис. 1, а) у животных того же возраста катаракты развивались с 14 по 27-й день. Различий между самками и самцами по срокам возникновения катаракт не наблюдалось. Далее спаривали братьев и сестер первого поколения, у которых катаракты развивались в наиболее ранние сроки, и отдельно — из потомства устойчивых к галактозе родителей, у кото-

рых катаракты развивались в наиболее поздние сроки. Такой отбор и инбридинг продолжали до 5-го поколения. Дальнейшее испытание скормливанием богатого галактозой рациона не проводили, однако продолжали тесный инбридинг потомков чувствительных и устойчивых к галактозе крыс. К настоящему времени получено 11 поколений таких животных.

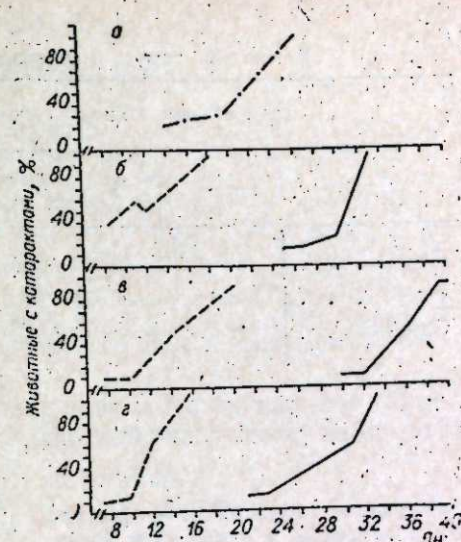
Следует отметить, что в сроках образования катаракт при продолжающемся инбридинге не происходило существенных сдвигов. Это видно из сравнения F_1 , F_2 и F_4 (см. рис. 1, б, в, г). Мы обнаружили, что у потомков животных, чувствительных к галактозе, наблюдается ряд признаков галактоземии, возникающих спонтанно, без какой-либо нагрузки галактозой. Так, офтальмоскопическое исследование глаз взрослых крыс показало, что у 92% животных чувствительной к галактозе сублинии наблюдались патологические изменения в хрусталике (полные катаракты, облачковидные помутнения, точки и штрихи на хрусталике, уплотнение центра хрусталика, о чем свидетельствует появление «пузырька» и шагреновности при офтальмоскопии) (табл. 1). Лишь у 15% устойчивых в галактозе животных наблюдались «пузырьки» и шагреновность.

Из числа иных патологических изменений, характерных для галактоземии [6], у крыс чувствительной к галактозе сублинии имело место достоверное увеличение веса печени, зобной железы и селезенки (табл. 2).

Исследование высшей нервной деятельности показало, что у чувствительных к галактозе животных способность к долговременному хранению навыков снижается по сравнению с устойчивыми к галактозе крысами [7].

Как и у детей-галактоземиков, у крыс чувствительной к галактозе сублинии повышено содержание галактозы в крови.

Известно, что у детей с наследственной галактоземией превращение галактозы нарушено из-за резко сниженной активности трансферазы в гемолизате крови и, вероятно, в печени [8]. Оказалось, что у крыс суб-



Развитие катаракт у крыс исходной популяции (а) и у потомков чувствительных и устойчивых к галактозе крыс первого (б), второго (в) и четвертого (г) поколений.

В каждой исследованной группе 10—12 животных. — — — животные исходной популяции; — — — потомки чувствительных к галактозе животных; — — — потомки устойчивых к галактозе животных.

Таблица 1

Изменения в глазах у взрослых крыс (F_5 — F_9)

Сублинии	Число и пол крыс	Катаракта	«Пузырек» при офтальмоскопии	Неровный рефлекс со дна глаза (шагреновность)	Животные с изменениями в глазах, %
Устойчивые к галактозе	160 (♀)	0	1	26	14,8
	110 (♂)	1	0	12	
Чувствительные к галактозе	219 (♀)	34	111	63	92,2
	218 (♂)	32	99	64	

Таблица 2

Вес печени, тимуса и селезенки у крыс в возрасте 5—6 месяцев

Орган	Устойчивые к галактозе крысы		Чувствительные к галактозе крысы		Достоверность различия
	число	вес, мг на 100 г веса тела	число	вес, мг на 100 г веса тела	
Печень	12	2005,7±62,5	14	2638,5±182,4	$p < 0,01$
Тимус	16	82,7±9,1	18	135,8±11,1	$p < 0,001$
Селезенка	12	123,7±21,2	14	180,3±19,8	$p \geq 0,05$

линии, чувствительной к галактозе, активность трансферазы в гемоллизате крови резко снижается по сравнению с животными устойчивой к галактозе сублинии (табл. 3). В печени чувствительных к галактозе животных активность трансферазы также снижена по сравнению с устойчивыми. Совпадение в снижении активности трансферазы в гемоллизате крови при наследственной галактоземии человека и экспериментальной наследственной галактоземии у крыс представляется весьма знаменательным и указывает, возможно, на более глубокое сходство в патогенезе этих процессов.

Таблица 3

Активность галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в гемоллизате крови крыс

Сублинии	Активность трансферазы, мкммоли НАДФН на мг белка в ч	Достоверность различия
Устойчивая к галактозе	104,49±10,38 (12)	$p < 0,001$
Чувствительная к галактозе	7,08±1,104 (13)	

Примечание. В скобках указано число животных.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Salganik R. I., Solovyeva N. A., Drevich V. F. 1971. Abstr. of the 7th FEBS meeting (Bulgaria), 129.
2. Салганик Р. И., Соловьева Н. А., Древич В. Ф. 1973. Индукция ферментов, превращающих галактозу в глюкозу, в печени животных под действием галактозы.— Докл. АН СССР, 209, 2.
3. Салганик Р. И., Соловьева Н. А. 1972. Индукция галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в печени крыс под действием галактозы и экспериментальная галактоземия.— Вопр. мед. химии, 18, 4, 72.
4. Beutler E. J., Baluda M. C. 1966. A simple spot screening test for galactosemia.— J. Lab. clin. med., 68, 1, 137.
5. Lowry O. H., Rosenbrough N., Farr A. L., Randell R. F. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent.— J. biol. Chem., 193, 265.
6. Sorsby A. 1970. Ophthalmic genetics. London, Butterworths, 194.
7. Елисева А. Г., Соловьева Н. А., Морозкова Т. С. 1975. Исследование высшей нервной деятельности крыс, обладающих признаками наследственной галактоземии.— Генетика XI, 5, 72.
8. Isselbacher K. Y., Anderson E. P., Kurachashi K., Kalckar H. M. 1956. Congenital galactosemia: a single enzymatic block in galactose metabolism.— Science, 123, 635.

R. I. Salganik, N. A. Solovyeva

HEREDITARY GALACTOSEMIA OF RATS

Individuals with increased susceptibility to galactose were found in a population of Wistar rats, cataracts appeared in these rats after 17—19 days of feeding with galactose-rich diet. A part of this population was resistant to the galactosemic effect of galactose and in these animals cataracts developed only 40—44 days after the beginning of galactose feeding. By inbreeding individuals extremely susceptible to galactose and those resistant two substrains of rats were obtained. It was found that in the rats of the galactose-susceptible substrain a number of features of galactosemia develop spontaneously, and these features are inheritable. The activities of galactose-1-phosphaturidiltransferase in blood hemolysates and liver of these animals were much lower, than in rats of the galactose-resistant substrain resembling the changes of the enzyme activity characteristic of human galactosemia.

УДК 59.036.1+591.2+591.143.3

В. Ф. АЛЬТЕРГОТ, В. З. РОГИНСКИЙ

ЯВЛЕНИЕ ВТОРИЧНОГО ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У ПШЕНИЦЫ, ПОРАЖЕННОЙ КОРНЕВОЙ ГНИЛЬЮ

В опыте с искусственным заражением пшеницы Мильтурум 553 конидиями *Helminthosporium sativum* P. K. et V. в условиях жаркого лета обнаружено массовое образование вторичных осенних побегов.

Явление вторичного осеннего роста — одна из реакций растения на повреждение температурными экстремами — неоднократно описывалось в литературе [1—3]. Длительное торможение роста в засушливое жаркое лето, накопление легко реутилизируемых катаболитов создают в последующем условия возникновения вторичной меристемы и побегообразования.

Мы наблюдали это явление в опытах при изучении физиологии яровой пшеницы, пораженной корневой гнилью (*Helminthosporium sativum* P. K. et V.).

Вегетационно-полевой опыт был заложен в семилитровых сосудах без дна, закопанных в траншеи и наполненных целинной почвой, свободной от конидий изучаемого патогена; методика закладки опытов аналогична опубликованной [4, 5]. Откалиброванные семена пшеницы Мильтурум 553 (Кулундинская репродукция, 1973 г.) после поверхностной стерилизации (по С. И. Радченко) высевались на глубину 5 см по 40 штук в сосуд. Для инокуляции использовалась смесь конидий (1:1) двух сибирских штаммов, различных по культуральным признакам. Инфекционная нагрузка составляла 220—240 конидий патогена на 1 г воздушно-сухой почвы, что не превышает обычного его содержания в почвах Западной Сибири. Растения в процессе роста подвергались действию естественных условий освещения и увлажнения.

Контрольные (I, III) и опытные (II, IV) сосуды размещались на подпочве с обычным (I, II) и повышенным (II, IV) уплотнением. Это позволило в III, IV вариантах через ухудшение роста, водного и минерального питания корней получить более напряженный гидротермический режим почвы, приближающийся к условиям засушливой степи (рис. 1).

Вегетационный период 1974 г. характеризовался наличием засухи южного типа, при которой обезвоживание почвы сопровождается повышенными температурами почвы и воздуха [6, 7]. В нашем опыте к

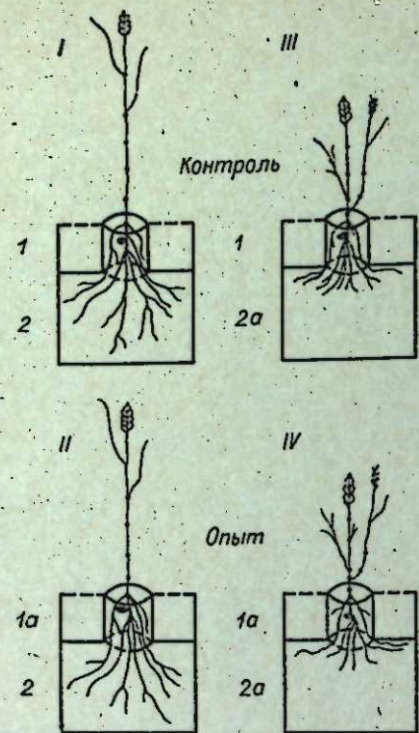


Рис. 1. Схема опыта.

1 — почва без инфекции; 1а — почва с *H. sativum*; 2 — подпочва без уплотнения; 2а — подпочва с уплотнением.

периоду выхода растений в трубку почва в сосудах не имела запасов влаги, доступной растению. Температурный режим почвы и воздуха показывает (рис. 2), что наименьшая напряженность термического фактора совпадала с критическим периодом развития растений [8, 9].

Начиная с фазы кущения, у растений III и IV вариантов наблюдалось торможение роста вплоть до его остановки в фазу выхода в трубку. После значительного снижения температуры (8—20/VI 1974 г.) и выпадения осадков на них начали образовываться побеги вторичного роста. Растения в этих вариантах к концу вегетации были на 45—50% меньшими по сравнению с вариантами I, II. Как больные, так и здоровые растения на неуплотненной подпочве, т. е. в более благоприятных гидротермических условиях, вторичного роста не дали.

Вариант IV показал, что патоген в количестве 220—240 конидий на 1 г сухой почвы может значительно усиливать повреждающее действие температурного фактора (в сравнении с вариантом III), в частности способствовать усилению вторичного побегообразования. Так, число побегов вторичного роста составило (в шт. на 1000 растений): в варианте III (контроль) 145,6; в варианте IV (инфекционный фон) 352,2; процент к контролю составил 242.

У контрольных растений (III) преобладали более развитые вторичные побеги (фазы трубкования и колошения), а у пораженных — молодые (2—4 листа) (рис. 3).

Количественные и качественные различия вторичного роста на уплотненной подпочве между контрольными (III) и опытными (IV) растениями, по-видимому, свидетельствуют о более глубоких структурно-функциональных нарушениях при одновременном поражении пшеницы корневой гнилью и засухой южного типа. Ранее отмечалось, что пора-



Рис. 2. Среднедневные температуры воздуха и почвы (замеры в 10—12 и 16—18 ч) в период вегетации: сев 27/IV 1974 г.

1 — воздух на уровне верхних листьев; 2 — почва на глубине 8 см при повышенном уплотнении подпочвенного горизонта; 3 — то же при нормальной плотности подпочвы. Фазы: I — всходы, II — кущение, III — трубкование, IV — колошение, V — цветение.

жение пшеницы корневой гнилью проявляется в торможении роста, нарушении азотного и водного обмена [4, 5]. Аналогичные нарушения сопровождаются повреждением растений жарой, южной засухой [10, 11]. В первом случае узловым моментом поражения является воздействие экзотоксина патогена, а во втором — «эндотоксинов», возникающих при нарушении азотного обмена.

Столь значительная разница как в числе; так и в возрастной структуре вторичных побегов, по-видимому, объясняется тем, что пораженные грибом растения имели еще и более слабое апикальное доминирование, не исключавшее возможности закладки новых побегов. В контроле (III) заложение побегов вторичного роста приурочено к четвертому — пятому (счит от колоса) междоузлию, а у пораженных — к третьему — пятому.

Это объясняется, с одной стороны, различиями в характере апикального доминирования больных и здоровых материнских растений, с другой — тем, что вторичный рост требует наличия свободных фондов метаболитов, которые возникают в процессе распада более старых структур [12], т. е. чем глубже распад, тем шире возможности для побегообразования. Отсутствие вторичных побегов на фоне нормального уплотнения подпочвы (варианты I, II) в более мягких гидротермических условиях указывает на меньшее повреждение и отсутствие такого фонда метаболитов.

Нам представляется, что синергическое действие на пшеницу корневой гнили и засухи южного типа имеет в своей основе поражение одних и тех же функций, а это позволяет предположить наличие сопряженной устойчивости к этим неблагоприятным воздействиям. Последнее немаловажно в изучении этиологии болезни и делает возможной разработку физиологических моделей форм, одновременно устойчивых к корневой гнили и засухе южного типа.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Сибирский НИИ химизации
сельского хозяйства СО ВАСХНИЛ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф. 1961. Функциональное заболевание тепличных томатов в весенне-летний период при многодневном перегреве надземных органов. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 6, 84—98.
2. Альтергот В. Ф. 1965. Значение роста в обращении нарушенного высокой температурой обмена вещества растений. — В сб.: Новые полезные растения Сибири, пературой обмена вещества растений. — СО АН СССР, с. 108—134.
3. Альтергот В. Ф., Волгина К. П. 1970. Структурные и функциональные особенности ускоренно растущего побега. — Физиол. раст., 17, вып. 2, с. 377—384.
4. Рогинский В. З., Башмаков Р. А. 1974. К вопросу о физиологии яровой пшеницы, пораженной обыкновенной корневой гнилью. — Сиб. вестник с.-х. науки, № 3, с. 59—62.
5. Рогинский В. З., Пеккер Е. Г., Башмаков Р. А., Рогинская В. А. 1974. Физиология поражения яровой пшеницы корневой гнилью (*Helminthosporium sativum* P. K. et. V.). — Сиб. вестник с.-х. науки, № 6.

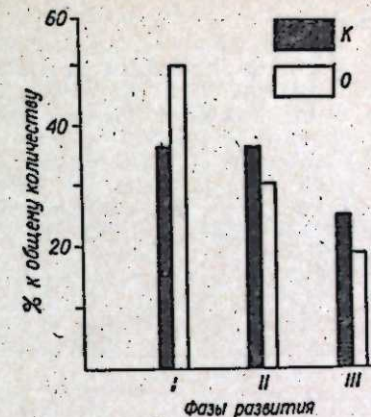


Рис. 3. Возрастное соотношение побегов вторичного роста у контрольных (К) и пораженных *H. sativum* (О) растений пшеницы. Фазы: I — 2—4-го листа, II — трубкование, III — колошение.

6. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. 1973. Роль повышенной температуры в комплексном действии засухи на растение.— В сб.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, «Наука», с. 128—150.
7. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. 1974. Тепловое повреждение растений в условиях достаточного водообеспечения.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, 43—50.
8. Сказкин Ф. Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л., «Наука», с. 3—120.
9. Куперман Ф. М. 1969. Физиология устойчивости пшеницы.— В кн.: Физиология с.-х. растений, т. IV. Изд. МГУ, с. 456—468.
10. Альтергот В. Ф. 1963. Действие повышенных температур на растения.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, с. 57—73.
11. Altergott V. F. 1967. Biochemical Mechanisms of the Death of Plant and their Tolerance and Adaptation to High Temperature in Natural Conditions. The Cell and Environmental Temperature.— Proc. of the Intern. Symp. of Cytology. Pergamon Press, p. 275—282.
12. Альтергот В. Ф. 1973. Становление функциональной жароустойчивости растений.— В сб.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, «Наука», с. 171—187.

V. F. Altergott, V. Z. Roginsky

FORMATION OF SECONDARY SHOOTS IN WHEAT INFECTED WITH ROOT ROT

A mass formation of secondary autumn shoots was registered in wheat *Milturum* 553 infected experimentally with conidia *Helminthosporium sativum* P. K. et B. in a hot summer.

УДК 631.46.52

И. С. РОДЫНЮК, Л. Ю. КОСИНОВА

ОБРАЗОВАНИЕ ГЕТЕРОАУКСИНА И АУКСИНОПОДОБНЫХ ВЕЩЕСТВ СИМБИОТИЧЕСКИМИ БАКТЕРИЯМИ ОСОКИ БЕЗЖИЛКОВОЙ

Изучена способность 7 штаммов симбиотических бактерий осоки безжилковой к синтезу гетероауксина и ауксиноподобных веществ (АПВ). Установлено, что исследуемые бактерии аналогично *Rhizobium* синтезируют ауксины только при добавлении в среду триптофана. Образование гетероауксина и АПВ зависит от штаммовых особенностей бактерий. Активные АПВ синтезируются на органической среде в больших количествах, чем на синтетической среде.

В исследованиях процесса образования клубеньков на корнях бобовых растений установлено, что существенная роль в инфицировании растений принадлежит гетероауксину. Последний образуется клубеньковыми бактериями из триптофана, выделяемого корнями бобовых растений [1—4]. Увеличение концентрации гетероауксина до определенного предела в зоне корня стимулирует процесс инфицирования [5—7]. Эти данные позволяют считать, что указанное ростовое вещество занимает важное место в установлении симбиотических взаимоотношений уже на самых ранних этапах их реализации. Вероятно, не менее важна роль этого вещества и в процессе формирования клубеньков. На это указывает усиленный синтез гетероауксина в клубеньках [8].

Следовательно, способность клубеньковых бактерий к синтезу гетероауксина обуславливает процессы инфицирования и формирования клубеньков. Среди продуктов метаболизма клубеньковых бактерий обнаружены и другие биологически активные ауксиноподобные вещества (АПВ), которые наряду с гетероауксином могут определять симбиотический характер взаимоотношений между бактериями и растениями [9—11].

Способность к синтезу таких важных ростовых веществ, как ауксины, у симбиотических бактерий бобовых растений не исследована. Установление этой способности у данных микроорганизмов явилось бы подтверждением того, что ауксины действительно занимают важное место в симбиозе микроорганизмов и высших растений.

Объектом исследования служили бактерии, выделенные из корневых клубеньков осоки безжилковой (*Carex enervis* С. А. Mey). В число их входили 2 штамма, близких по своим свойствам к *Rhizobium* (1007 и 1091), 2 штамма *Bacillus* (1089 и 1090) и 3 штамма *Pseudomonas* (1075, 1076 и 1084).

Способность к образованию гетероауксина и АПВ у симбиотических бактерий осоки безжилковой устанавливалась на гороховом отваре и синтетической среде Фреда. Начальный pH сред равнялся 7,0. В качестве предшественника гетероауксина добавляли L-триптофан в количестве 0,05%. Контролем служила среда без триптофана.

После выращивания бактерий в течение 9 суток биомассу отделяли центрифугированием при 14 000 об/мин. Супернатант экстрагировали дважды серным эфиром, подкисленным 2%-ным раствором HCl. Экстракты собирали в фарфоровую чашку и подкисленным выпариванию током холодного воздуха. После испарения эфира полученный осадок растворяли в спирте. Экстракты разгоняли восходящим током на бумаге Ленинградской № 2 марки «С» в системе бутылочный спирт—вода—аммиак (10:1:1) в течение 24 ч. Идентифицировали гетероауксин путем обработки хроматограмм реактивом Сальковского в модификации Гордона и Вебера [12], а также путем вычисления Rf и сравнения с контрольными хроматограммами, на которые наносили стандартный раствор гетероауксина.

Содержание гетероауксина определяли сравнением по величине пятен исследуемых образцов с пятнами стандартной кривой, построенной по следующим концентрациям гетероауксина: 1, 2, 4, 5, 10, 15 и 20 мкг/мл.

Биологическую активность продуцируемых бактериями гетероауксина и АПВ определяли методом Бояркина на колеоптилях пшеницы [13]. Длину колеоптилей пшеницы измеряли с помощью клиновидного масштаба [14]. Результаты определений подвергались статистической обработке.

Изучение способности симбиотических бактерий осоки безжилковой к синтезу гетероауксина показало, что эти микроорганизмы аналогично клубеньковым бактериям бобовых растений продуцируют гетероауксин только в присутствии триптофана. Данные о накоплении гетероауксина исследуемыми штаммами на органической и синтетической средах представлены в табл. 1. Образование гетероауксина симбиотическими бактериями на обеих средах происходит с одинаковой продуктивностью. Это свидетельствует о том, что в данных условиях образование гетероауксина зависит в основном от штаммовых особенностей исследуемых культур. Наибольшее количество гетероауксина образуют *Pseudomonas* — штаммы 1076 и 1084. Из двух штаммов *Bacillus* только штамм 1089 образует следы гетероауксина на среде Фреда. Способность к образованию гетероауксина у штаммов 1077 и 1091, близких к *Rhizobium*, в условиях данных сред установить не удалось.

Симбиотические бактерии осоки кроме гетероауксина синтезируют некоторое количество ауксиноподобных веществ (табл. 2). Так, в элюатах участка хроматограммы с Rf, равным 0—0,25, у штаммов 1075, 1077 и 1084, выращенных на гороховой среде, выявляются вещества, стимулирующие рост колеоптилей пшеницы. В условиях синтетической среды Фреда таким свойством обладает лишь элюат штамма 1075. У штамма 1077 в условиях органической среды, штамма 1084 на синтетической среде и штамма 1075 на обеих средах элюаты зоны с Rf=0,50—0,81 обладали стимулирующими свойствами. Штамм 1076, как в условиях гороховой среды, так и на среде Фреда образовывал биологически ак-

Таблица 1
Образование гетероауксина симбиотическими бактериями осоки безжилковой ($n=5$;
 $t_t=2,78$ при $p=0,95$)

Штамм	Органическая среда			Синтетическая среда		
	колич. гетеро- ауксина, мкг/100 мл	биологическая активность		колич. гетеро- ауксина, мкг/100 мл	биологическая активность	
		$M \pm m$	t_x		$M \pm m$	t_x
1075	>1	2,40±0,03	1,33	>1	3,32±0,07	1,28
1076	3	2,47±0,02	3,66	4	4,14±0,19	4,84
1077	0	2,29±0,03	1,89	0	3,31±0,08	1,12
1084	2	2,40±0,02	1,33	2	3,95±0,23	3,17
1089	0	2,27±0,07	1,28	>1	3,38±0,06	2,28
1090	0	2,30±0,05	1,20	0	3,29±0,05	1,16
1091	0	2,32±0,06	0,66	0	3,30±0,09	0,88

Примечание. $M \pm m$ — средняя длина coleoptилей пшеницы, см.

тивное ауксиноподобное вещество, имеющее на хроматограмме значение $Rf=0,81-1,0$. Под действием элюата штамма 1084 зоны с этим значением Rf прирост coleoptилей пшеницы наблюдался только в случае выращивания на синтетической среде.

Элюат штамма 1091 в зоне с $Rf=0-0,25$, элюаты штаммов 1076, 1089, 1090 и 1091 в зоне с $Rf=0,50-0,81$, а также штаммов 1075 и 1077 в зоне с $Rf=0,81-1,0$ вызывали задержку прироста coleoptилей пшеницы, что указывает на наличие в них веществ, ингибирующих рост. Под действием элюатов соответствующих зон хроматограмм остальных исследуемых штаммов достоверных изменений прироста coleoptилей пшеницы не обнаружено.

Наиболее активны в образовании стимулирующих рост АПВ штаммы *Pseudomonas* и бактерий, близких к *Rhizobium*.

Если на синтез гетероауксина симбиотическими бактериями осоки состав среды не оказывал заметного влияния, то образование ими АПВ на органической и синтетической средах существенно различается. Во-первых, на органической среде исследуемые бактерии продуцируют вообще больше биологически активных АПВ, чем на синтетической среде. Во-вторых, только на органической среде образуются вещества, инги-

Таблица 2

Биологическая активность АПВ, синтезируемых симбиотическими бактериями ($n=5$)

Штамм	Органическая среда						Синтетическая среда					
	$Rf=0-0,25$		$Rf=0,5-0,8$		$Rf=0,8-1,0$		$Rf=0-0,25$		$Rf=0,5-0,8$		$Rf=0,8-1,0$	
	M	t_x	M	t_x	M	t_x	M	t_x	M	t_x	M	t_x
1075	2,59	3,48 ⁺	2,88	3,25 ⁺	2,02	6,66 ⁻	4,02	3,17 ⁺	3,65	4,34 ⁺	3,41	1,65
1076	2,21	2,67	2,11	4,54 ⁻	2,67	4,18 ⁺	3,13	0,78	3,17	0,81	3,93	4,35 ⁺
1077	2,66	3,15 ⁺	2,48	4,00 ⁺	2,04	3,85 ⁻	3,19	0,49	3,35	1,49	3,26	0,41
1084	2,73	9,74 ⁺	2,61	2,50	2,38	0,12	3,40	2,57	4,14	5,10 ⁺	3,89	4,46 ⁺
1089	2,25	1,57	2,11	6,09 ⁻	2,52	1,14	3,36	1,79	3,90	2,42	3,42	2,08
1090	2,51	1,67	2,18	3,00 ⁻	2,36	0	3,25	0,37	3,13	1,03	3,59	2,40
1091	2,19	2,83 ⁻	2,23	2,83 ⁻	2,42	0,46	3,35	1,49	3,80	2,30	3,23	0,10

Примечания: M — средняя длина coleoptилей пшеницы, см; ⁺ — достоверная стимуляция роста; ⁻ — достоверное угнетение роста.

бирующие рост coleoptилей пшеницы. Вместе с тем влияние состава среды на синтез АПВ для разных штаммов различно. Так, состав среды не влияет на образование АПВ штаммами псевдомонасов 1075 и 1076. В то же время состав среды определяет активность образования этих веществ бактериями, близкими к *Rhizobium*, которая полностью отсутствует у этих микроорганизмов на синтетической среде.

Таким образом, синтез АПВ симбиотическими бактериями осоки безжилковой протекает значительно активнее на органической среде, условия которой близки к условиям внутри клубеньков, что позволяет предполагать проявление этой способности в условиях симбиоза.

Наличие в составе АПВ веществ, стимулирующих или ингибирующих рост, также дает возможность предполагать участие этих микроорганизмов в процессе формирования клубеньков осоки и в процессе роста и развития макросимбионта.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21/XII 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Thimann K. V. 1936. On the physiology of the formation of nodules on legume roots.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 22, 511—514.
2. Kefford N. P., Brocwell J., Zwar I. A. 1960. The symbiotic synthesis of auxin by legumes and nodule bacteria and its role in nodule development.— Austral. J. Biol. Sci., 13, 456—467.
3. Oplistilova K., Vancura V. 1963. Rustove aktivni latky v kulture bacterii rodu *Rhizobium*.— Rostl. vyroba, 9, 734—738.
4. Шемаханова Н. М., Олейников Р. Р. 1970. К вопросу об активных и вирулентных штаммах клубеньковых бактерий.— В кн.: Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М., Изд-во МГУ, 97—103.
5. Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян Н. А., Каладжян Н. Л. 1961. Влияние гиббереллина и гетероауксина на рост бобовых растений и образование клубеньков.— Изв. АН АрмССР, 14, 25—38.
6. Шильникова В. К., Тагнев В. Д. 1969. Влияние гетероауксина на инокуляцию и симбиотическую азотфиксацию бобовых.— Сельскохозяйственная биология, 4, 255—260.
7. Сабельникова В. И., Жижина А. С., Волоскова М. М. 1971. Влияние ростовых веществ на инфицирование бобовых клубеньковыми бактериями.— Изв. АН МолдССР. Сер. биол. и хим. наук, № 3, 48—51.
8. Pate J. 1958. Studies of growth substances of legume nodules using paper chromatography.— Austral. J. Biol. Sci., 11, 516—528.
9. Чайлахян М. Х., Меграбян А. А., Карапетян Н. А., Каладжян Н. Л. 1965. Ростовые вещества в выделениях клубеньковых бактерий.— Докл. АН АрмССР, 40, 307—314.
10. Каладжян Н. Л. 1970. Образование физиологически активных веществ клубеньковыми бактериями и их влияние на высшие растения. Автореф. канд. дисс. Ереван, 33 с.
11. Таркишвили Д. В. 1971. Синтез ростовых веществ типа ауксинов и гиббереллинов клубеньковыми бактериями различной эффективности.— Сообщ. АН ГрузССР, 64, 713—716.
12. Полевой В. В. 1959. Современные представления о механизме действия ауксинов.— В кн.: Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений. Л., Изд-во АН СССР, с. 39—53.
13. Бояркин А. Н. 1966. Метод количественного определения активности ростовых веществ.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М., «Наука», с. 13—15.
14. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. 1959. Биологические методы исследования ростовых веществ у растений.— В кн.: Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений. Л., Изд-во АН СССР, с. 106—115.

I. S. Rodinyuk, L. Yu. Kosinova
**FORMATION OF HETEROAUXIN
 AND AUXIN-LIKE SUBSTANCES
 BY SYMBIOTIC BACTERIA OF CAREX ENERVIS C. A. M.**

The ability of 7 symbiotic bacteria strains of *Carex enervis* has been studied to the synthesis of heteroauxin and auxin-like substances (ALS). It was determined, that bacteria under investigation synthesize auxins like *Rhizobium* only in adding the tryptophan to the medium. Synthesis of heteroauxin and ALS depends on strain features of bacteria. Active ALS are formed in organic media in greater amounts, as compared to synthetic media.

УДК 612.118.24

Я. И. ПУХОВА, И. И. ГИТЕЛЬЗОН, Н. А. ТЕРСКОВ

**О РОЛИ АУТОИММУННЫХ РЕАКЦИЙ
 В МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ
 КОБАЛЬТА НА ЭРИТРОПОЭЗ**

В работе показано развитие активной аутоиммунной реакции при многократных введениях кобальта. Рассматривается вопрос о стереотипности аутоиммунного механизма разрушения эритроцитов, сопровождающего эритропоэз как на фоне дефицита эритроцитарных клеток, наблюдаемого авторами в проведенных ранее исследованиях, так и на фоне их нормального уровня.

Исследования регенераторного эритропоэза после кровопотери показали аутоиммунную природу повышенного разрушения эритроцитов, предшествующего восстановлению их концентрации в русле и осуществляемого популяцией бляшкообразующих клеток (БОК) [1]. В связи с этим нами было высказано предположение о физиологической роли БОК в инициации эритропоэза. Если это представление справедливо, то аналогичный феномен должен наблюдаться и при усилении эритропоэза, вызванного другими причинами. С целью проверки этого предположения проведено настоящее исследование, где использована хорошо известная способность кобальта усиливать эритропоэз на фоне нормальной концентрации эритроцитов в крови [2].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки универсальности аутоиммунного механизма в активации эритропоэза эксперимент поставлен на двух видах животных: 14 морских свинок и 10 кроликах. Морские свинки были разделены на две группы: 10 подопытных и 4 контрольных. Подопытным морским свинкам кобальт вводился в объем 1 мл физиологического раствора, контрольной группе — 1 мл физиологического раствора. Первые две инъекции составляли 0,7 мг кобальта на 1 кг веса, последующие — 3 мг на 1 кг. Так как в контрольной группе морских свинок не обнаружено достоверных изменений в кинетике БОК, то в эксперименте на кроликах испытание физиологического раствора не проводилось. Кроликам кобальт вводился в количестве 3 мг на 1 кг веса с каждой инъекцией. Введение кобальта животным производилось парентерально в виде хлористой соли, предварительно перекристаллизованной и высушенной между листами фильтровальной бумаги с целью сохранения кристаллизационной воды. Препарат готовился на 0,85%-ном растворе NaCl. Исследовались показатели: БОК, эритроциты, гемоглобин, а у кроликов дополнительно и ретикулоциты. Все исследования проводились одновременно. У морских свинок забор проб делался в фоне, через 1, 2, 3, 6, 8, 14 сут. после 1-й инъекции и через сутки после 2, 3, 5, 10 инъекций. После 14-й, последней, инъекции забор проб проводился

через 1, 2, 3, 11, 18, 25 сут. Контрольной группе животных было сделано аналогично подопытной 14 инъекций. Исследования проводились в те же сроки, что и в подопытной группе.

У кроликов динамика БОК, ретикулоцитов, эритроцитов, гемоглобина исследовалась в фоне, а затем через 24 ч после 2, 5, 9, 12, 16, 19, 22, 26 инъекций. Свинки и кролики находились под наблюдением в течение 51 и 43 сут соответственно.

Количество БОК определялось по методу Иерне в модификации Клемпарской [3]. Ретикулоциты считались в двух мазках на 2000 клеток в каждом, эритроциты и гемоглобин определялись электрофотометрическим методом. Каждая точка на графике представляет среднее арифметическое из общего числа животных соответствующей группы. Для оценки достоверности использован критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У морской свинки после 1-й инъекции кобальта отмечалось достоверное снижение эритроцитов во все дни наблюдений по отношению к фону (на 1, 2, 3, 8-е сут соответственно $p < 0,001$; $< 0,001$; $< 0,001$; $< 0,001$). Только на 14-е сут. уровень эритроцитов восстанавливался до фоновых величин. Через 24 ч после 2-й инъекции вновь наблюдалось достоверное снижение эритроцитов ($p < 0,001$). Однако дальнейшие инъекции кобальта не приводили к уменьшению уровня эритроцитов, количество которых достоверно увеличивалось через 1, 2, 3, 11 сут после 14 инъекций, $p < 0,001$; $< 0,001$; $< 0,001$; $< 0,05$ соответственно. Увеличение эритроцитов наблюдалось до 123% от фона. Достоверные изменения эритроцитов в указанные сроки отмечались и по сравнению с контрольной группой при $p < 0,001$; $< 0,001$; $< 0,01$; $< 0,05$ соответственно. В контрольной группе животных достоверное увеличение эритроцитов прослеживалось только на 1-е сут после 1-й и 2-й инъекций физиологического раствора при $p < 0,01$; $< 0,05$ соответственно. В остальные сроки наблюдений после этих инъекций, а также последующих достоверных наблюдений после этих инъекций, а также последующих достоверных изменений в контрольной группе относительно фона не отмечалось (рис. 1).

Динамика гемоглобина несколько отличается от динамики эритроцитов. Так, в опытной группе морских свинок после 1-й и 2-й инъекций снижения гемоглобина не наблюдалось. Начиная с 10-й инъекции, определялось достоверное его увеличение по отношению к фоновым величинам при $p < 0,001$. Это увеличение (до 132%) было достоверным через 1, 2, 3, 11 сут после 14 инъекций как по отношению к фону (при $p < 0,001$; $< 0,001$; $< 0,01$ соответственно), так и по отношению к контрольной группе ($p < 0,001$; $< 0,001$; $< 0,001$).

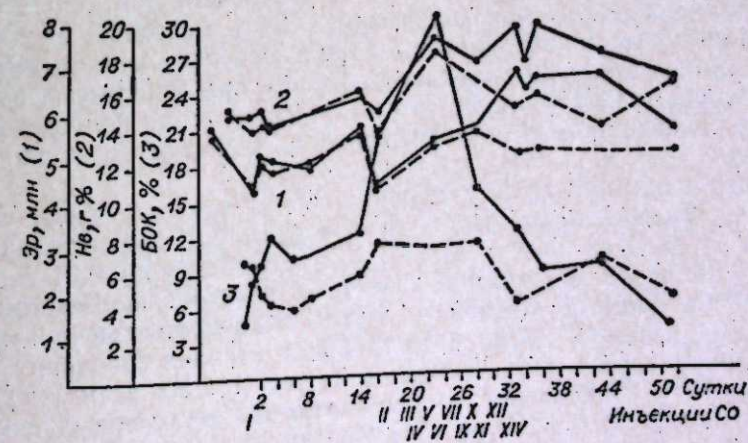


Рис. 1. Динамика эритроцитов, гемоглобина и БОК у морских свинок при многократных инъекциях кобальта.

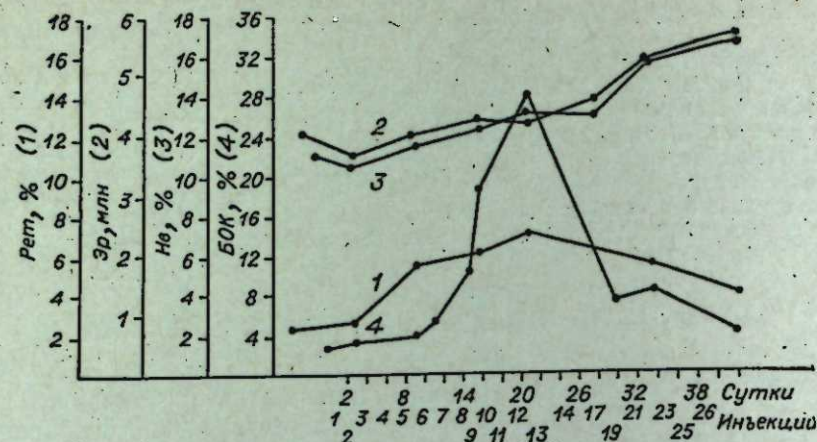


Рис. 2. Динамика ретикулоцитов, эритроцитов, гемоглобина и БОК у кроликов при многократных инъекциях кобальта.

Характер динамики эритроцитов у кроликов при введении кобальта повторял динамику, наблюдаемую у морских свинок, т. е. полицитемия (до 137% от фона) наступала вслед за предварительным снижением эритроцитов после первых инъекций кобальта (рис. 2). Кривая изменений гемоглобина повторяла кривую эритроцитов. Уровень гемоглобина у кроликов повысился после 26 инъекций до 147,7% от фоновых величин. Отмечаемая динамика эритроцитов и гемоглобина при многократных введениях кобальта соответствует литературным данным [4].

Анализ кинетики БОК показал, что у морских свинок и кроликов уже с первых инъекций кобальта достоверно увеличивается БОК. У морских свинок это увеличение по отношению к фону отмечалось на 3, 6, 14-е сут после 1-й инъекции при $p < 0,01$; $< 0,02$; $< 0,01$ соответственно, а также через 24 часа после 2, 5, 10, 14 инъекций при $p < 0,001$; $< 0,01$; $< 0,01$ соответственно. В остальные сроки наблюдений после 14 инъекций достоверных изменений БОК относительно фона не обнаружено. У кроликов также отмечалось достоверное увеличение БОК по отношению к фону через 24 ч после 5, 6, 8, 9, 12, 19, 22 инъекций при $p < 0,05$; $< 0,05$; $< 0,001$; $< 0,001$; $< 0,001$; $< 0,01$; $< 0,01$ соответственно. После 26 инъекций достоверных изменений не обнаружено. Увеличение БОК нарастало от инъекции к инъекции и достигало максимума у морских свинок после 5-й, а у кроликов после 12-й инъекции (см. рис. 1, 2). После значительного снижения количества БОК у животных вначале нормализовался уровень эритроцитов, а затем наступала полицитемия. Причем у кроликов после 26 инъекций кобальта, при максимуме полицитемии, а у морских свинок на 4-е сут после наступления полицитемии достоверных изменений БОК по отношению к фоновым величинам не обнаружено.

Анализ динамики БОК у морских свинок показал, что в подопытной группе отмечалось достоверное увеличение БОК сравнительно с контрольной группой на 3-и сут после 1-й инъекции при $p < 0,01$ через 24 ч после 2, 5, 14 инъекций при $p < 0,05$; $< 0,01$; $< 0,02$ соответственно. На 4, 11, 18-е сут после последней, 14-й, инъекции достоверных изменений БОК по отношению к контрольной группе, а также в сравнении с фоновыми величинами не наблюдалось (см. рис. 1). На всем протяжении эксперимента в контрольной группе животных достоверных изменений БОК по отношению к фону не обнаружено. Динамика ретикулоцитов у кроликов повторяла динамику БОК (см. рис. 2).

Анализ экспериментальных данных свидетельствует о том, что многократные инъекции кобальта приводят к развитию в системе крови

двухфазного процесса. В первой фазе наблюдается увеличение эритропоэза (ретикулоцитов) после предварительного снижения концентрации эритроцитов на фоне нарастающего увеличения количества БОК. Во второй фазе снижение уровня БОК до исходных величин на фоне полицитемии. Аналогичная картина наблюдалась нами при постгеморрагической регенерации.

Рассматривая БОК как типичных представителей антителопролирующих клеток, можно сделать предположение о том, что активная их пролиферация и антителогенез обусловлены андигенным стимулом. Учитывая унипотентность антителообразующих клеток, можно судить о строгой специфичности киллеров — БОК и их мишеней — эритроцитов. Следовательно, антигенные детерминанты связаны с эритроцитами. Обращает на себя внимание длительное, нарастающее от инъекции к инъекции увеличение БОК, свидетельствующее об увеличении иммунизаторного воздействия и, следовательно, о нарастающей глубине изменения в эритроцитах в этот период.

Развитие активной аутоиммунной реакции, обуславливающей появление в русле гуморальных факторов антител, комплексов антиген — антитело, продуктов распада эритроцитов, по всей вероятности, имеет важное физиологическое значение для запуска эритропоэза, поскольку эритропоэз начинает развиваться только при накоплении БОК, а следовательно, и гуморальных факторов до определенного максимума; после которого начинается их спад и нарастание в периферической крови эритроцитов. Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что усилению эритропоэза, как на фоне дефицита эритроцитарных клеток [1], так и на фоне их нормального уровня, предшествует гемолитический процесс, осуществляемый популяцией блашкообразующих клеток. По-видимому, эта стереотипная реакция представляет собой часть единого механизма, обеспечивающего восстановление состояния системы крови и соответствующего кислородному запросу организма.

Институт физики
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
30/IX 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Пухова Я. И., Гительсон И. И., Терсков И. А. 1974. Докл. АН СССР, 217, № 4, с. 946—948.
2. Ястребов А. П. 1963. Пат. физиол. и эксп. тер., 3, 34—37.
3. Клемпарская Н. Н. 1972. Аутоантитела в облученном организме. М.
4. Ужанский Я. Г. 1968. Физиологические механизмы регенерации крови. М.

Ya. I. Pukhova, I. I. Gitelson, I. A. Terskov ON THE ROLE OF THE AUTOIMMUNE REACTIONS IN THE MECHANISM OF COBALT EFFECT ON ERYTHROPOIESIS

The paper shows the dynamics of the active autoimmune reaction at repeated cobalt injections. The question is considered about the stereotypic autoimmune mechanism of erythrocyte destruction, which accompanies the erythropoiesis both at the deficiency of the erythrocytes, observed by us in previous studies and at their norm.

М. Б. МАКСИМОВИЧ, Т. А. БАТАЛИНА

СЕДИМЕНТАЦИОННАЯ И ПЛОТНОСТНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКИ ИНФЕКЦИОННЫХ КОМПОНЕНТОВ ВИРУСА ГРИППА, ОБНАРУЖИВАЕМЫХ ВНЕ КЛЕТКИ

Показано, что в аллантоисной жидкости куриных эмбрионов, зараженных вирусом гриппа А₂—Сингапур 57, содержится гетерогенный инфекционный материал. При центрифугировании в градиенте плотности сахарозы обнаруживаются четыре инфекционных пика.

Инфекционность фракций первого и второго пиков устойчива к панкреатической РНКазе и содержит структуры с плавучей плотностью 1,25; 1,30 и 1,33 г/мл, характерной для вирионов и вирусных нуклеокапсидов. Инфекционность компонентов третьего пика снижалась под действием РНКазы; их константа седиментации соответствовала 54—66 S, а плавучая плотность 1,40 г/мл. Подобные характеристики присущи деспирализованным нуклеокапсидам. Структуры четвертого пика имели константу седиментации 20 S и плавучую плотность 1,63 г/мл.

Высказано предположение, что инфицирование клеток при вирусной инфекции происходит за счет зрелых вирионов и вирусных РНП, находящихся в межклеточной среде. Противовирусное действие РНКазы, возможно, связано не только с ее повреждающим действием на вирусную РНК внутри клетки, но и на инфекционные вирусные РНП, мигрирующие в межклеточное пространство.

Ранее было установлено, что из клеток, зараженных вирусом гриппа и аденовирусами, в межклеточную среду помимо вирионов переходят и иные инфекционные начала. Они устойчивы к противовирусным антителам, но инактивируются специфическими нуклеазами, утрачивают инфекционность при хранении, а также отличаются от вирионов другими свойствами [1—4]. Предположительно эти инфекционные агенты были отнесены к онтогенетическим предшественникам вирионов. Установлено, что в градиенте плотности сахарозы инфекционные компоненты аллантоисной жидкости куриных эмбрионов, зараженных вирусом гриппа, седиментируют тремя пиками (первый пик раздвоенный) [5]. Наиболее тяжелые фракции не инактивировались РНКазой, а электронноскопически в них обнаруживались зрелые вирионы. Инфекционность средних по тяжести фракций частично, а самых легких полностью инактивировалась РНКазой. В этих двух фракциях электронноскопически выявлялись деспирализованные нуклеокапсиды вируса гриппа и нитевидные структуры, напоминающие молекулы нуклеиновых кислот, соединенные с гранулами белка.

Задачей настоящей работы было получение седиментационной и плотностной характеристик описанных инфекционных агентов с целью более полного изучения их природы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Куриные эмбрионы заражали вирусом гриппа А₂—Сингапур 57 в дозе 10⁴ ЭИД₅₀. Спустя 4—5 ч в эмбрионы вводили 2,8-Н³-аденин 100 мкюри/эмбрион (уд. акт. 540 мкюри/г и 1-С¹⁴-лизин — 100 мкюри/эмбрион (уд. акт. 100 мкюри/г). Контролем служили незараженные куриные эмбрионы. Через 24 ч без предварительного выдерживания 10 мин при 10000 об/мин. Дальнейшее исследование проводили немедленно после предварительного центрифугирования. По 3 мл надосадочной жидкости опытного и контрольного материалов насливали на линейный 15—25%-ный (по весу) сахарозный градиент с 6 мл «подушки» из 40%-ной сахарозы, центрифугировали в горизонтальном роторе 3X35 центрифуги VAC-601 при 28000 об/мин в течение 9 ч. Растворы сахарозы готовили на буферах следующего состава: трис-НСl 0,01 M, pH 7,2; NaCl 0,01 M; ЭДТА 10⁻³ M или NaHPO₄ 0,01 M, pH 7,4; MgCl₂ 10⁻² M; KCl 10⁻² M. Радиоактивность

фракций определяли на сцинтилляционном счетчике Марк II (Nuclear Chicago, США). После сбора фракций и определения радиоактивности часть материала из пиков того же материала, фиксированного и не фиксированного 4%-ным формальдегидом, служила для определения коэффициентов седиментации путем 2,5—3-часового центрифугирования в градиенте 5—20% сахарозы при 35000 об/мин. В качестве маркера использовали 70 S, 50 S и 30 S рибосомы *E. coli*. Плавучую плотность фиксированного материала определяли 36-часовым равновесным центрифугированием при 37000 об/мин в линейных градиентах плотности CsCl в фосфатном буфере с $\rho = 1,17—1,44; 1,23—1,57; 1,57—1,79$ (центрифуга Spinco, L-265, ротор SW-50).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В контроле высокая радиоактивность Н³ и С¹⁴ регистрировалась только на вершине градиента (рис. 1а) и, следовательно, была обусловлена низкомолекулярными соединениями. В инфекционном материале, исследованном немедленно после отсасывания из зараженных эмбрионов, помимо высокого уровня на вершине градиента радиоактивность Н³ аденина (связанная, очевидно, с РНК) распределялась между четырьмя выраженными пиками (рис. 1, б), что свидетельствует о гетерогенности содержащихся в нем компонентов.

Наиболее интенсивно С¹⁴-лизин включался в белок первых двух пиков. Фракции из вершины градиента не были инфекционны, а материал из остальных четырех пиков индуцировал развитие вируса гриппа. Инфекционность материала из первых двух пиков не изменялась при инкубации с РНКазой, из третьего снижалась, а из четвертого полностью устранялась РНКазой.

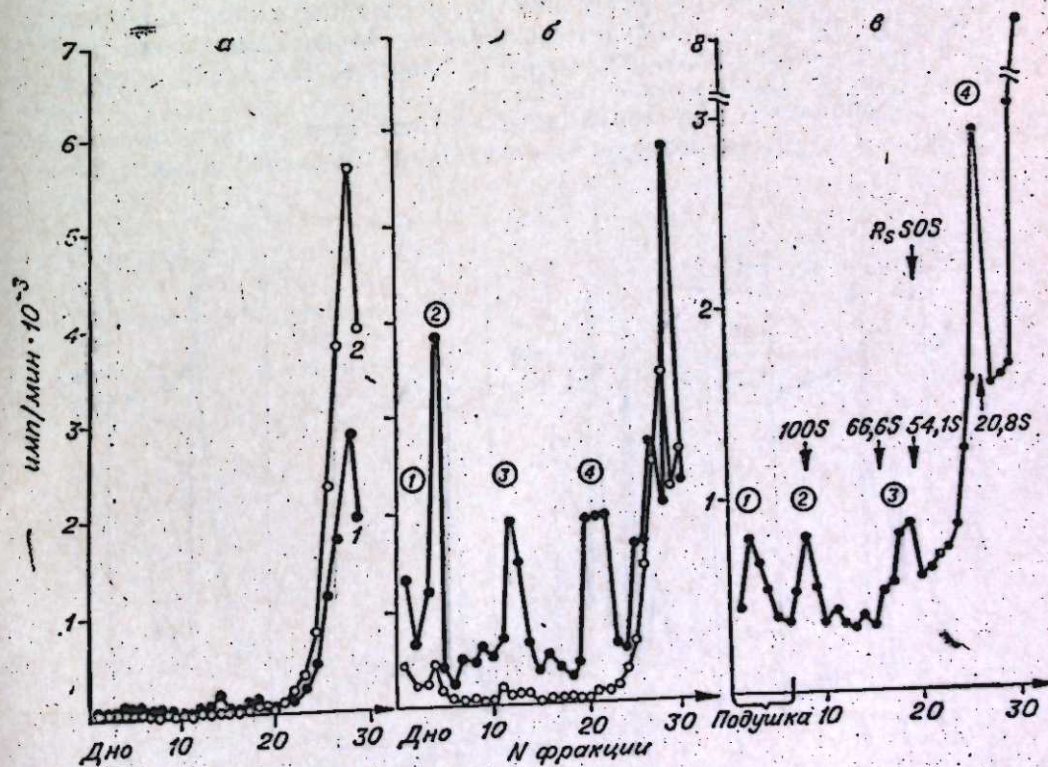


Рис. 1. Распределение радиоактивности Н³ (1) и С¹⁴ (2) во фракциях после центрифугирования контрольного (а) и инфекционного (б) материалов в градиенте 15—25%-ной сахарозы с «подушкой» из 6 мл 40%-ной сахарозы инфекционного (В) материала в том же градиенте с «подушкой» из 5 мл 40%-ной сахарозы и 1 мл 55%-ной сахарозы. Положение пика маркера рибосом показано стрелкой.

На седиментационном профиле (рис. 1, б) относительно высокая радиоактивность наблюдается уже в первой фракции, что свидетельствует, очевидно, о частичном осаждении каких-то структур. В последующих опытах «подушка» была уплотнена (1 мл 55%-ной + 5 мл 40%-ной сахарозы), вследствие чего осаждения материала не происходило (рис. 1, в) и все четыре пика были четко разрешены. Следовательно, раздвоенный первый пик, наблюдавшийся ранее [5], при новых условиях центрифугирования удалось разделить. Материал из первого пика находится в «подушке» и поэтому определить его коэффициент седиментации невозможно. Структуры второго, третьего и четвертого пиков седиментируют в области 100S, 66,6S и 20,8S соответственно.

Структуры первого пика (рис. 2, а) имеют плавучую плотность 1,25 и 1,30 г/мл. Первый из этих показателей соответствует плотности вирионов A_2 —Сингапур [6]. Инфекционность данных компонентов не чувствительна к действию РНКазы. Это позволяет считать, что в первом пике находятся вирионы, что подтверждают и прежние электронноскопические наблюдения [5]. Вторым показателем — 130 г/мл несколько ниже установленной плавучей плотности нуклеокапсида. Возможно, структуры с такой плотностью являются вышедшими из поврежденных вирионов нуклеокапсидами с остатками вироплазмы.

Второй пик составляют структуры с плавучей плотностью 1,27 г/мл (вирионы) и 1,33 г/мл (рис. 2, б). Последний показатель совпадает с плотностью нуклеокапсидов, выделенных из зараженных клеток [7—9], и близок к показателям 1,35—1,36 г/мл для РНП, выделенных из вирионов [10]. Коэффициент седиментации данных структур составляет 100S (см. рис. 1, в), а в фиксированных изолированных фракциях — 106S. Это могут быть вирионы, соединенные с РНП, находящимся вне оболочки, что также не противоречит данным электронной микроскопии, полученным ранее [5]. При хранении нефиксированного материала структуры этого пика распадаются на фрагменты 25S, 12S и 6S, из других пиков — на еще более мелкие части.

Коэффициент седиментации структур третьего пика составляет 66—54S (см. рис. 1, в), что совпадает с литературными данными для нуклео-

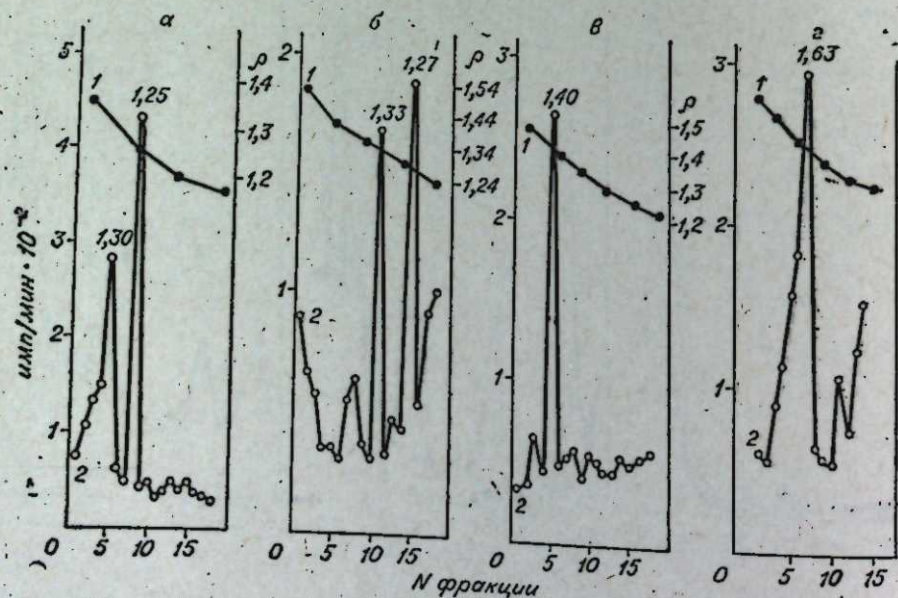


Рис. 2. Определение плавучей плотности фиксированных структур, находящихся в изолированных фракциях: а) первого пика, б) второго пика, в) третьего пика, г) четвертого пика, 1 — плавучая плотность в г/мл; 2 — распределение радиоактивности РН.

капсидов вируса гриппа; плавучая плотность — 1,40 г/мл (рис. 2, в) несколько превышает соответствующие показатели для нуклеокапсидов вируса гриппа. Однако деспирализованные РНП миксовирусов, выделенные из ядер зараженных клеток, имеют более высокую плотность, чем спирализованные РНП из цитоплазмы [11]. Эти данные, а также частичная чувствительность материала к РНКазе согласуются с электронноскопическими находками в аналогичных фракциях деспирализованных РНП. Следовательно, материал третьего пика составляют деспирализованные нуклеокапсиды, которые, вероятно, являются онтогенетическими предшественниками вируса гриппа.

Материал из четвертого пика характеризуется плавучей плотностью 1,63 г/мл и коэффициентом седиментации 20S (рис. 2, г, 1, в). Такое сочетание, хотя и совпадает по одному из показателей с отдельными фрагментами нуклеокапсида вируса гриппа [12], репликативной формой его РНК [13] и фрагментами РНК вирусного генома [14—17], но отличается от них по второму показателю. Следовательно, описанные структуры не идентичны им. Поскольку инфекционные агенты четвертого пика инактивируются РНКазой, имеют морфологию сложных нитей с белковыми гранулами [5], можно полагать, что они представляют собой РНП с меньшим содержанием белка, чем в полноценном нуклеокапсиде. Не исключено, что это одни из наиболее ранних онтогенетических предшественников вирионов.

Полученные данные поддерживают представление о том, что инфицирование клеток при вирусной инфекции происходит не только за счет зрелых вирионов. Вероятно, в этом процессе участвуют и РНП вирусом. Такие РНП могут появляться либо в результате частичной депротеинизации вирионов, либо при репродукции новой генерации вируса. В последнем случае эти РНП, находясь на различной стадии спирализации и агрегации с вирусным белком, могут рассматриваться как онтогенетические предшественники вирионов. Описываемые вирусные РНП, очевидно, играют определенную роль в распространении вирусной инфекции от клетки к клетке.

Возможно, противовирусное действие РНКазы, установленное ранее в опытах *in vitro* [18—20] и в клинических исследованиях при вирусных энцефалитах [21, 22] и менингитах [23, 24], связано не только с действием фермента на вирусную нуклеиновую кислоту, освобожденную от белковой оболочки внутри клетки, но и на инфекционные вирусные РНП, мигрирующие в межклеточное пространство.

В заключение авторы приносят глубокую благодарность научным сотрудникам Новосибирского института органической химии СО АН СССР В. Г. Будкеру и Т. Г. Волковой за помощь в проведении данной работы.

Одесский научно-исследовательский институт
вирусологии и эпидемиологии
им. И. И. Мечникова,
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
13/VI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Кондрашева Е. Н., Максимович М. Б. 1971. Отличие инфекционных агентов репродуцирующегося и хранящегося вируса гриппа. — В кн.: Острые респираторные заболевания, вып. 5. Киев, с. 55—57.
2. Максимович М. Б. 1967. Изучение природы инфекционных свойств культуральной жидкости в процессе репродукции аденовирусов. — В кн.: Грипп и острые респираторные заболевания, ч. II, Л., с. 232—234.
3. Максимович М. Б. 1969. Интер- и пострепродуктивное распространение инфекции, вызванной аденовирусами типов 4 и 12 в популяции клеток FL амниона человека. — Вopr. вирусол., 2, 208—216.

4. Максимович М. Б., Лисовая С. П. 1972. Влияние вируснейтрализующих антител на нитра- и пострепродуктивное распространение инфекции аденовирусов.— БЭБИМ, 9, 77—79.
5. Максимович М. Б., Сняк К. М., Парфенова М. С., Гродзинский Д. М., Кишко Я. Г., Мацков К. И. 1964. Биофизическое исследование вирусных инфекционных агентов, мигрирующих из зараженных клеток во внешнюю среду. Сообщ. 1.— Микробиол. ж., 5, 651—657.
6. Barry R. D., Davies P. 1968. The sedimentation of influenza virus and its RNA in sucrose density gradients.— J. Gen. Virol., 2, 1, 59—69.
7. Krug R. M. 1971. Influenza viral RNP¹ newly synthesized during the latent period of viral growth in MDCK-cells.— Virology, 44, 1, 125—136.
8. Krug R. M. 1972. Cytoplasmic and nucleoplasmic viral RNP, in influenza virus infected MDCK-cells.— Virology, 50, 1, 103—113.
9. Pons M. W. 1972. Studies on the replication of influenza virus.— Virology, 47, 3, 823—832.
10. Gitelman A. K., Isachenko A. V., Bucrinskaja A. G. 1971. Comparison of influenza and parainfluenza RNP properties.— Arch. ges. Virusforsch., 34, 2, 89—95.
11. Жданов В. М., Азадова Н. Б. 1971. Внутрядерные предшественники рибонуклеопротеида вируса Сендай.— Вopr. вирусол., 5, 606—608.
12. Gitelman A. K., Bucrinskaja A. G. 1973. Sedimentation and buoyant characteristics of influenza virus ribonucleoprotein.— Acta virol., 17, 3, 257—260.
13. Pons M. W. 1967. Some characteristics of double-stranded influenza virus ribonucleic acid.— Arch. ges. Virusforsch., 22, 1—2, 203—209.
14. Borland R., Mahy B. W. 1970. RNA and protein synthesis in chick embryo lung cell monolayer cultures infected with influenza virus.— Arch. ges. Virusforsch., 30, 4, 367—378.
15. Gregoriades A. 1970. Actinomycin D and influenza virus replication in the chick embryo fibroblasts.— Virology, 42, 4, 905—916.
16. Nayak D. P. 1969. Influenza virus: structure, replication and defectiveness.— Federat. Proc., 28, 6, 1858—1866.
17. Pons M. W. 1967. Studies on influenza virus ribonucleic acid.— Virology, 31, 3, 523—531.
18. Салганик Р. И., Баталина Т. А., Бердичевская Л. С., Мосолов А. Н. 1968. Торможение синтеза РНК и размножения вируса клещевого энцефалита под действием рибонуклеазы.— Докл. АН СССР, 180, 6, 1473—1475.
19. Салганик Р. И., Панкова Т. Г., Игонина Т. П. 1969. Влияние рибонуклеазы на синтез РНК в клетках хориоаллантоисных оболочек, зараженных вирусом гриппа.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 15, вып. 3, 83—87.
20. Новохатский А. С., Баталина Т. А., Ершов Ф. И. 1972. Влияние рибонуклеазы на размножение вирусов везикулярного энцефаломиелиита лошадей и везикулярного стоматита. В кн.: Ингибиторы вирусной активности. Рига, с. 141—146.
21. Глухов Б. М., Иерусалимский А. П., Салганик Р. И. 1966. Исследование терапевтической эффективности рибонуклеазы при клещевом энцефалите.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, № 12, вып. 3, 95—99.
22. Глухов Б. М. 1970. Об участии рибонуклеазы в механизме противовирусной защиты организма при клещевом энцефалите.— Ж. невропатол. и психиатрии, 70, 1, 45—48.
23. Лобзин В. С., Сичко Ж. В. 1969. Лечение рибонуклеазой больных вирусными серозными менингитами.— Врачебное дело, 10, 38—41.
24. Сичко Ж. В. 1969. Методика лечения рибонуклеазой серозных менингитов у детей.— Педиатрия, 12, 42—46.

М. В. Maksimovich, T. A. Batalina

SEDIMENTATION AND DENSITY CHARACTERISTIC
OF THE INFECTIONS COMPONENTS
OF INFLUENZA VIRUS FOUND
IN THE EXTRACELLULAR SPACE

The infectious components of allantoic fluid of chick embryos infected with influenza virus were studied in sucrose density gradient. These components were distributed into 4 peaks differing in sedimentation constants and buoyant density. The infectivity of the components of the first two peaks is resistant to RNA-ase effect, the other two peaks lose their infectivity under RNAse action.

The sedimentation density characteristics of the components of peaks I and II are similar to those of virions and viral nucleocapsids, respectively. The components of the third peak are similar in these properties to despiralized nucleoprotein. The fourth peak presumably contains viral RNP.

It is suggested that ontogenetic precursors of virions enters into the extracellular space and promote the spreading of infection.

УДК 577.153.4

М. Д. ЗАХАРОВ, Г. И. БОРОДАЕВСКАЯ, А. Ф. НИКИФОРОВ

АКТИВНОСТЬ ХОЛИНЭСТЕРАЗ
В СИМПАТИЧЕСКИХ ГАНГЛИЯХ КОШКИ
ПОСЛЕ ПРЕ- И ПОСТГАНГЛИОНАРНОЙ ПЕРЕРЕЗКИ
НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

При перерезке пре- и постганглионарных нервных волокон в верхнем шейном симпатическом узле кошки отмечено снижение активности общей и неспецифической холинэстераз. Динамика изменения исследуемых ферментов при различных видах операций различна. В чувствительном узле блуждающего нерва активности холинэстераз не обнаружено.

Большое количество работ посвящено изучению ферментативной активности в нервных клетках вегетативных ганглиев при нарушении их связей. Особый интерес представляет изучение изменения содержания специфических ферментов, участвующих в медиаторных процессах.

Наиболее удобным объектом для изучения изменений ферментов при экспериментальных воздействиях является верхний шейный симпатический узел. Наличие холинэстераз в данном узле описано многими авторами [1, 2, 3]. По данным Келле [2], в телах и отростках нейронов верхнего шейного симпатического узла содержится специфическая холинэстераза (ацетилхолинэстераза), в клетках глии — неспецифическая холинэстераза.

Менее изучен вопрос об изменении активности холинэстераз при пре- и постганглионарной перерезке нервных волокон. Большинство работ, касающихся изучения изменения активности холинэстераз в нейронах верхнего шейного симпатического узла как в норме, так и в эксперименте, носят качественный характер и выполнены при использовании гистохимических методов исследования [2—6]. Число работ, в которых бы приводились количественные данные, полученные при биохимическом определении активности этого фермента, — незначительно. Необходимо назвать исследование Лорес [7], в котором на основании биохимического определения активности холинэстераз в верхнем шейном симпатическом узле крысы на 7-е сут после перерезки преганглионарных нервных волокон показано уменьшение активности ацетилхолинэстеразы на 50%. При этом в ганглии отмечается снижение активности и неспецифической холинэстеразы. К сожалению, в этой работе не исследовалась динамика изменения активности холинэстераз, а также не изучалось изменение активности этих ферментов при перерезке постганглионарных нервных проводников.

Нами проведено биохимическое определение активности общей (специфической и неспецифической) и неспецифической холинэстеразы в верхнем шейном симпатическом узле кошки в различные сроки после перерезки пре- и постганглионарных нервных волокон. Кроме того, исследована активность этих ферментов в чувствительном узле блуждающего нерва в норме и при пересечении блуждающего нерва как краниальнее, так и каудальнее ганглия.

Материалом для исследования служили указанные выше узлы, взятые на 5-15, 30-е сутки после операции. Контролем служили ганглии неоперированных здоровых кошек.

Активность холинэстераз определяли по двум субстратам: ацетилхолину, гидролизующемуся специфической и неспецифической холинэстеразами, и бутирилхолину, специфически гидролизующемуся только неспецифической холинэстеразой. Забор материала проводили под эфирным наркозом. Отсеченные узлы замораживали, отделяли от соединительнотканной оболочки, измельчали и тщательно гомогенизировали в 1,5 мл 0,32 М раствора сахарозы. Гомогенат фильтровали через слой марли и определяли в нем содержание белка по Лоурн [8] и активность холинэстераз по методу Хестрина в модификации А. Н. Паюкова [9].

Активность холинэстераз выражали в условных единицах экстинции ΔE (разница между экстинцией контрольной пробы без фермента и опытной на 1 мг белка).

Активность холинэстераз в норме взята за 100% (для общей холинэстеразы ΔE составляет 0,68 на 1 мг белка, для неспецифической — 1,05 на 1 мг белка).

При перерезке преганглионарных нервных волокон в верхнем шейном симпатическом узле отмечается снижение активности общей холинэстеразы. Это наблюдается уже на 5-е сутки после операции. На 15-е сутки происходит максимальное снижение активности фермента до 9,3%, а на 30-е сутки активность фермента несколько возрастает, оставаясь в целом очень низкой.

Несколько по-иному изменяется активность общей холинэстеразы в верхнем шейном симпатическом узле после перерезки постганглионарных нервных волокон. В этой серии экспериментов, начиная с 5-х суток после операции, отмечается четкое падение активности общей холинэстеразы, которое на 15-е сутки достигает 60%. На 30-е сутки активность общей холинэстеразы исчезает полностью. Изменение активности общей холинэстеразы через 15 суток после обоих видов операций представлено на рис. 1.

Изучение изменения активности неспецифической холинэстеразы показывает, что активность этого фермента в верхнем шейном симпатическом узле после перерезки преганглионарных нервных волокон также снижается. Однако это снижение наступает в несколько более поздние послеоперационные сроки. Так, на 5-е сутки после операции активность фермента существенно не отличается от контроля, но на 15-е сутки она составляет 19,5% от исходного уровня. На 30-е сутки активность фермента несколько увеличивается.

При перерезке постганглионарных нервных волокон на 5-е сутки после операции происходит значительное снижение активности неспеци-

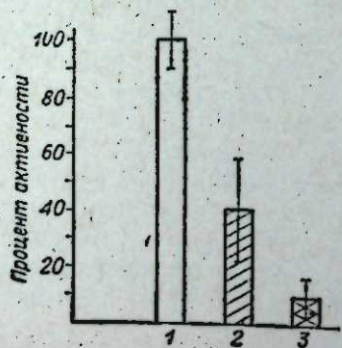


Рис. 1. Активность общей холинэстеразы в верхнем шейном симпатическом узле кошки в норме (1), на 15-е сутки после перерезки постганглионарных (2) и преганглионарных (3) нервных волокон.

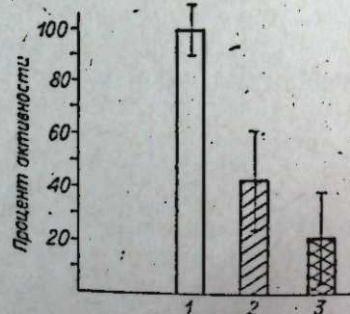


Рис. 2. Активность неспецифической холинэстеразы в верхнем шейном симпатическом узле кошки в норме (1), на 15-е сутки после перерезки постганглионарных (2) и преганглионарных (3) нервных волокон.

фической холинэстеразы, которое на 15-е достигает 59%, а на 30-е сутки активность фермента исчезает полностью. Изменение активности неспецифической холинэстеразы через 15 суток после обоих видов операций представлено на рис. 2.

В чувствительном узле блуждающего нерва активности общей и неспецифической холинэстераз как в норме, так и в экспериментальных условиях данным методом не обнаружено.

При перерезке и преганглионарных и постганглионарных нервных волокон в верхнем шейном симпатическом узле кошки резко снижается активность холинэстераз. Однако в характере изменений ферментативной активности при различных видах операций имеются определенные различия. Так, если при перерезке преганглионарных нервных волокон максимальное снижение активности холинэстераз наблюдается на 15-е сутки после операции, а на 30-е сутки уровень активности их несколько увеличивается, то при перерезке постганглионарных нервных волокон на 30-е сутки мы не отмечаем подъема активности ферментов — она исчезала полностью. Это хорошо согласуется с нашими предварительными гистохимическими данными, когда на 30-е сутки после перерезки постганглионарных нервных волокон мы также не могли обнаружить наличия в цитоплазме нейронов активности холинэстераз.

Исходя из указаний Лореса [7] о том, что в верхнем шейном симпатическом узле в составе общей холинэстеразы содержится только 30% неспецифической холинэстеразы, а также на основании полученных нами данных можно сделать косвенное заключение, что при указанных выше экспериментах происходит снижение активности не только неспецифической, но и специфической холинэстеразы.

ВЫВОДЫ

1. Преганглионарная и постганглионарная перерезка нервных волокон приводит к снижению в верхних шейных симпатических узлах кошки активности общей и неспецифической холинэстераз.
2. Динамика изменений исследуемых ферментов в верхнем шейном симпатическом узле при пре- и постганглионарной перерезке нервных волокон различна. В поздние сроки наблюдения (30-е сутки) при нарушении преганглионарных нервных волокон наблюдается незначительное повышение уровня активности холинэстераз в сравнении с активностью на 15-е сутки. При нарушении постганглионарных нервных волокон на 30-е сутки после операции активность ферментов падает до нуля.
3. Полученные данные позволяют сделать косвенный вывод о снижении в верхнем шейном симпатическом узле активности специфической холинэстеразы при обоих видах операций.
4. В чувствительном узле блуждающего нерва как в норме, так и в эксперименте активности исследуемых ферментов данным методом не обнаружено.

Институт физиологии
СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/XII 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Косарева А. А. 1959. Гистохимическое исследование активности холинэстераз в верхнем шейном симпатическом ганглии кошки. — Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 36, 4, 23—27.
2. Koelle G. 1955. The histochemical identification of acetylcholinesterase in cholinergic, adrenergic and sensory neurons. — J. Pharmac. Exp. Therap, 114, 2, 167.

3. Eränkö O, Härkönen M. 1965. Effect of axon division on the distribution of noradrenaline and acetylcholinesterase in sympathetic neurons of the rat.—Acta Physiol. scand., 63: 411—412.
4. Brown L. M. 1958. Cholinesterase in the superior cervical ganglion of the rat after preganglionic denervation and axotomy.—J. Physiol., 142, 7—8.
5. Dhar S. K. 1958. Cholinesterase in decentralized and axotomized sympathetic ganglia.—J. Physiol., 144, 27—28.
6. Jens Jensen-Holm, Per Juul. 1970. The effects of Guanethidine. Pre- and Postganglionic Nerve Division on the Rat Superior Cervical Ganglion: cholinesterases and Catecholamines (Histochemistry), and Histology.—Acta pharmacol. et toxicol., 4, 28, 283—298.
7. Rodrigues de Lores. 1972. Cholinesterase in cholinergic and adrenergic Nerves; study of the superior cervical ganglia and the pineal gland of the rat.—Brain Res., 42, 1, 230—233.
8. Lowry O. H., Rosebrough H. J. 1951. Randall: Protein measurement with the Folin phenol reagent.—J. Biol. Chem., 193, 265—275.
9. Паюков А. Н. 1966. О применении метода Хестрина для отдельного измерения активности холинэстераз. Вопросы мед. химии, XII, вып. 1, 88—93.

M. D. Zakharov, G. I. Borodaevskaya,
A. F. Nikiforov

ACTIVITY OF CHOLINESTERASES IN SYMPATHETIC GANGLIA OF THE CAT AFTER DIVISION OF PRE- AND POSTGANGLIONIC NERVE FIBRES

Section of pre- and postganglionic nerve fibers in the superior cervical ganglion of the cat decreases the activity of total and unspecific cholinesterases. The dynamics of changes in the enzymes is differs after pre- and postganglionic section. No cholinesterase activity was demonstrated in ganglion nodosum nervi vagi.

УДК 612.017.1+577.17

Г. В. ИДОВА

ПРОДУКЦИЯ IgG- И IgM-АНТИТЕЛ ВО ВТОРИЧНОМ ОТВЕТЕ ПРИ ПОВЫШЕНИИ УРОВНЯ СЕРОТОНИНА В ОРГАНИЗМЕ В ПЕРИОД ПЕРВИЧНОЙ ИММУННОЙ РЕАКЦИИ

Изучалось влияние серотонина и 5-окситриптофана на вторичный IgG- и IgM-иммунный ответ у мышей BALB/c, иммунизированных бычьим сывороточным альбумином. Показано, что повышение содержания серотонина вызывает нарушение формирования IgG-памяти, что проявляется в подавлении вторичной IgG-реакции и в образовании IgG-антител по первичному типу. Что касается IgM-ответа, то у животных с повышенным содержанием серотонина он проходит, как и в контроле, по первичному типу, однако у последних с меньшей интенсивностью.

Повышение содержания серотонина в организме, достигнутое введением амина и его предшественника 5-окситриптофана, вызывает снижение интенсивности и изменение динамики продукции IgG- и IgM-антител в первичном иммунном ответе [1]. Каково же влияние серотонина на формирование IgG- и IgM-вторичного ответа, оставалось неизвестным; в то время как такие данные позволили бы охарактеризовать формирование настоящей иммунной памяти. Этому вопросу и посвящено настоящее исследование.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эксперименты проведены на 160 мышах-самцах инбредной линии BALB/c в возрасте 3,5 месяца весом 20—30 г.

Животных иммунизировали дважды через 6-недельный интервал кристаллическим бычьим сывороточным альбумином (Difco), который вводили в дозе 5 мг/кг в физиологическом растворе внутривенно в объеме 0,2 мл.

Кровь у мышей забирали из заорбитального синуса в день повторной иммунизации и на 2, 4, 7, 10, 14 и 21-й день после нее.

Разделение разных типов иммуноглобулинов проводили фракционированием 2,0 мл сыворотки в разведении 1:5 на сефадексе Г-200, используя буферный раствор с pH 8,0 [2].

Концентрацию белка в каждой пробе, собранной коллектором фракций (Radi Rac, Швеция), определяли на спектрофотометре VSU-2P при 280 мкм. Анализ активности антител в пробах 1-го пика (IgM-антитела) и 2-го пика (IgG-антитела) проводили методом пассивной гемагглютинации [3]. Контролем гельфильтрации служила обработка полученных фракций в течение 24 ч при комнатной температуре 0,1 М раствором 2-меркаптоэтанола, который избирательно инактивирует молекулы IgM-антител [4].

Серотонин (5-окситриптамин-креатинин-сульфат, Gee Lawson chemicals LTD, Англия) вводили 2 группам мышей (40 животных в каждой): 1-й в дозе 50 мг/кг ежедневно подкожно в физиологическом растворе с 0* по 13-й день после иммунизации и 2-й в той же дозе подкожно однократно в 0-й день в неполном адьюванте Фрейнда. 5-Окситриптофан (ДЛ-гидроксириптофан, Reanal, Венгрия) вводили 3-й группе животных (40) в дозе 100 мг/кг однократно подкожно в 0-й день в неполном адьюванте Фрейнда.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Во вторичном ответе у контрольных животных основную массу антител составляли IgG-антитела, синтез которых проходил по типу, характерному для анамнестической реакции: после короткого латентного периода титры IgG-антител быстро достигали максимального уровня, превышающего не только титры IgG-антител в день повторной иммунизации, но и пик IgG-ответа в первичной реакции [1].

В противоположность синтезу IgG-антител продукция макроглобулиновых антител соответствовала типу первичного ответа. При использовании 6-недельного интервала между иммунизациями также была обнаружена иммунологическая память, связанная с синтезом IgG, но не IgM-антител [5, 6].

Повышение содержания серотонина в период первичного ответа вызывает нарушение формирования IgG-памяти, выявленной у контрольных животных. Многократное введение серотонина в период первичного ответа вызвало подавление вторичного IgG-ответа — пик титров IgG-антител даже не превышал максимального уровня антител первичного ответа у контрольных животных [1], и характерная для вторичного иммунного ответа динамика образования IgG-антител отсутствовала (рис. 1).

Значительное подавление вторичного IgG-ответа наблюдается при однократном введении серотонина в неполном адьюванте в день первичной иммунизации. У таких животных обнаруживалось лишь незначительное повышение уровня IgG-антител с максимумом на 14-й день в противо-

* 0-й день — день первичной иммунизации.

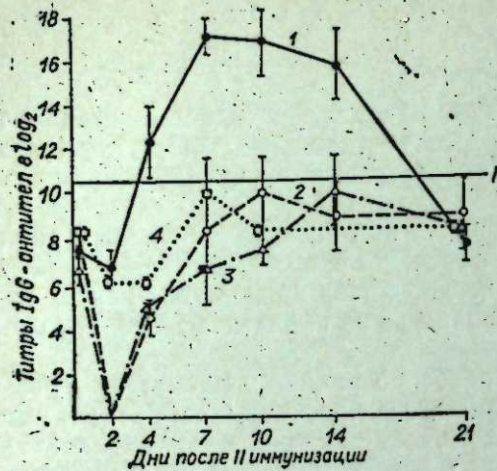


Рис. 1. Нарушение формирования IgG-вторичного иммунного ответа на фоне повышенного уровня серотонина.

1 — IgG-антитела в контроле; 2 — IgG-антитела у животных, получавших серотонин — 50 мг/кг в физиологическом растворе подкожно ежедневно с 0 по 13-й день; 3 — IgG-антитела у животных, получавших серотонин — 50 мг/кг в неполном адьюванте Фрейнда подкожно однократно в 0-й день; 4 — IgG-антитела у животных, получавших 5-окситриптофан — 100 мг/кг в неполном адьюванте Фрейнда подкожно однократно в 0-й день; 1 — максимальный уровень IgG-антител у контрольных животных в первичном ответе.

IgG-ответа и в развитии его по первичному типу.

Что касается продукции IgM-антител, то она проходила по первичному типу как у контрольных животных, так и у животных с повышенным содержанием серотонина, однако у последних с меньшей интенсивностью (рис. 2).

Факт подавления формирования IgG-иммунологической памяти при

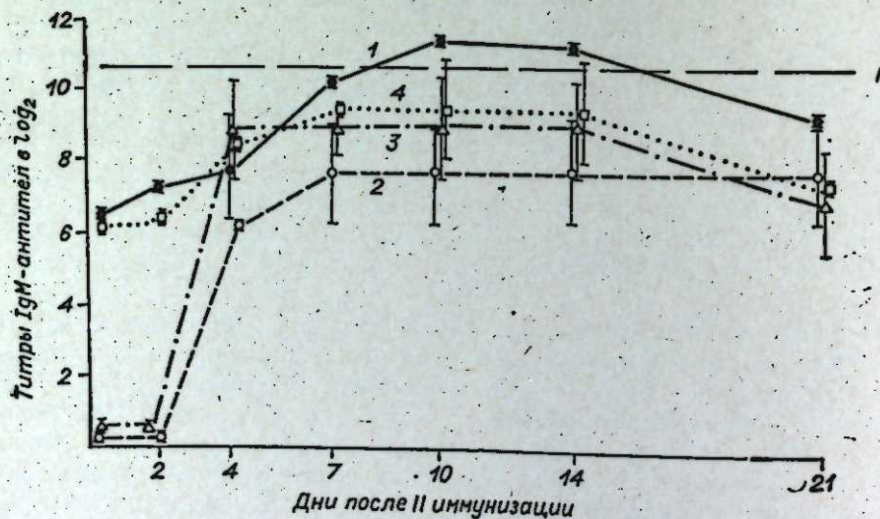


Рис. 2. Вторичный IgM-ответ при повышении уровня серотонина в период первичной иммунной реакции.

1 — IgM-антитела в контроле; 2 — IgM-антитела у животных, получавших серотонин — 50 мг/кг в физиологическом растворе подкожно ежедневно с 0 по 13-й день; 3 — IgM-антитела у животных, получавших серотонин — 50 мг/кг в неполном адьюванте Фрейнда подкожно однократно в 0-й день; 4 — IgM-антитела у животных, получавших 5-окситриптофан — 100 мг/кг в неполном адьюванте Фрейнда подкожно однократно в 0-й день; 1 — максимальный уровень IgM-антител у контрольных животных в первичном ответе.

положность 7-му дню в контроле, причем он, как и в 1-й группе, не превышал максимума первичного ответа у контрольных животных.

У животных, получавших в период первичной иммунизации предшественник серотонина 5-окситриптофан, также обнаруживалось подавление вторичного IgG-ответа. В противоположность значительному увеличению титров IgG-антител на протяжении всего вторичного ответа у контрольных животных, получавших 5-окситриптофан, уровень IgG-антител повышался незначительно только на 7-й день и в течение всего вторичного ответа был ниже, чем уровень антител в первичном ответе у контрольных животных (рис. 1).

Таким образом, повышение содержания серотонина в момент первичного антигенного стимула нарушает формирование IgG-иммунологической памяти, что выражается в подавлении вторичного

повышении содержания серотонина в период первичной иммунизации можно объяснить, по-видимому, недостаточной подготовленностью клеток «памяти», что может быть следствием нарушения развития герминальных центров, захвата и длительного сохранения в них антигена, т. е. тех процессов, существование которых определяет наличие IgG-«памяти» [7]. Вместе с тем, поскольку серотонин способен подавлять митотическую активность клеток опухолевых и эмбриональных тканей [8], нельзя исключить возможность торможения деления, начавшегося после первой антигенной стимуляции, и тем самым значительного уменьшения числа клеток «памяти».

ВЫВОДЫ

1. Введение серотонина и его предшественника 5-окситриптофана в период первичной иммунизации нарушает формирование иммунологической памяти, связанной с синтезом IgG-антител, что проявляется в подавлении вторичной IgG-реакции и в образовании IgG-антител по первичному типу.
2. Повышение содержания серотонина в период первичного ответа снижает интенсивность IgM-вторичного ответа, который, как и у контрольных мышей, проходит по типу первичной реакции.

Институт физиологии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21X 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Идова Г. В., Девойно Л. В. 1972. Динамика образования IgM- и IgG-антител у мышей при введении серотонина и его предшественника 5-окситриптофана. — Бюлл. эксп. мед., 3, 62—64.
2. Незлин Р. С., Кульпина Л. М. 1964. Разделение сывороточных белков по молекулярному весу с помощью декстранового геля сефадекса Г-200. — Вопр. мед. химии, 10, вып. 5, 543—545.
3. Boyden S. V. 1951. The adsorption of proteins on erythrocytes treated with tannic acid and subsequent haemagglutination by antiprotein sera. J. Exp. Med., 93, 2, 107—120.
4. Deutsch H. F., Morton J. I. 1957. Dissociation of human serum macroglobulins. — Science, 25, 3248, 600.
5. Schirmacher V., Rajewsky K. 1970. Determination of antibody class in a system of cooperating antigenic determinants. — J. Exp. Med., 132, 5, 1019—1034.
6. Valentova V., Germy J., Many J. 1967. Immunological memory of IgM type antibodies. — Folia biol. (Praha), 13, 2, 160—168.
7. Durkin H. G., Thorbecke G. J. 1971. Relationship of germinal centers in lymphoid tissue to immunologic memory. V. The effect of prednisolone administered after the peak of the primary response. — J. Immunol., 106, 4, 1079—1085.
8. Пухальская Е. Ч. 1966. Серотонин и клеточная пролиферация в норме и патологии. Автореф. дисс., М.

G. V. Idova

PRODUCTION OF IgG AND IgM ANTIBODY IN SECONDARY IMMUNE RESPONSE IN INCREASED SEROTONIN LEVEL AT PRIMARY IMMUNE RESPONSE

The effect of serotonin and 5-hydroxytryptophan on secondary IgM and IgG immune response was studied in BALB/c mice immunized with serum bovine albumin. It was shown that increased serotonin level impaired formation IgG immunological memory what it

express a suppression of the secondary IgG response and the development of a primary type of IgG antibody responses. With respect to IgM response after secondary immunization, increased serotonin level evoked a primary type of IgM antibody production as in controls, although less intense.

УДК 612.822.3+591.513

С. Б. ЦВЕТОВСКИЙ

ОБНАРУЖЕНИЕ ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЧЕСКИХ И ВЕГЕТАТИВНЫХ КОРРЕЛЯТОВ УСЛОВНЫХ ЭМОЦИОНАЛЬНЫХ РЕАКЦИЙ, ВЫРАБАТЫВАЕМЫХ В ОСТРОМ ОПЫТЕ

Условную эмоциональную реакцию вырабатывали при сочетании тона с болевым электрокожным раздражением. Для обнаружения электроэнцефалографических реакций и изменений сердечного ритма биоэлектрические потенциалы обрабатывали на аналоговой вычислительной машине. Последующее выделение этих реакций, а также кожно-гальванической производили путем накопления на специализированных цифровых машинах (анализаторах). Качество выработанных реакций позволяет считать их коррелятами условной реакции страха.

Объективным отражением эмоций являются сдвиги в вегетативных функциях [1]. Согласно активационной теории, включение эмоций должно сопровождаться реакцией активации в электроэнцефалограмме [2]. Следовательно, реакции вегетативной нервной системы и изменения электрической активности мозга могут быть показателями выработки и угасания условных эмоциональных реакций.

Для параллельной регистрации различных вегетативных функций и осуществления безартефактных электроэнцефалографических отведений наиболее удобны эксперименты на обездвиженных животных. Возможность формирования условных связей на уровне центральной нервной системы в таких опытах при последующем контроле исполнения условного рефлекса в поведении показана рядом авторов [3, 4].

В связи с этим в настоящей работе была поставлена задача поиска коррелятов условных эмоциональных реакций в электрической активности коры и структур лимбической системы мозга при одновременной регистрации кожно-гальванических реакций (КГР) и условных изменений частоты сердечных сокращений.

МЕТОДИКА

Опыты проведены на 36 ненаркотизированных, обездвиженных диплоидных кошках.

Для регистрации кожно-гальванической реакции применялись круглые цинковые электроды площадью 3 см^2 с прокладками из поролон, смоченного физиологическим раствором. Усиление отводимого электродами потенциала производилось усилителем со входом по постоянному току. Для снятия электрокардиограммы использовались стальные иглочатые электроды, введенные под кожу передней и задней конечностей.

ЭЭГ-отведения с коры, гиппокампа и ретикулярной формации осуществлялись с помощью нихромовых электродов, вживленных по координатам атласа [5]. Для обнаружения реакций энцефалограмма обрабатывалась на аналоговой вычислительной машине алгоритмом, учитывающим одновременно амплитудные и частотные изменения сигнала. Машина вы-

числяла отношение \bar{V}/\bar{f} , где \bar{V} — скользящее среднее значение амплитуды, \bar{f} — скользящее среднее значение частоты колебаний ЭЭГ.

Алгоритм, а также схема, позволяющая регистрировать слабые изменения частоты сердечных сокращений, были специально разработаны нами для этих экспериментов. Последующее выделение реакции осуществлялось накоплением на анализаторах ART-1000 и NTA-512. Параллельно производилась непрерывная запись энцефалограммы, КГР и кардиограммы на ленте энцефалографа.

Схема опыта включала три основные процедуры. Вначале следовало привыкание, т. е. предъявление не связанных с подкреплением стимулов, представляющих собой тон длительностью 3 с. Затем проводилось обучение, заключающееся в применении сочетаний условного и безусловного раздражителей. Безусловным подкреплением служило болевое (электрокожное) раздражение конечности серией импульсов, длящейся 1 с и задержанной по отношению к началу тона на 2 с. Отражающие обучение изменения в реакциях регистрировалось в процедуре контроля, когда вновь предъявлялись изолированные условные стимулы. Стимулы и их сочетания подавались по случайной программе с интервалом 30—60 с.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Электрические реакции, регистрируемые во время процедуры привыкания, отражали угасание ориентировочного рефлекса. Реакция ЭЭГ-активации и кожно-гальванические реакции амплитудой до 10 мВ отмечались лишь на первые предъявления тона. После 4—10 применений стимула реакция десинхронизации в коре становилась слабо выраженной и длилась не дольше 5—10 с; реакции в подкорковых отведениях отсутствовали, кожно-гальваническая реакция уменьшалась в 4—5 раз или совсем исчезала. Сердечная реакция при этом заключалась в увеличении частоты сокращений. Однако сдвиг в сторону тахикардии в большинстве случаев не превышал 1% от начальной частоты.

При проведении тестирования после обучения в электрических реакциях мозга наблюдалась выраженная реакция ЭЭГ-активации, по продолжительности превышавшая 10-секундный временной интервал машинного анализа. Амплитуда КГР увеличивалась до 20—25 мВ. Высокоамплитудные кожно-гальванические реакции и десинхронизация в коре часто сопровождалась появлением в вызванной электроэнцефалограмме ретикулярной формации и гиппокампа низкоамплитудного ритма частотой 4—5 Гц. Частота сердечных сокращений при предъявлении ставшего условным стимула уменьшалась, т. е. знак реакции менялся на обратный. Величина реакции достигала 3% от значения начальной частоты (рис. 1).

Для появления признаков условнорефлекторного изменения реакций достаточно было применения 10 сочетаний условного и безусловного стимулов. В этом случае все реакции угасали в течение второго или третьего десятка предъявлений неподкрепляемого условного стимула. Наибольшую выраженность и устойчивость к угашению имели реакции, выработанные при применении 30—50 сочетаний. В этом случае длительность угасания могла достигать 100 предъявлений изолированного условного сигнала. Дальнейшее увеличение продолжительности обучения не увеличивало длительности угасания.

Повторное обучение после угасания всегда требовало меньшего числа сочетаний, чем первое. При неполностью угашенном условном рефлексе условные реакции возобновлялись даже в том случае, когда применялись всего 2—3 сочетания.

Для исключения возможного эффекта сенситизации до обучения и после него регистрировались реакции на несочетающиеся с подкреплением

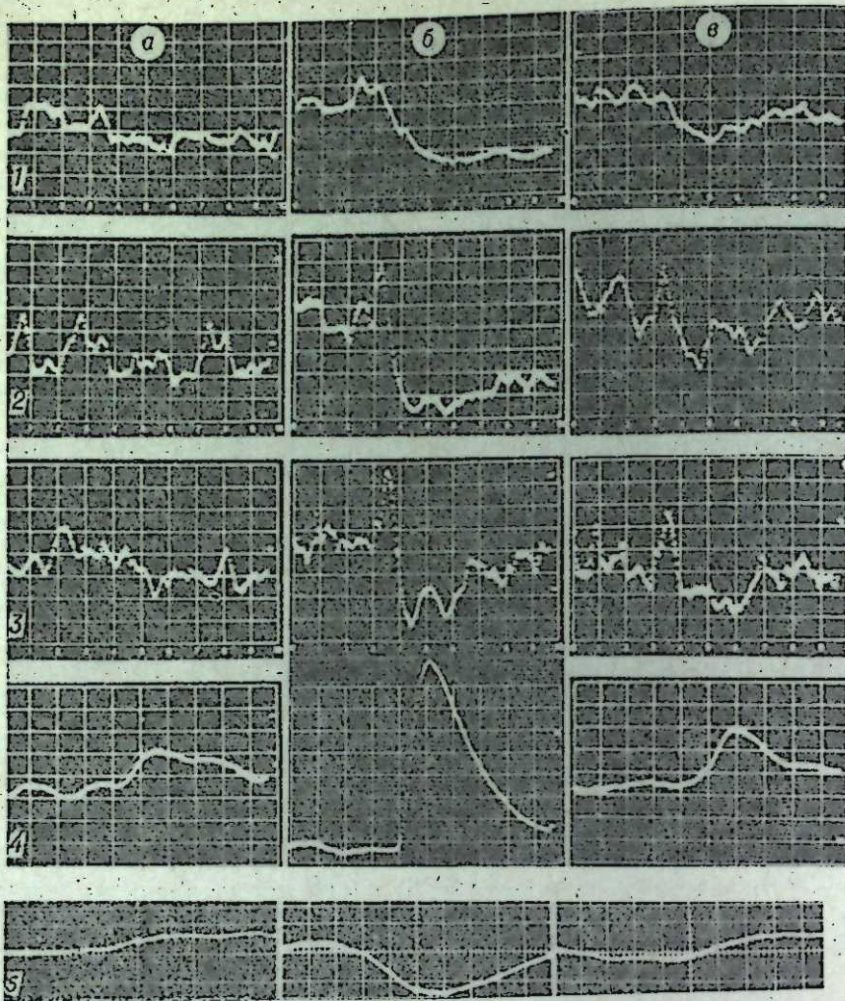


Рис. 1. Изменение электроэнцефалографических и вегетативных реакций после обучения.

Кривые представляют собой усредненные электрические реакции, полученные при накоплении 10 отдельных реализаций. 1, 2, 3 — обработанные на аналоговой машине электрические реакции коры, гиппокампа и ретикулярной формации мозга; 4 — кожно-гальваническая реакция; 5 — сердечная реакция. а) Привыкание; б) контроль после обучения; в) угасание. Длительность времени анализа для энцефалографических реакций и КГР 10 с, для сердечных — 20 с. Условный стимул (тон) подавался в течение 4-й — 6-й с.

сенсорные стимулы (свет). Эти реакции не изменялись после обучения (рис. 2). Применение изолированных безусловных стимулов до процедуры привыкания также не вызвало сходных с показателями обучения изменений в реакциях на стимул, который в дальнейшем использовался в качестве условного.

Болевая стимуляция всегда сопровождалась увеличением частоты сердечных сокращений, достигавшим 5—7% от исходного значения.

Результаты опытов показывают, что после применения сочетаний тона с болевым электрокожным подкреплением у обездвигнутых животных биоэлектрической активности различных структур мозга и таких вегетативных показателей, как КГР и частота сердечных сокращений. Длительное неугасание и отрицательные результаты тестов на сенситизацию дают основание считать регистрируемые после обучения реакции условнорефлекторными.

Наблюдаемые реакции заключались в появлении ЭЭГ-активации, брадикардии, увеличении амплитуды КГР. По данным [2, 6] такие изме-

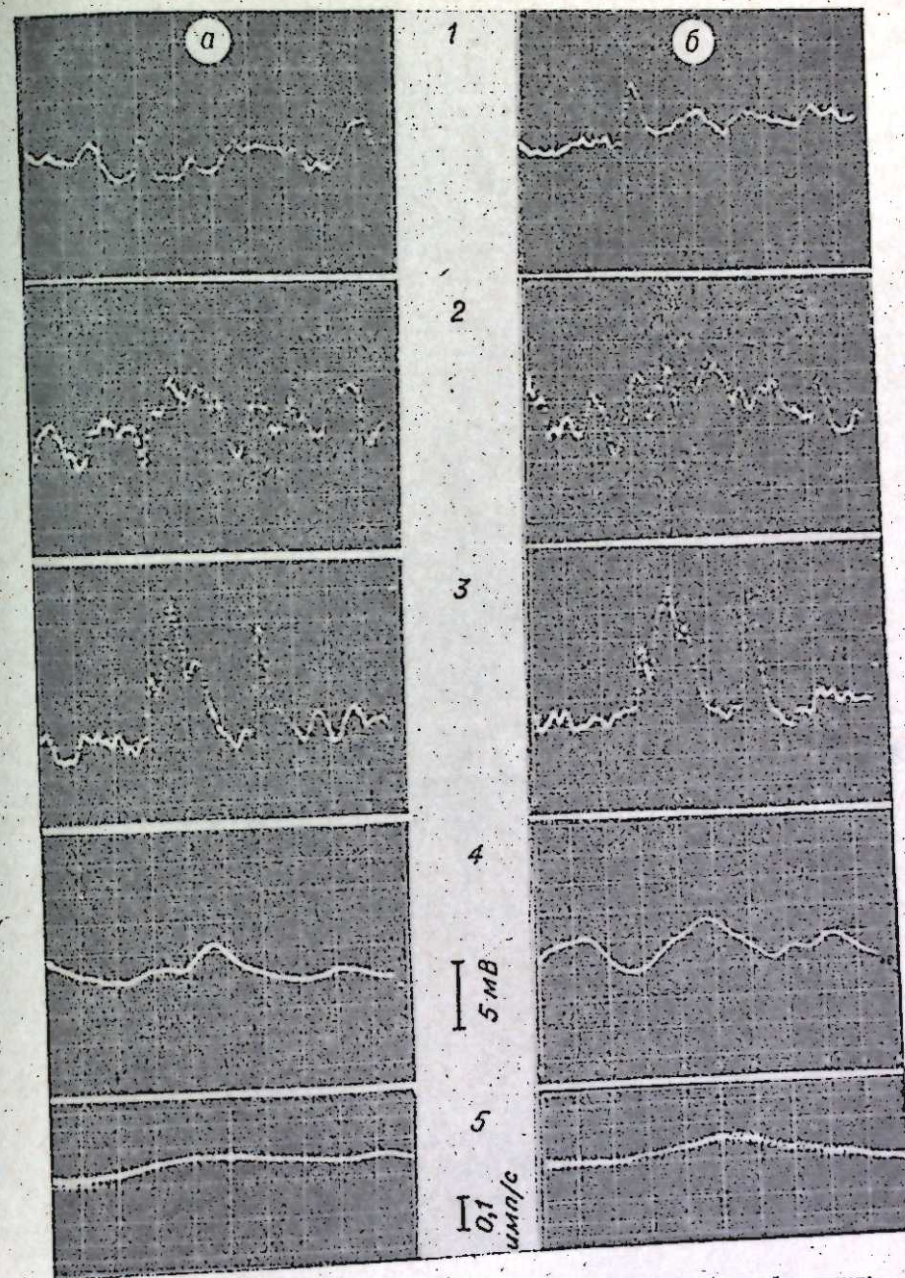


Рис. 2. Реакция на несвязанный с подкреплением контрольный стимул: а) до обучения; б) после обучения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

нения ЭЭГ и вегетативных реакций являются электрофизиологическими коррелятами эмоциональных реакций. Таким образом, можно полагать, что в наших опытах условные реакции имеют эмоциональный компонент. Описанная модель совмещает широкие возможности фармакологического анализа (аппликации на кору мозга, внутривентрикулярные введения) с простотой и безартефактностью регистрации электрофизиологических показателей.

Институт физиологии
СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/IX 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Симонов П. В. 1970. Теория отражения и психофизиология эмоций. М., «Наука».
2. Линдсли Д. Б. 1960. Эмоции.— В сб.: Экспериментальная психология, 1, ИЛ, с. 629—673.
3. Bucwald J. S., Stendish M., Eldred E., Halas E. S. 1964. Contribution of muscle spindle circuit to learning a suggested by training under flaxedil. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 16, 582—594.
4. Leaf R. C. 1964. Avoidance response evocation as a function of prior discriminative fear conditioning under curare.— *J. Compar. Physiol. Psychol.*, 58, 3, 446—449.
5. Snider R. S., Niemer W. T. 1961. A stereotaxic atlas of the cat brain. Chicago Univ. press.
6. Орджоникидзе Ц. А., Пхакадзе Л. Д. 1971. Изменения сердечного ритма в связи с разным эмоциональным состоянием у бескорковых и нормальных кошек.— В сб.: Структурная, функциональная и нейрохимическая организация эмоций. Л., «Наука», с. 134—140.

S. B. Zvetovskiy

DISCOVERY OF ELECTROENCEPHALOGRAPHIC AND VEGETATIVE CORRELATES OF CONDITIONED EMOTIONAL RESPONSE IN ACUTE EXPERIMENTS

The emotional response was conditioned by tone-footshock pairing. To discover electroencephalographic response and heart rate changes biopotentials were treated by means of analogues computer. The subsequent isolation of these responses as well as skin galvanic response was performed by accumulation them on specialized digital computer. Characteristics of treated responses permit to consider these responses as correlates of conditioned fear reaction.

УДК 612.821.6

И. М. ВИННИЦКИЙ

ЭФФЕКТ СТИМУЛЯЦИИ МИНДАЛЕВИДНОГО КОМПЛЕКСА РАЗЛИЧНЫМИ ПАРАМЕТРАМИ ТОКА НА ВЫРАБОТКУ ОБОРОНИТЕЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ У КРЫС

В опытах на крысах-самцах линии Вистар исследовалось влияние кратковременной унилатеральной стимуляции базолатеральных ядер МК на выработку условной реакции пассивного избегания (УРПИ). Обнаружено, что низко- и высокочастотная стимуляция значительно ухудшают выработку УРПИ как в первый день эксперимента, так и в последующие. При стимуляции частотой 40 имп/с установлено ухудшение выработки реакции в первые два дня, но резкое увеличение выработки в третий день. При стимуляции частотой 60 имп/с и варьировании силы стимулирующего тока выявлены параметры, ускоряющие выработку УРПИ уже в первый день.

Полученные результаты рассматриваются с позиций нарушения формирования следа памяти при низко- и высокочастотной стимуляции, в то время как при стимуляции в диапазоне частот 40—60 имп/с нейронным структурам МК, вероятно, задается ритм, усиливающий эмоциональную реакцию страха, обусловленную на первом этапе самой процедурой обучения.

В последние годы особая роль в механизмах эмоций и памяти отводится структурам архиналеокортекса и, в частности, миндалевидному комплексу (МК, амигдала) [1—5]. В опытах на животных показано, что

электрическая стимуляция в зависимости от используемых параметров тока и ядер МК, подвергшихся воздействию, приводит к разным эмоциональным реакциям [6—9].

Исследования, в которых применялся метод стимуляции структур МК для выяснения его роли в механизмах памяти, единичны, а результаты, полученные в них, в значительной степени противоречивы.

Целью настоящей работы являлось исследование эффекта стимуляции МК током различных параметров на выработку оборонительных условных рефлексов.

МЕТОДИКА

Опыты были проведены на 106 крысах-самцах линии Вистар весом 260—280 г. В работе использовалась методика выработки условной реакции пассивного избегания (УРПИ), предложенная Брюннером с соавт. [10]. Животных помещали на небольшой деревянной площадке в центре экспериментальной камеры с электрифицированным полом. В течение первых трех дней регистрировали латентный период схождения (ЛПС) крысы с площадки на пол. Начиная с четвертого дня при схождении с платформы крысы получали слабый одноразовый удар тока по лапам (0,75 мА в течение 0,5 с) ежедневно. Критерием выработки УРПИ служило пребывание животных на платформе в течение 30 с. Как было установлено нами ранее, применение таких параметров электрокожного раздражения приводит к выработке УРПИ лишь при многократных предъявлениях.

Некоторым животным по координатам атласа Де Гроота [11] стереотаксически в асептических условиях под нембуталовым наркозом вживляли интроевые биполярные электроды, сделанные из проволоки диаметром 150 мк с дополнительным покрытием полиэфирным лаком на всем протяжении за исключением кончика (0,5 мм). С целью более прочной фиксации вживленных электродов на расстоянии 3 мм от трепанационного отверстия с двух сторон в кости черепа вживляли серебряные штيفты. Затем электроды и штифты заливали быстротвердеющей пластмассой «бутакрил». Раневую поверхность обрабатывали 2%-ным раствором йода и засыпали стрептоцидом. Ориентацию электродов производили в базолатеральную группу ядер МК. Животные поступали в опыт через неделю после операции. Стимуляцию ядер МК осуществляли с помощью стимулятора СИФ-4М в течение 10 с прямоугольными импульсами тока, она следовала немедленно после получения крысой электрокожного раздражения. Сразу же после стимуляции животных убрали из камеры. В работе использовали диапазоны частот от 5 до 200 имп/с при силе тока от 20 до 100 мкА и длительности импульсов 0,3 мс.

Предварительно на 8 животных с помощью вживленных электродов исследовали биоэлектрическую активность обоих МК, сенсомоторных и зрительных областей коры мозга. Регистрацию ЭЭГ производили непосредственно сразу по окончании унилатеральной стимуляции МК током указанных выше параметров с помощью 4-канального электроэнцефалографа ЧЭЭГ-1 и продолжали в течение 10—20 мин.

В контрольную группу крысы входили интактные животные (32 крысы) и так называемый «оперированный» контроль — крысы с электродами, вживленными в базолатеральную группу ядер МК, которые в дальнейшем подвергались только процедуре обучения (15 крысы). В опытной группе животным также были вживлены электроды в исследуемую структуру, но в ходе эксперимента следом за процедурой обучения производилась стимуляция базолатеральных ядер МК током разных параметров (59 крысы). По окончании опыта крысы забивали. Их мозг фиксировали в 10%-

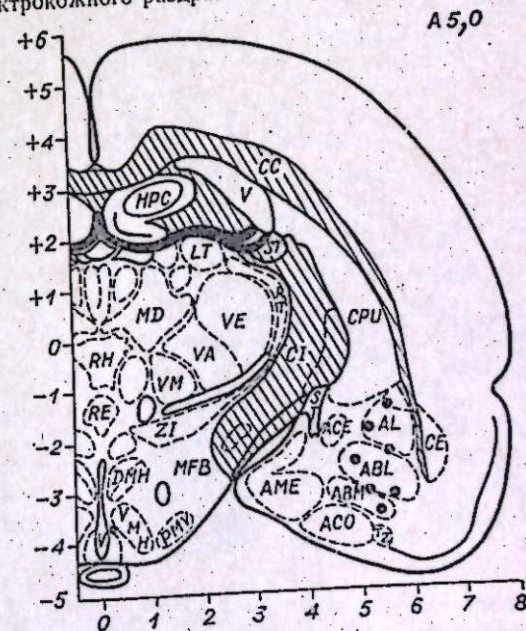


Рис. 1. Схематическое изображение локализации электродов в базолатеральных ядрах МК (схема мозга по Де Грооту [11]).

AL — n. amygd. lat.; ABL — n. amygd. basalis pars lat.; ABM — n. amygd. basalis pars med.; ACO — n. amygd. corticalis; AME — n. amygd. med.; ACE — n. amygd. centr.

ном растворе формалина для последующего гистологического контроля местоположения электродов по общепринятой методике. Установлено (рис. 1), что электроды находились в области двух ядер, составляющих базолатеральный комплекс МК — AL и AVL. На протяжении всего опыта крысы содержались в индивидуальных клетках при свободном доступе к пище и воде.

Статистическую обработку результатов экспериментов производили по методу вычисления ошибки разности по выборочным долям [12]. В каждой серии экспериментов стимуляция ядер МК был свой контроль, проводимый параллельно в тот же день, когда животные опытных серий подвергались процедуре обучения. Отсутствие существенных различий в выработке УРПИ у контрольных животных в разных сериях экспериментов позволило объединить результаты именно этих серий в одну группу.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование изменений биоэлектрической активности мозга животных при односторонней стимуляции МК показало, что при применении всего спектра использованных нами характеристик раздражающего тока судорожная активность не была зарегистрирована ни в нейрональных структурах МК, ни в коре мозга.

Методика обучения животных при многократных сочетаниях позволила четко проследить динамику выработки УРПИ. В контрольной группе после первого сочетания обучилось 31,2% крыс, после второго и третьего — соответственно по 25% животных (рис. 2, а). Максимум обучившихся животных (81,2%) приходится на первые три дня обучения. Для достижения критерия почти всем оставшимся крысам необходимо было дополнительное применение еще трех сочетаний.

Хирургическая операция и вживление электродов в базолатеральную группу ядер МК не вызвали каких-либо существенных изменений в выработке УРПИ. Так же, как и у интактных животных, после первого и второго сочетаний обучилось по 27%, а после третьего — 33% крыс (рис. 2, б). Таким образом, после трех сочетаний общее число обучившихся крыс составило 87%. Для достижения критерия всеми животными этой группы необходимо применение также только трех сочетаний.

В дальнейших сериях опытов выработка УРПИ прослеживалась на фоне стимуляции ядер МК. Установив ранее [5], что стимуляция базолатеральных ядер МК (200 имп/с, 0,3 мс, 100 мкА в течение 10 с), следующая непосредственно вслед за обучением, вызывает у крыс амнезический эффект, считали целесообразным проследить вначале динамику обучения, используя те же частотные характеристики стимуляции, но значительно уменьшив силу тока (до 20 мкА). Оказалось, что и на фоне такой стимуляции обучение животных происходит значительно хуже, чем в контрольных группах. Так, после первого сочетания обучилось только 11% крыс, после второго и третьего — соответственно 22 и 33%. Для достижения критерия всеми оставшимися животными потребовалось применение еще 10 сочетаний (см. рис. 2, в).

Еще более отчетливое ухудшение выработки УРПИ было обнаружено при низкочастотной стимуляции (5 имп/с, 100 мкА). После первого сочетания УРПИ не

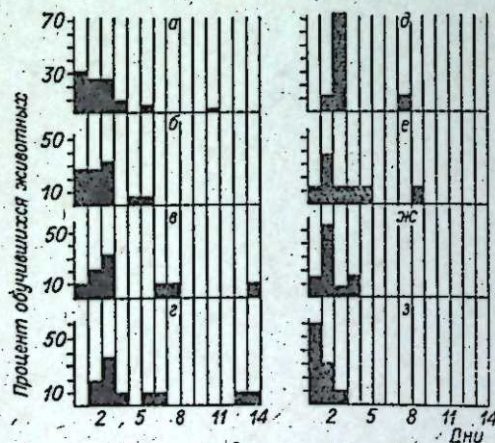


Рис. 2. Влияние унилатеральной стимуляции базолатеральных ядер МК на выработку УРПИ у крыс.

а) контроль; б) «оперированный» контроль; в) стимуляция (200 имп/с, 20 мкА, 0,3 мс) в течение 10 с сразу после обучения током; г) 5 имп/с, 100 мкА, 0,3 мс; д) 40 имп/с, 20 мкА, 0,3 мс; е) 60 имп/с, 60 мкА, 0,3 мс; ж) 60 имп/с, 40 мкА, 0,3 мс; з) 60 имп/с, 20 мкА, 0,3 мс.

была выработана ни у одного животного ($p < 0,001$; здесь и ниже в сравнении с первым днем обучения крыс в контрольной группе), после второго — лишь у 18%, а после третьего — у 36% крыс (см. рис. 2, з). Таким образом, после трех сочетаний только у 54% животных прослеживалось наличие УРПИ. Обучение до критерия оставшихся животных потребовало применения еще 9 сочетаний.

При стимуляции базолатеральных ядер МК с частотой 40 имп/с при силе тока 20 мкА было выявлено, что после первого сочетания УРПИ не была выявлена ни у одного животного ($p < 0,001$), после второго — у 12,5%, однако после третьего сочетания число обучившихся крыс достигло 75% (см. рис. 2, д). Данные этой серии опытов, как и двух предыдущих, показали, что влияние стимуляции ядер базолатерального комплекса МК на выработку УРПИ наиболее отчетливо прослеживается в первый и второй экспериментальные дни.

Обучение животных при стимуляции частотой 60 имп/с и силе тока в 80 мкА происходило следующим образом: после первого сочетания выработка УРПИ прослеживалась у 12,5% крыс, после второго — у 37,5, а после третьего — еще у 12,5%. Несмотря на то, что после трех сочетаний общее количество обучившихся животных составило только 62,5% (см. рис. 2, е), при двух последующих сочетаниях обучилось еще 25% крыс. Параметры стимуляции, использованные в этой серии экспериментов, в сравнении с предыдущими, оказались более предпочтительными, и в последующих сериях представлялось целесообразным не изменять частоту стимуляции, а варьировать только силу тока. Применение тока частотой 60 имп/с, но слабее по силе (40 мкА) привело к тому, что после первого сочетания обучилось 15% крыс, после второго — 54, а после третьего общее количество животных с выработанной УРПИ достигло 77% (см. рис. 2, ж). В этой серии, в сравнении с предыдущими, прослеживается некоторая тенденция облегчения обучения в первый экспериментальный день. Кроме того, обращает на себя внимание тот факт, что для обучения всех животных потребовалось применение еще одного сочетания. При уменьшении же силы тока до 20 мкА (при частоте 60 имп/с) было обнаружено, что уже после первого сочетания обучилось 60% крыс ($p < 0,05$), после второго — 30, а после третьего — 10% (см. рис. 2, з).

Проведенные эксперименты показали, что «навязыванием» нейронам МК определенной активности можно существенно вмешиваться в формирование следа памяти. Известные результаты исследований [13—16], выяснивших, что у животных в состоянии эмоционального напряжения в базолатеральных ядрах МК и латеральном гипоталамусе возникает взрывная активность в виде высокоамплитудных волн частотой 35—55 кол/с. Особый интерес представляет тот факт, что подобная активность возникает в ответ только на биологически значимые раздражения различной модальности и отсутствует при раздражениях, не имеющих эмоциональной окраски. Т. Н. Опинани с соавт. [15, 16] сообщили, что взрывная активность в структурах МК может быть спровоцирована не только внешними раздражителями, вызывающими реакцию страха или агрессии, но и прямой стимуляцией ядер МК. Следовательно, используя различные параметры электротока для стимуляции ядер МК, можно активно воздействовать не только на нейронные характеристики этой структуры, но и на эмоциональные реакции животных.

Вероятно, низко- и высокочастотная стимуляция в первую очередь нарушают процесс формирования следа памяти, в то время как при стимуляции в диапазоне частот 40—60 имп/с и определенной силе тока нейронным структурам МК задается ритм, вызывающий у животных значительное усиление эмоциональной реакции страха, обусловленной на первом этапе самой процедурой обучения.

Институт физиологии Сибирского филиала
АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
3/1 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Brady J. V., Schreiner L., Geller I., Kling A. 1954. Subcortical mechanisms in emotional behavior, the effect of rhinencephalic injury upon the acquisition and retention of a conditioned avoidance response in cats.—*J. comp. physiol. Psychol.*, 47, 179—186.
2. Goddard G. V. 1964. Amygdaloid stimulation and learning in the rat.—*J. comp. physiol. Psychol.*, 58, 23—30.
3. Бернташвили И. С. 1968. Эмоциональная психонервная и условнорефлекторная деятельность архипалеокортекса.— В кн.: Структура и функция архипалеокортекса. Гагрские беседы, т. V. М., «Наука», с. 11—44.
4. Черкес В. А. К физиологии миндалевидных ядер. Там же, с. 258—267.
5. Ильюченко Р. Ю., Винницкий И. М. 1971. Влияние высокочастотной стимуляции миндалевидного комплекса на память у крыс.—*Ж. высш. нервн. деят.*, 21, 6, 1220—1222.
6. Wood C. D. 1958. Behavioral changes following discrete lesions of temporal lobe structures.—*Neurology*, 8, 215—220.
7. Ursin H., Kaada B. R. 1960. Subcortical structures mediating the attention response induced by amygdaloid stimulation.—*Exptl. Neurology*, 2, 109—122.
8. Алликметс Л. Х. 1966. Поведенческие реакции, вызванные электрической стимуляцией миндалевидного комплекса переднего мозга у кошек.—*Ж. высш. нервн. деят.*, 16, 6, 1082—1091.
9. Звартау Э. Э. 1969. Центральная регуляция агрессивно-оборонительных реакций и психотропный эффект транквилизаторов.— В сб.: Нейрофармакология процессов центрального регулирования. Л., 199—244.
10. Brunner R. L. B., Rossi R. R., Stutz R. M., Roth T. G. 1970. Memory loss following posttrial electrical stimulation of the hippocampus.—*Psychon. Sci.*, 18, 159—160.
11. De Groot J. 1959. The rat forebrain in stereotaxic coordinates.—*Verhandel. Koninkl. Nederl. Acad. van Wetenschappen, Naturkunde*, 52, 4—45.
12. Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск. Изд-во СО АН СССР, с. 130.
13. Lesse H. 1960. Rhinencephalic electrophysiological activity during "emotional behavior" in cats.—*Psychiatr. Res. Rep.*, 12, 224—237.
14. Mc Lennan H., Graystone P. 1965. The electrical activity of amygdala and its relationship to that of the olfactory bulb.—*Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 43, 1009—1017.
15. Онииани Т. Н., Орджоникидзе Ц. А. 1968. Изменение электрической активности некоторых структур головного мозга кошки при общих поведенческих реакциях.— В сб.: Современные проблемы деятельности и строения центральной нервной системы. Тбилиси, «Мецинереба», с. 5—13.
16. Орджоникидзе Ц. А., Онииани Т. Н. О функциональной локализации в миндалевидном ядре и гипоталамусе.— Там же, с. 68—85.

I. M. Vinnitsky

EFFECT OF STIMULATION
OF THE AMYGDALOID COMPLEX
BY CURRENT OF DIFFERENT PARAMETERS
OF THE ACQUISITION
OF DEFENSIVE CONDITIONAL REFLEXES ON RATS

The influence of short-term unilateral stimulation of the basolateral nuclei of the amygdaloid complex on the acquisition of the conditioned reaction of passive avoidance (CRPA) was studied in experiments on male white rats (Wistar) by repeated trails. It was found that low and high frequency stimulations considerably deteriorate the acquisition of the CRPA both in the first and subsequent days. When the stimulation was presented at 40 pulses/sec, the CRPA was acquired weaker in the first two days, but on the third day its acquisition improved sharply. By stimulating at 60 pulses/sec and varying current intensity parameters were established accelerating the acquisition of the CRPA on the first day of the experiment. The results are interpreted as indicating the impairment of the formation of memory trace at low and high frequency stimulation. While during stimulation at the 40—60 pulses/sec frequency, the neuronal structures of the amygdaloid complex are probably paced and acquire a rhythm enhancing the emotional fear response conditioned at the first stage of the learning procedure.

В. П. ТОМСОНС, К. Н. ВЕРЕВКИНА,
А. Н. ЗАКАБУНИИ, В. М. ТОМИЛОВА

ПРОТИВООПУХОЛЕВОЕ ДЕЙСТВИЕ
ФЕРМЕНТАТИВНОГО ГИДРОЛИЗАТА РНК
И ОТДЕЛЬНЫХ ФРАКЦИЙ ОЛИГОРИБОНУКЛЕОТИДОВ

Установлено, что ферментативный гидролизат РНК тормозит рост асцитной карциномы Эрлиха у мышей линии СС57Вг и первично перевитой сингенной аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не. Освобождение ферментативного гидролизата РНК от коротких олигонуклеотидов (моно-, ди- и частично тринуклеотидов), которые лучше связываются клетками, но не оказывают заметного влияния на рост опухоли, повышает его противоопухолевую активность. Установлено, что высокой противоопухолевой активностью обладает фракция пентарибонуклеотидов. Адекватная противоопухолевая активность характерна для дозы ферментативного гидролизата РНК, в котором содержится эффективная, действующая доза пентарибонуклеотидов.

Ранее нами было показано, что введение ферментативного гидролизата РНК мышам линии СС57Вг тормозит рост асцитной карциномы Эрлиха [1].

В настоящей работе исследовано влияние отдельных фракций олигорибонуклеотидов ферментативного гидролизата РНК на рост асцитной карциномы Эрлиха у мышей линии СС57Вг и первично перевитой сингенной аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для опытов использовали РНК, выделенную из печени крупного рогатого скота на опытной установке СКТБ биологически активных веществ (г. Новосибирск) и дополнительно очищенную в лабораторных условиях многократным переосаждением 1 М NaCl. $E_{1\text{mc}}^{260}$ такого препарата при 260 мкм составляла 220—230 оптических единиц (ОЕ). $E_{260}^{260}/E_{280}^{260} = 1,97—2,43$, $E_{260}^{260}/E_{230}^{260} = 2,06—2,59$. Меченая P^{32} — РНК *E. coli* была получена из Тартусского государственного университета.

РНК гидролизовали панкреатической РНКазой (КФ 2.7.7.16) производства Ленинградского мясокомбината в 0,1 М трис. HCl-буфере, pH=7,4, в течение 15—17 ч при 37°С и весом соотношении РНК: фермент=100:1.

Фракционирование олигорибонуклеотидов проводили на колонках с ДЭАЭ-целлюлозой (Reanal, ВНР) по Тенеру [2]. После нанесения гидролизата РНК колонку промывали 7 М мочевиной и элюировали олигорибонуклеотиды линейным градиентом концентраций NaCl (от 0,1 до 0,3 М) в 7 М мочевины, 0,005 М трис. HCl-буфере, pH=7,8. Обессоливание элюатов проводили на колонках с ДЭАЭ — целлюлозой.

В опытах использовали двухмесячных мышей линии СС57Вг с перевитой асцитной карциномой Эрлиха. Для перевивки животным вводили внутрибрюшинно $\sim 10 \cdot 10^6$ клеток асцитной карциномы Эрлиха. Сингенную спонтанную аденокарциному молочной железы перевивали подкожно по 0,2 мл 20%-ной клеточной суспензии мышам линии СЗН/Не. Препараты олигорибонуклеотидов вводили внутрибрюшинно ежедневно, если в опыте были мыши с асцитной карциномой Эрлиха, или через день, если в опыте были инъецируемые препараты указаны ниже.

О противоопухолевом действии препаратов судили по торможению роста опухолей и изменению веса опухолей в конце эксперимента.

Для опытов *in vitro* использовали клетки асцитной карциномы Эрлиха, извлекаемые из брюшной полости мышей через 6—7 дней после перевивки. Клетки промывали 100-кратным объемом раствора Хэнкса и инкубировали при 37°С в течение двух часов в том же растворе; в инкубационную среду в зависимости от условий опыта добавляли гидролизат P^{32} -РНК или отдельные фракции олигорибонуклеотидов. О жизнеспособности клеток судили по витальной окраске их эозином. Через два часа после инкубации количество погибших клеток не превышало 10% и было одинаковым в контроле и в опыте. После инкубации с гидролизатом P^{32} — РНК клетки отмывали холодным раствором Хэнкса (4—6°С) до исчезновения радиоактивности в супернатанте. Меченые олигорибонуклеотиды экстрагировали из отмываемых клеток горячей $HClO_4$ ($t=90^\circ C$, конечная концентрация 0,5 М).

Радиоактивность проб определяли в водных растворах [3] на сцинтилляционном счетчике Mark II (Nuclear Chicago, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как видно из табл. 1, гидролизат РНК задерживает рост асцитной карциномы Эрлиха, а удаление с помощью диализа низкомолекулярных продуктов гидролиза повышает противоопухолевое действие ферментативного гидролизата РНК. При фракционировании на ДЭАЭ-целлюлозе ферментативный гидролизат РНК разделяется на 6—7 пиков (рис. 1, а). После диализа ферментативного гидролизата против дистиллированной

Таблица 1

Влияние олигорибонуклеотидов на рост асцитной карциномы Эрлиха

Вещество	Кол-во животных	Разовая доза в ОЕ на 10 г веса тела	% торможения веса опухоли	P
Ферментативный гидролизат РНК	80	125,0	35	>0,95
Диализованный ферментативный гидролизат РНК	40	62,5	52	>0,95
Тетрарибонуклеотиды	20	5,0	13	<0,95
	20	12,5	17	<0,95
	20	25,0	15	<0,95
	7	2,5	+10	<0,95
Пентарибонуклеотиды	32	5,0	45	>0,95
	20	12,5	15	<0,95
	20	25,0	20	>0,95
	20	5,0	15	<0,95
Гексарибонуклеотиды	20	12,5	15	<0,95
	20	25,0	25	>0,95

воды полностью исчезают пики моно- и динуклеотидов и снижается содержание тринуклеотидов (рис. 1, б [4]). Таким образом, повышение противоопухолевой активности гидролизата РНК после диализа связано, очевидно, с освобождением от низкомолекулярных продуктов.

В связи с этим мы исследовали влияние отдельных фракций диализованного ферментативного гидролизата РНК (тетра-, пента-, и гексануклеотидов) на рост асцитной карциномы Эрлиха. Оказалось, что только пентарибонуклеотиды в дозе 5 ОЕ на 10 г веса тела, которая соответствует их доле в эффективной дозе диализованного ферментативного гидролизата, обладали противоопухолевым эффектом: тормозили рост асцитной карциномы Эрлиха примерно на 50%. Увеличение дозы пентарибонуклеотидов в 2,5 или 5 раз не увеличивало, а даже снижало их противоопухолевый эффект. Ни тетра-, ни гексануклеотиды в испытанных дозах 5; 12,5; 25 ОЕ на 10 г веса тела практически не влияли на рост асцитной карциномы Эрлиха (табл. 1, рис. 2).

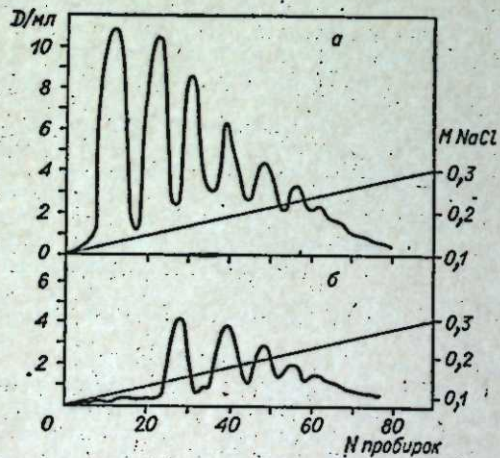


Рис. 1. Фракционирование ферментативного гидролизата РНК на ДЭАЭ-целлюлозе (колонка 3×50 см; емкость 50 ОЕ/мл; скорость элюции 40 мл/ч).

а) Хроматографический профиль гидролизата РНК до диализа; б) после диализа против дистиллированной воды.

Противоопухолевое действие пентарибонуклеотидов было проверено на мышях линии СЗН/Не с первично перевитой им сингенной аденокарциномой. Действие пентарибонуклеотидов сравнивали с влиянием на опухолевый рост диализованного ферментативного гидролизата РНК. Данные о влиянии гидролизата РНК и пентарибонуклеотидов на время появления, рост и вес опухолей представлены в табл. 2 и на рис. 3. Хотя время появления опухолей во всех группах было одинаковым, однако если мышам вводили диализованный ферментативный гидролизат РНК или пентарибонуклеотиды в течение двух месяцев, то к концу эксперимента вес опухолей у подопытных животных был соответственно в три и в два раза меньше по сравнению с контролем. Различия между подопытными группами были недостоверны.

Таким образом, влияние пентарибонуклеотидов на рост аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не в основном совпадало с противоопухолевой активностью диализованного ферментативного гидролизата РНК и коррелировало с содержанием пентарибонуклеотидов в данном препарате гидролизата.

Можно было предположить, что противоопухолевый эффект гидролизата или пентарибонуклеотидов связан с избирательной способностью определенных олигорибонуклеотидов накапливаться в опухолевых клетках и тормозить синтез нуклеиновых кислот и белков в них. Так, известно, что пентарибонуклеотиды связываются с РНК-полимеразой *E. coli* и тормозят ее активность [5, 6], а также ингибируют активность РНК-синтетазы [7].

В связи с указанными выше фактами была исследована способность опухолевых клеток избирательно связывать олигорибонуклеотиды определенной длины. Хотя клетки асцитной карциномы Эрлиха после двух часовой инкубации с гидролизатом 32 -РНК связывали 15% внесенной в среду радиоактивности, хроматографические профили гидролизата РНК до инкубации и после не различались. Эти данные давали основание считать, что либо все олигорибонуклеотиды равномерно связываются опухолевыми клетками, либо количество избирательно связываемых олигорибонуклеотидов так мало, что их не удастся вычленить из общего количества олигорибонуклеотидов.

Клетки асцитной карциномы Эрлиха инкубировали также с фракциями олигорибонуклеотидов различной длины. Из рис. 4 видно, что при до-

Таблица 2
Влияние диализованного ферментативного гидролизата РНК и пентарибонуклеотидов на появление и вес первично перевитой сингенной аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не

Условия опыта	Кол-во животных	Доза в ОЕ на 10 г веса тела	Среднее время появления опухоли в днях	Средний вес опухоли в граммах
Контроль	30		22,4±0,9	2,82±0,63
+гидролизат РНК	25	12	24,3±1,4	0,90±0,22
+пентарибонуклеотиды	9	1,2	22,3±0,8	1,39±0,25

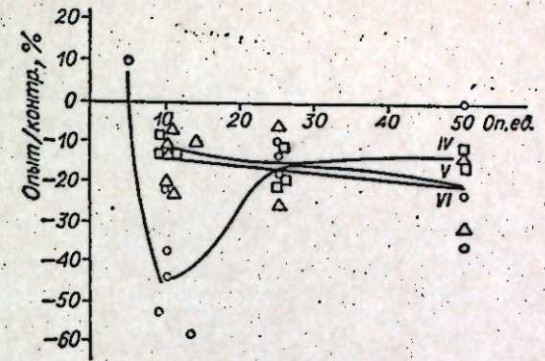


Рис. 2. Влияние тетра-, пента- и гексануклеотидов на вес асцитной карциномы Эрлиха.

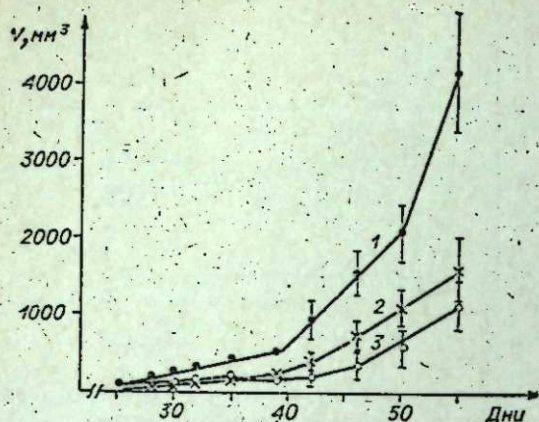


Рис. 3. Влияние диализованного ферментативного гидролизата РНК и пентарибонуклеотидов на рост аденокарциномы молочной железы у мышей линии СЗН/Не.

1 — контроль; 2 — животным вводили пентарибонуклеотиды; 3 — животным вводили гидролизат РНК.

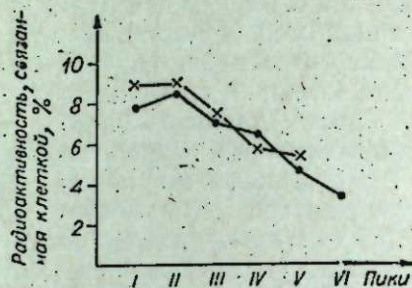


Рис. 4. Связывание клетками асцитной карциномы Эрлиха различных по длине олигорибонуклеотидов из ферментативного гидролизата РНК.

бавлении в среду эквимоллярных количеств олигорибонуклеотидов моно-, ди- и тринуклеотиды связываются клеткой в большем количестве, чем более длинные олигомеры. Очевидно, что способность олигорибонуклеотидов проникать в опухолевые клетки не коррелирует с их противоопухолевой активностью.

Установлено, что ферментативный гидролизат РНК тормозит рост асцитной карциномы Эрлиха и первично перевитой сингенной аденокарциномы молочной железы. Освобождение ферментативного гидролизата РНК от коротких олигонуклеотидов (моно-, ди- и частично тринуклеотидов), которые лучше связываются клетками, но не оказывают заметного влияния на рост опухоли, повышает его противоопухолевую активность. Высокой противоопухолевой активностью обладает фракция пентарибонуклеотидов, эффективная доза которой адекватна эффективной дозе ферментативного гидролизата РНК, в которой содержится такое количество пентарибонуклеотидов.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
СКТБ биологически активных веществ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/VI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Вереvкина К. Н., Салганик Р. И., Томсонс В. П. 1973. Влияние препаратов РНК и их гидролизатов на рост асцитной карциномы Эрлиха. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, вып. 1, 97—100.
2. Тенер Г. 1970. Ионнообменная хроматография в присутствии мочевины. — В кн.: Методы исследования нуклеиновых кислот. М., «Мир», с. 85—90.
3. Naviland R. T., Biebedr L. L. 1970. Scintillation counting of P^{32} without added scintillator in aqueous solutions and organic solvents and on dry chromatographic media. — *Analyt. Biochim.* 33, N 2, 323—334.
4. Cleaver J. E., Boyer H. W. 1972. Solubility and dialysis limits of DNA oligonucleotides. — *Biochim. Biophys. Acta*, 262, 116—124.
5. Knorre V. L., Vasilenko S. V., Salganik R. I. Specific binding of oligoribonucleotide fractions to *E. coli* RNA polymerase. — *FEBS Lett.* 1973, 30, N 2, 229—230.
6. Кнорре В. Л., Ефимова Л. Ю., Салганик Р. И. Влияние олигорибонуклеотидов, избирательно связываемых РНК-полимеразой *E. coli*, на ДНК-зависимый синтез РНК. — Молекулярная биология (в печати).
7. Hayashi H., Miura K. 1964. Inhibition of amino acyl RNA synthetase by polynucleotides. — *J. Mol. Biol.*, 10, N 2, 345—348.

V. P. Tomsons, K. N. Verevkina,
A. I. Zakabunin, V. M. Tomilova

ANTITUMOUR EFFECT OF RNA ENZYMIC HYDROLYSATE AND INDIVIDUAL FRACTION OF OLOGORIBONUCLEOTIDES

It was shown that RNA enzymic hydrolysate inhibited growth of Ehrlich ascites carcinoma in CC57Br mice and primary transplanted syngeneic mammary adenocarcinoma in C3H/He mice. Removal of mono-, di- and partially trinucleotides from the RNA hydrolysate, which binds better with cells, but has no marked influence on tumour growth, increases its antitumour activity. It was established that pentaribonucleotides possessed high antitumour activity; the efficient dose of pentaribonucleotides is about the same as that of RNA enzymic hydrolysate containing equal amount of this fraction.

УДК 616.002: 611.018.21

В. Д. ЧИМИТОВ

ДИНАМИКА МАКРОФАГАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ОЧАГЕ ХРОНИЧЕСКОГО АСЕПТИЧЕСКОГО ВОСПАЛЕНИЯ

У белых крыс прослежена динамика макрофагов в периферических ячейках подсаженной под кожу поливинилформальной губки с 5 по 60-й день после подсадки. Установлено, что до 15-го дня преобладают промакрофаги и гистиоциты, в более поздние сроки — некрофаги. С 35-го дня наблюдается значительное увеличение числа гемосидерофагов, макрофагов типа клеток Гофбауэра и «клеток резорбции».

Клеточную реакцию подкожной соединительной ткани при местном асептическом воспалении исследовали многие авторы [1—4 и др.]. Воспалительный процесс вызывали введением под кожу цельного инородного тела. Однако воспаление в этих случаях протекает быстро, поэтому подробное изучение реакции различных клеточных элементов соединительной ткани в последовательные фазы воспаления затруднено. Применение же пластмассовой губки позволяет получить воспаление, не завершающееся в течение нескольких месяцев [5], что дает возможность подробнее изучить динамику клеточных элементов в очаге воспаления. Целью настоящей работы являлось изучение состава и количественной динамики клеток макрофагального ряда в очаге хронического асептического воспаления, непосредственно от его начала в течение 2 месяцев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на беспородных белых крысах весом 150—200 г. 50 крыс под кожу подсаживали кусочки пластмассовой губки из поливинилформальной марки «МПВФ» или «Ivalon» размером 4×6×8 до 5×7×10 мм. Крыс забивали через 5, 7, 10, 15, 21, 28, 35, 42, 50 и 60 дней после операции. Подсаженную губку иссекали вместе с окружающей тканью, рассекали на две половины и фиксировали в 10%-ном формалине. Срезы окрашивали по Хейлу, по Перлсу, толунди с последующей заливкой в парафин. Срезы окрашивали по Гейденгайну. Ставили новым синим, азур-2-эозином, железным гематоксилином по Гейденгайну. Ставили ШИК-реакцию. У каждого животного в периферических ячейках губки в 10 квадратах площадью по 0,01 мм² (т. е. на общей площади 0,1 мм² подсчитывали макрофагальные элементы, фибробласты, лимфоциты (не подсчитывали макрофаги, входящие в макрофагальный барьер около собственного материала губки). Полученные данные по 5 крысам для каждого срока усредняли и определяли процентное соотношение различных клеточных форм.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В очаге асептического воспаления могут быть выделены семь форм клеток макрофагального ряда, описание которых было дано ранее [6]. В данной статье мы ограничились только кратким описанием шести форм макрофагов, которые были учтены при подсчетах.

1. Промакрофаги — относительно небольшие (3,6×4,9 мк) клетки с плотным ядром округлой или бобовидной формы. В ядрах промакрофагов в отличие от ядер лимфоцитов, основная масса хроматина сконцентрирована по периферии ядер, образуя своеобразный «хроматиновый пояс». Цитоплазма слабобазофильна, вакуолей и фагоцитированного материала не содержит.

2. Гистиоциты несколько крупнее промакрофагов (4,0×6,3 мк). Ядра расположены эксцентрично, имеют овальную или бобовидную форму. Хроматин мелкими зернами располагается по периферии ядер и образует более узкий «хроматиновый пояс», чем у промакрофагов. В цитоплазме обнаруживаются мелкие азурофильные зерна, однако вакуолей и выраженного фагоцитированного материала нет.

3. Некрофаги — относительно крупные клетки (6,0×8,3 мк). Рыхлое ядро с крупными глыбками хроматина расположено эксцентрично. Цитоплазма базофильна, в ней отчетливо видны вакуоли и фагоцитированный материал дегенерированных клеток.

4. Макрофаги типа клеток Гофбауэра — крупные округлые клетки (9,5×12,8 мк) со сморщенным ядром (4,3×5,7 мк) и характерной «пенистой» цитоплазмой.

5. Гемосидерофаги — крупные клетки, размеры которых значительно варьируют (от 7,2×9,8 до 10,9×23,8 мк). Цитоплазма клетки заполнена фагоцитированными эритроцитами и их обломками, гранулами гемосидерина; другого фагоцитированного материала обычно не обнаруживается.

6. «Клетки резорбции» по морфологическим особенностям близки к некрофагам, но отличаются от них (при ШИК-реакции) тем, что фагоцитированный материал окрашен идентично материалу губки, другого фагоцитированного материала не обнаруживается.

Количество и соотношение этих форм макрофагов в различные сроки опыта не одинаковы (см. таблицу).

На 5-е сутки после подсадки периферические ячейки губки лишь начинают заполняться формирующейся соединительной тканью. Преобладают в этот период молодые формы фибробластов с ярко выраженной базофильией цитоплазмы. Они составляют около 37% от общего числа подсчитанных клеточных элементов (или около 55 клеток на 0,1 мм² площади среза). Значительно число лимфоцитов — до 9,5%. Из макрофагальных элементов преобладают промакрофаги и гистиоциты — 32 и 21% (или 47 и 31 клеток на 0,1 мм² среза соответственно).

На 7-й день большинство периферических ячеек уже заполнено новообразованной соединительной тканью. В ее клеточном составе преобладают фибробласты — около 36%. Количество лимфоцитов сократилось почти вдвое, незначительно сократилось число промакрофагов и гистиоцитов. К концу первой недели опыта появляется новая форма макрофагов — некрофаги (около 63 клеток на 0,1 мм² среза ткани). Макрофаги располагаются небольшими группами преимущественно по периферической зоне ячеек, в их центральных отделах они встречаются в меньшем количестве. Следует заметить, что в центральной зоне ячеек метахроматическое окрашивание основного вещества более выражено: видны многочисленные метахроматические волокна и мелкие гранулы, которые при обработке тестиккулярной гиалуронидазой теряют метахроматическое окрашивание.

На 10-й день продолжается процесс формирования коллагеновой стромы. Количество фибробластов уменьшается. В клеточном составе

Соотношение клеточных элементов подкожной соединительной ткани при хроническом асептическом воспалении в периферических ячейках пластмассовой губки (на 0,1 мм² среза ткани) в усредненных данных по пяти животным на каждый срок

Клеточные элементы	7 дней			10 дней			15 дней			21 день		
	Σ	М	%	Σ	М	%	Σ	М	%	Σ	М	%
Фибробласты	83—256	150±88	35,6	53—185	111±54	35,1	43—86	67±18	22,9	59—143	94±32	37,4
Лимфоциты	1—45	21±19	4,9	9—33	15±11	4,7	6—28	18±9	6,1	7—16	11±3	4,3
Промакрофаги	47—190	115±62	27,3	28—95	62±27	19,6	14—94	62±31	21,2	13—65	37±19	14,7
Гистиоциты	46—108	70±27	16,6	45—86	57±19	18,0	20—108	61±34	20,8	17—61	32±18	12,7
Некрофаги	5—173	63±67	14,9	59—107	60±28	18,9	37—97	71±24	24,3	16—81	58±25	23,1
Гемосидерофаги	—	—	—	2—28	7±12	2,2	5—30	6±12	2,0	5—33	7±12	2,7
Макрофаги типа клеток Гофбауэра	—	—	—	1—9	2±3	0,7	1—18	6±8	2,0	5—33	12±12	4,7
«Клетки резорбции»	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего макрофагов	116—340	250±52	59,3	114—287	190±75	60,1	124—263	207±71	70,8	80—187	146±45	69,4
Всего клеток	209—582	421±148	100	176—423	316±121	100	173—372	292±94	100	182—344	251±65	100

Клеточные элементы	35 дней			42 дня			50 дней			60 дней		
	Σ	М	%	Σ	М	%	Σ	М	%	Σ	М	%
Фибробласты	37—136	84±32	24,8	75—101	86±18	23,8	68—122	96±22	27,0	63—130	100±48	28,2
Лимфоциты	4—42	14±16	4,1	1—29	13±13	3,7	8—21	13±5	3,6	4—11	8±3	2,2
Промакрофаги	28—149	64±49	18,9	48—80	55±14	15,6	27—135	60±42	16,9	36—86	62±22	17,7
Гистиоциты	25—143	61±52	18,0	14—60	39±19	11,1	7—63	35±23	9,8	19—65	37±18	10,6
Некрофаги	42—69	51±10	15,0	74—131	94±22	26,7	87—137	102—20	28,7	47—127	72±32	20,6
Гемосидерофаги	9—61	26±19	7,6	4—47	25±18	7,1	1—19	9±7	8,5	12—39	15±21	14,2
Макрофаги типа клеток Гофбауэра	24—68	31±18	9,1	12—53	33±32	9,4	12—78	34±26	9,5	12—53	28±17	8,0
«Клетки резорбции»	5—25	7±9	2,0	5—15	6±6	1,7	1—32	6±14	1,6	3—87	27±37	7,7
Всего макрофагов	160—370	240±87	71,0	189—344	252±67	71,7	153—368	246±96	70,2	198—379	241±43	69,4
Всего клеток	200—461	338±115	100	200—432	351±102	100	234—490	355±107	100	277—469	349±74	100

Примечание. Σ — количество клеточных элементов, от — до; М — среднее арифметическое содержание клеток; % — процентное содержание к общему количеству клеточных форм.

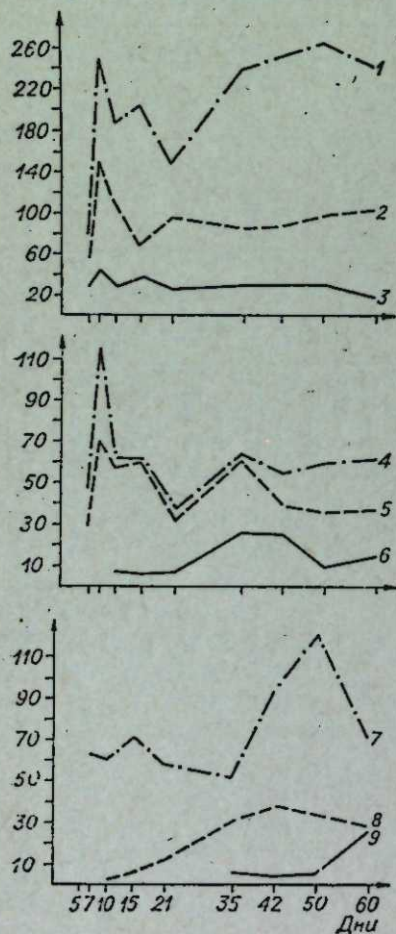
начинают преобладать макрофагальные элементы. Несколько увеличивается количество гистиоцитов. В течение этого срока появляются гемосидерофаги и единично макрофаги типа клеток Гофбауэра. Гемосидерофаги обычно располагаются небольшими группами вдоль кровеносных сосудов. По-видимому, их расположение вблизи кровеносных сосудов связано с повышенным диapedезом эритроцитов из кровеносного русла. Поскольку наиболее крупные гемосидерофаги располагаются в непосредственной близости от кровеносных сосудов, можно думать, что эти клетки перемещаются по мере накопления в них гемосидерина вдоль сосудов. В этот период увеличивается (до 19%) и количество некрофагов.

К концу второй недели процесс формирования соединительной ткани в периферических ячейках практически завершается. Сформированная ткань отделена от вещества губки макрофагально-гигантоклеточным барьером. В клеточном составе наблюдается дальнейшее сокращение числа фибробластов (до 23%) при увеличении всех форм макрофагальных элементов и лимфоцитов.

К концу третьей недели по периферии ячеек губки выявляется заметная рыхлость волокнистой структуры, отчетливо просматривается деградация волокон: видны обрывки волокон и метахроматические глыбки как свободные, так и фагоцитированные некрофагами. В этих участках ячеек преобладают макрофагальные элементы, особенно значительно количество макрофагов типа клеток Гофбауэра, число которых к этому периоду увеличивается по сравнению с предыдущим сроком опыта в два раза (с 6 до 12 клеток). Общее количество макрофагальных элементов несколько сокращается за счет сокращения числа промакрофагов и гистиоцитов.

В начале второго месяца резорбция коллагеновой основы уже значительно выражена. В клеточном составе периферических отделов ячеек преобладают макрофагальные формы — главным образом некрофаги и макрофаги типа клеток Гофбауэра. В центральных участках, где располагается еще неизменная соединительная ткань, клеточный состав представлен в основном фибробластами. Необходимо отметить, что в зоне резорбции коллагена материал губки нередко неровен, как бы изъеден. Именно в этой зоне обнаружены макрофаги с PAS-позитивными гранулами, которые по яркости и тону окрашивания идентичны материалу губки («клетки резорбции»). Количество их в этот период еще невелико.

К концу второго месяца преобладают процессы резорбции коллагеновой стромы. В клеточном составе преобладают макрофаги, особенно макрофаги типа клеток Гофбауэра, некрофаги, гемосидерофаги; значительно увеличивается количество «клеток резорбции» (до 28 клеток на 0,1 мм² среза ткани). Динамик различных форм макро-



Динамика клеточных элементов в периферических ячейках подсаженной под кожу губки:

1 — общее количество макрофагов; 2 — фибробласты; 3 — лимфоциты; 4 — промакрофаги; 5 — гистиоциты; 6 — гемосидерофаги; 7 — некрофаги; 8 — макрофаги типа клеток Гофбауэра; 9 — «клетки резорбции». На оси ординат — количество клеток на 0,1 мм² среза ткани, на оси абсцисс — время после подсадки губки в днях.

фагов в периферических ячейках губки представлена на графиках (см. рисунок). Из приведенных данных следует, что в очаге хронического воспаления на ранних стадиях развития процесса среди макрофагов преобладают промакрофаги и гистиоциты, количество которых к концу третьей недели падает, а к 35-му дню снова возрастает. Число промакрофагов к 42-му дню незначительно снижается, но затем вновь постепенно увеличивается. Количество гистиоцитов после второго пика заметно сокращается, но с 42-го дня остается почти на одном уровне. Количество некрофагов нарастает до 15-го дня опыта, после чего наблюдается сравнительно незначительное снижение числа этих клеток, продолжающееся до 35-го дня. Начиная с этого срока их число быстро нарастает, достигая к 50-му дню 120 и более клеток на 0,1 мм² среза ткани. Затем количество некрофагов снижается. Начиная с 10-го дня в очаге воспаления появляются гемосидерофаги и макрофаги типа клеток Гофбауэра, количество которых заметно увеличивается к 42-му дню, но к концу опыта снова снижается. После 10 дней значительная часть макрофагов начинает оседать на поверхность матернала перегородок губки, формируя гигантоклеточный макрофагальный барьер. Отмечается значительное число макрофагов типа клеток Гофбауэра в зоне активной резорбции коллагеновой стромы. Возможно, именно эти клетки принимают непосредственное участие в резорбции коллагена [5]. Рыхлость и заметное разрушение матернала губки отмечаются с момента появления «клеток резорбции», т. е. только с 35-го дня опыта, количество этих клеток увеличивается к 60-му дню.

Полученные данные свидетельствуют о том, что картина клеточной реакции в очаге хронического воспаления, вызванного подсадкой в подкожную соединительную ткань пластмассовой губки, отличается от таковой при воспалении, вызванной подсадкой цельного инородного тела или при заживлении кожной раны. Так, при заживлении ран было показано [4], что в кривых содержания лейкоцитов, макрофагов и фибробластов наблюдается лишь по одному пику нарастания их количества (на 1—3, 2—4 и 6-й день соответственно). В губке вслед за первым пиком происходит повторное нарастание численности лимфоцитов, макрофагов и фибробластов (соответственно на 15, 50 и 21-й день). Причем вторые пики у лимфоцитов и фибробластов несколько меньше, чем первые. У макрофагов же второй пик превосходит первый, хотя количество макрофагов нарастает относительно медленно и продолжительно. Такая динамика численности макрофагов наиболее характерна для некрофагов. По-видимому, явление повторного нарастания числа фибробластов и макрофагов при воспалительном процессе в губке связано с тем, что в ней происходит разрушение новообразованной коллагеновой стромы.

Институт клинической и экспериментальной медицины
Сибирского филиала АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/II 1974

ЛИТЕРАТУРА

- Елисеев В. Г. 1961. Соединительная ткань. М., с. 98—115.
- Жуков М. Д. 1960. Влияние кортизона и адреналина на течение асептического воспаления у адреналэктомированных и интактных крыс. — Арх. анат., гистол., эмбриол., XXXVIII, № 5, 60—66.
- Васильцов М. К. 1965. Влияние ингибитора, моноаминоксидазы ветрозина на реакцию соединительной ткани в очаге асептического воспаления. Автореф. канд. дисс. М., с. 6—10.
- Ross R. 1968. The fibroblast and wound repair. — Biol. rev., 43, 51—96.
- Виноград В. В. 1969. Формирование межклеточного вещества соединительной ткани в процессе ее гистогенеза и репаративной регенерации. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, с. 21—25.
- Чимитов В. Д. 1974. Характеристика макрофагальных элементов подкожной соединительной ткани в очаге хронического асептического воспаления. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, вып. 2, 100—104.

V. D. Chimitov

MACROPHAGE ELEMENTS DYNAMICS
IN THE CENTRE
OF THE ASEPTIC INFLAMMATION

The macrophage dynamics in the peripheral polyvinyl sponge cells was traced since 5 to 60 days after the subcutaneous implantation at white rats. It is considered that the promacrophages and the histiocytes predominate till the 15th day, the necrophages — in the later periods. The significant increase in the amount of hemosiderophages, macrophages-like cells Gofbauer's and "resorption cells" types is observed.

УДК 577.154

В. Н. ЧЕСНОКОВ, Н. П. МЕРТВЕЦОВ

ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ ИЗОЭНЗИМОВ
ТИРОЗИНАМИНОТРАНСФЕРАЗЫ ПЕЧЕНИ КРЫС
ПУТЕМ ХРОМАТОГРАФИИ НА ДЭАЭ-ЦЕЛЛЮЛОЗЕ

Предложен простой и надежный способ фракционирования изоэнзимов тирозинаминотрансферазы печени крыс хроматографией на ДЭАЭ-целлюлозе. Показано, что получаемые хроматографическим способом фракции тирозинаминотрансферазы соответствуют определенным изоэнзимам, выявляемым путем электрофореза в агаровом геле.

Установлено, что одна из фракций тирозинаминотрансферазы обладает повышенной термической лабильностью.

Тирозинаминотрансфераза (L-тирозин: 2-оксоглутаратаминотрансфераза, Е. С. 2.6.1.5) печени крыс служит хорошей моделью для изучения гормональной индукции у млекопитающих.

После того как было показано, что кортизол индуцирует тирозинаминотрансферазу в печени крыс [1], выполнен ряд работ по выделению и очистке этого фермента [2—4]. В результате был получен фермент, гомогенный по данным ультрацентрифугирования и по иммунохимическим характеристикам [3, 4]. Однако в последние годы появились работы, указывающие на молекулярную гетерогенность тирозинаминотрансферазы [5—9]. Оказалось, что тирозинаминотрансфераза из печени крыс путем электрофореза в полиакриламидном геле может быть разделена на три компонента [5]. Хроматография экстрактов печени крыс на колонке с гидроксиллапатитом приводит к выявлению четырех фракций тирозинаминотрансферазы [6]. При хроматографии экстракта печени крыс на колонке с КМ-сефадексом удается разделить тирозинаминотрансферазу на три фракции [7].

Ранее было показано, что тирозинаминотрансферазу из экстракта печени крыс можно разделить на две группы изоэнзимов путем электрофореза в агаровом геле [8, 9].

В настоящей работе описано разделение изоэнзимов тирозинаминотрансферазы из печени крыс путем хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе, полученные данные сопоставлены с результатами электрофоретического разделения в агаровом геле.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовались следующие реактивы: ДЭАЭ-целлюлоза-ДЕ52 (Wathman), agar Dilco ("Serva international"), L-тирозин и НАД ("Reanal"), глутаматдегидрогеназа ("Sigma")*.

В эксперименты брали крыс-самцов линии Вистар весом 150—180 г.

Животных содержали на стандартном рационе. Забой животных проводили в 9 ч утра, чтобы исключить влияние суточного ритма активности тирозинаминотрансферазы [6]. Все процедуры проводили при 0—6°С. Животных забивали декапитацией, печень извлекали, промывали 0,15 М КСl, содержащим 1 мМ ЭДТА, взвешивали и гомогенизировали в 5 объемах буфера I (50 мМ фосфатный буфер, рН=7,6, содержащий 1 мМ ЭДТА, 1 мМ β-меркаптоэтанол и 0,2 мМ пиридоксаль-5'-фосфата).

Гомогенат центрифугировали при 20000g в течение 1 ч. К полученному супернатанту I добавляли сухой сульфат аммония до 37% насыщения, перемешивали 1 ч и осадок удаляли центрифугированием при 20000 g в течение 30 мин (супернатант II). К супернатанту II добавляли сухой сульфат аммония до 70% насыщения, перемешивали 1 ч и осадок собирали центрифугированием при 20000 g в течение 30 мин. Затем полученный осадок растворяли в минимальном объеме буфера I и раствор обессоливали на колонке (2×20 см) с сефадексом Г-25. Раствор после обессоливания подвергали хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе.

Для хроматографии использовали колонку (1×12 см) с ДЭАЭ-целлюлозой, уравновешенную буфером I без пиридоксаль-5'-фосфата (стартовый буфер). После нанесения образца колонку промывали 30 мл стартового буфера со скоростью 20 мл/ч и затем на колонку подавали линейный градиент КСl. Смесь содержала 100 мл стартового буфера, резервуар содержал 100 мл того же буфера, содержащего 0,4 М КСl. Скорость элюции 20 мл/ч. Фракции объемом по 4 мл собирали с момента нанесения образца, добавляя в каждую фракцию пиридоксаль-5'-фосфат до конечной концентрации 0,2 мМ.

О содержании белка в элюате судили по поглощению при λ=280 мкм; активность тирозинаминотрансферазы во фракциях определяли по Диамонстоуну [10], инкубируя аликваты по 0,2 мл в реакционной смеси в течение 15 мин при 37°С.

Каждый пик активности тирозинаминотрансферазы после хроматографии собирали отдельно и добавляли сухой сульфат аммония до 75% насыщения; затем раствор перемешивали 1 ч. Осадок собирали центрифугированием при 20 000 g в течение 30 мин и растворяли в минимальном объеме буфера I. Полученный раствор диализовали против 3 л буфера I и использовали для электрофоретического анализа в агаровом геле.

Тепловую обработку проводили, инкубируя раствор белков в 50 мМ К-фосфатном буфере, рН=6,5, содержащем 1 мМ β-меркаптоэтанол, 1 мМ ЭДТА, 0,2 мМ пиридоксаль-5'-фосфата и 2 мМ α-кетоглутаровой кислоты при 68°С в течение 5 мин. Концентрация белка в растворе составляла около 10 мг/мл.

Содержание белка определяли по методу Лоури [11], используя в качестве стандарта бычий сывороточный альбумин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было показано, что путем электрофореза в агаровом геле можно разделить тирозинаминотрансферазу из экстракта печени крыс на две группы изоэнзимов, которые выявляются с помощью гистохимической окраски [9]. Одна группа изоэнзимов в условиях электрофореза движется к катоду — катодная группа, вторая движется к аноду — анодная группа, вторая выявляются по две зоны с тирозинаминотрансферазной активностью (рис. 1, 1).

При хроматографическом разделении экстракта печени крыс на ДЭАЭ-целлюлозе получены две фракции с тирозинаминотрансферазной активностью (рис. 2). Один пик активности обнаруживается в зоне белков, не сорбирующихся на ДЭАЭ-целлюлозе в условиях хроматографии. Второй элюируется с колонки линейным градиентом КСl при концентрации 0,18 М. При хроматографии экстрактов печени крыс на ДЭАЭ-целлюлозе выход активности тирозинаминотрансферазы составлял 100%, отношение суммарной активности первого и второго пиков 1:10 (см. рис. 2).

При фракционировании белков экстракта печени крыс сульфатом аммония установлено, что обе группы изоэнзимов тирозинаминотрансферазы

* Авторы благодарят акад. АМН СССР В. С. Ильина за любезно предоставленный препарат глутаматдегидрогеназы.

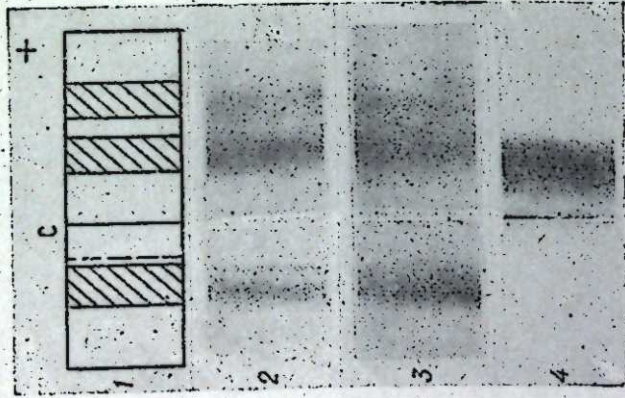


Рис. 1. Электрофоретический анализ изоэнзимного состава тирозинаминотрансферазы печени крыс после фракционирования сульфатом аммония и тепловой обработки.

1 — схема распределения изоэнзимов тирозинаминотрансферазы на электрофореграммах; С — старт; 2 — порка; 3 — изоэнзимный состав тирозинаминотрансферазы печени крыс после фракционирования сульфатом аммония; 4 — изоэнзимный состав тирозинаминотрансферазы печени после тепловой обработки.

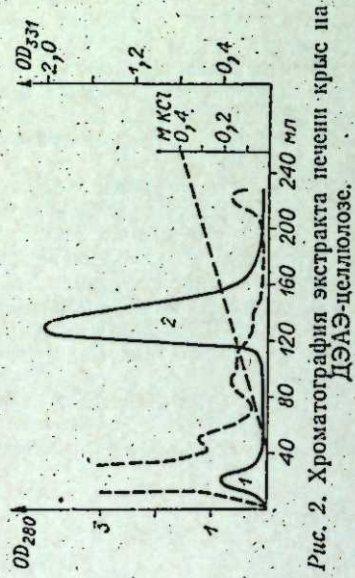


Рис. 2. Хроматография экстракта печени крыс на ДЭАЭ-целлюлозе.

На колонку наносили 10 мл (~200 мг белка) подосажденной жидкости, полученной центрифугированием гомогената печени крыс при 100 000 г в течение 1 ч. — активность тирозинаминотрансферазы; — оптическая плотность при $\lambda=280$ мкм.

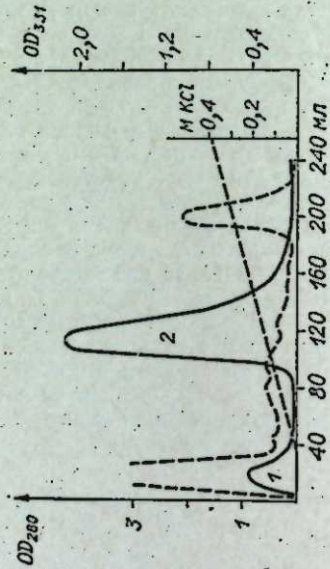


Рис. 3. Хроматография экстракта печени крыс после фракционирования сульфатом аммония на ДЭАЭ-целлюлозе.

На колонку наносили ~200 мг белка. — активность тирозинаминотрансферазы; — оптическая плотность при $\lambda=280$ мкм.

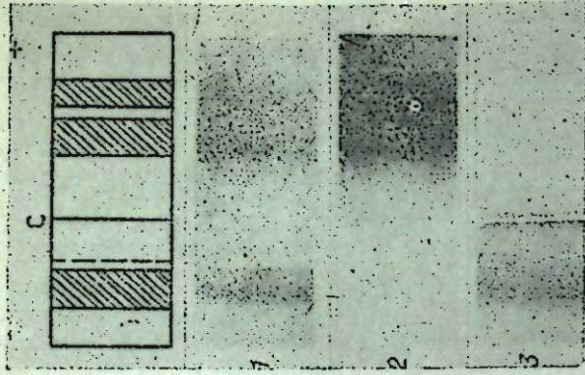


Рис. 4. Электрофоретический анализ фракций тирозинаминотрансферазы, полученных при хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе.

1 — изоэнзимами тирозинаминотрансферазы из печени интактных крыс; 2 — изоэнзимный состав второго хроматографического пика тирозинаминотрансферазы; 3 — изоэнзимный состав первого хроматографического пика тирозинаминотрансферазы.

разы, выявляемые путем электрофореза в агаровом геле [9], присутствуют во фракции белков, которые осаждаются в пределах 37—70% насыщения сульфатом аммония. На электрофореграммах этой фракции белков после обессоливания определяются две зоны с тирозинаминотрансферазной активностью (см. рис. 1). Хроматография этой фракции белков на ДЭАЭ-целлюлозе позволяет выявить два пика активности тирозинаминотрансферазы (рис. 3).

Оба пика были собраны отдельно, сконцентрированы сульфатом аммония и после обессоливания подвергнуты электрофоретическому анализу в агаровом геле. Анализ показал, что первый пик тирозинаминотрансферазной активности содержит описанные ранее катодные изоэнзимы, второй соответствует анодной группе изоэнзимов (рис. 4).

Изучение термостабильности изоэнзимов тирозинаминотрансферазы в условиях тепловой обработки показало, что катодная группа изоэнзимов обладает более низкой термостабильностью, чем анодная. Прогревание фракций белков, осаждаемых сульфатом аммония из экстракта печени крыс в пределах 37—70% насыщения, в течение 5 мин при 68° С приводит к практически полной инактивации катодных изоэнзимов, в то время как активность анодной группы изоэнзимов тирозинаминотрансферазы при этом существенно не изменяется. На электрофореграммах образцов после тепловой обработки активность катодных изоэнзимов не выявляется (см. рис. 1). При хроматографии этих образцов на ДЭАЭ-целлюлозе обнаруживается также лишь один пик активности, соответствующий анодной группе изоэнзимов тирозинаминотрансферазы (рис. 5).

Разделение тирозинаминотрансферазы печени крыс путем хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе на отдельные фракции может служить еще одним свидетельством молекулярной гетерогенности данного фермента. Разделяемые хроматографически фракции тирозинаминотрансферазы соответствуют определенным зонам активности этого фермента, выявленным при электрофорезе в агаровом геле. Такое разделение тирозинаминотрансферазы печени крыс двумя различными способами и взаимное соответствие фракции фермента при сопоставлении дают основание считать описываемые фракции изоэнзимами тирозинаминотрансферазы.

Как видно из рис. 1 и 5, изоэнзимы тирозинаминотрансферазы в используемых нами условиях обнаруживают достоверные различия в термостабильности. Это может служить их важной характеристикой. Приведенные факты термической инактивации катодных изоэнзимов тирозинаминотрансферазы дают основания взглянуть по-новому на классические методы выделения тирозинаминотрансферазы из печени крыс, в которых в качестве одной из стадий очистки используется процедура тепловой обработки [3—4].

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
26/II 1974

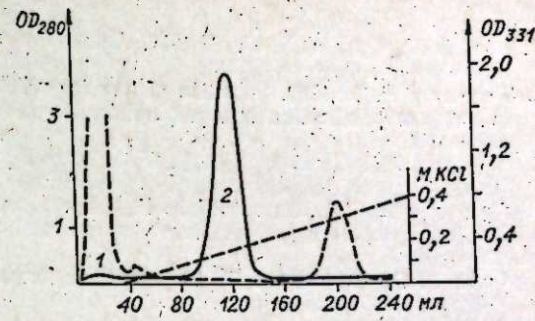


Рис. 5. Влияние тепловой обработки на активность фракций тирозинаминотрансферазы, полученных при хроматографии на ДЭАЭ-целлюлозе. — активность тирозинаминотрансферазы; — оптическая плотность при $\lambda=280$ мкм.

1. Lin E. C. C., Knox W. E. 1957. Adaptation of the rat liver transaminase.—*Biochim. Biophys. Acta*, 26, 85—88.
2. Kenney F. T. 1962. Induction of tyrosine- α -ketoglutarate transaminase in rat liver. II. Enzyme purification and preparation of antitransaminase.—*J. Biol. Chem.*, 237, 1605—1609.
3. Hayashi S., Granner D. K., Tomkins G. M. 1967. Tyrosine aminotransferase. Purification and characterization.—*J. Biol. Chem.* 242, 3998—4006.
4. Valeriote F. A., Auricchio F., Tomkins G. M., Riley D. 1969. Purification and properties of rat liver tyrosine aminotransferase.—*J. Biol. Chem.*, 244, 3618—3624.
5. Holt P. G., Oliver I. T. 1971. Multiple forms of soluble rat liver tyrosine aminotransferase. Premature induction and postnatal development.—*Int. J. Biochem.*, 2, 212—220.
6. Iwasaki Y., Pitot H. C. 1971. The regulation of 4 forms of tyrosine aminotransferase in adult and developing rat liver.—*Life Sci.*, 10, part II, 1071—1079.
7. Johnson R. W., Roberson L. E., Kenney F. T. 1973. Regulation of tyrosine aminotransferase in rat liver. X. Characterization and interconversion of the multiple enzyme forms.—*J. Biol. Chem.*, 248, 4521—4527.
8. Левин Ф. Б. 1966. Разделение L-тирозина: 2-оксоглутарат аминотрансфераз печени крысы и изменение фракций фермента при введении гидрокортизона.—*Докл. АН СССР*, 168, 1422—1424.
9. Merivetsky N. P., Chesnokov V. N., Salganik R. I. 1973. Specific changes in the activity of tyrosine aminotransferase isoenzymes in rat liver after cortisol treatment and partial hepatectomy.—*Biochim. Biophys. Acta*, 315, 61—65.
10. Diamondstone T. I. 1966. Assay of Tyrosine transaminase activity by conversion of p-hydroxyphenylpyruvate to p-hydroxybenzaldehyde.—*Anal. Biochem.*, 16, 395—401.
11. Lowry O., Rosebrough N., Farr A., Randall K. 1951. Protein measurement with the folin-phenol reagent.—*J. Biol. Chem.*, 193, 265—275.

V. N. Chesnokov, N. P. Mertvetsov

FRACTIONATION OF THE ISOENZYMES
OF RAT LIVER TYROSINE AMINOTRANSFERASE
BY MEANS
OF DEAE — CELLULOSE COLUMN CHROMATOGRAPHY

Methods of fractionation of the isoenzymes of rat liver tyrosine aminotransferase (TAT) was developed. Methods include precipitation of proteins of rat liver supernatant by ammonium sulfate from 35 to 70% saturation and DEAE-cellulose chromatography. The chromatographically distinct fractions correspond to anodic and cathodic isoenzymes of this enzyme which have been established by agar gel electrophoresis. It was shown that TAT isoenzymes differ significantly in heat stability in the course of purification of the enzymes.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 576.853.77 : 543.855

М. В. ШТЕРНШИС, Л. П. СОЛОНЕНКО

ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКА ВИРУСНЫХ ВКЛЮЧЕНИЙ
МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОФЕРЕЗА В ТОНКОМ СЛОЕ ГЕЛЯ
С ИЗОЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ ФОКУСИРОВКОЙ

Метод диск-электрофореза в тонком слое полиакриламидного геля с изоэлектрической фокусировкой применен к изучению белка, выделенного из вирусных включений, вызывающих гранулез озимой совки. Показаны преимущества этого метода перед электрофорезом в колонках геля.

Достоинства диск-электрофореза хорошо известны [1], что сделало его незаменимым методом при исследовании белков. Широкое распространение получило использование колонок полиакриламидного геля (ПАГ). Однако так же, как хроматография в тонком слое сорбента явилась шагом вперед по сравнению с хроматографией в колонках, электрофорез в тонком слое геля — более чувствительный метод, чем электрофорез в колонках геля. Еще более увеличивает разрешающую способность метода применение амфолинов, т. е. разделение белковых молекул по их изоэлектрическим точкам в градиенте pH.

В настоящей работе продемонстрировано применение изоэлектрофокусирования в тонком слое ПАГ к изучению белка, выделенного из вирусных включений, вызывающих гранулез озимой совки (*Agrotis segetum* Schiff.), а также проведено сравнение результатов электрофоретического исследования в колонках и тонком слое геля.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

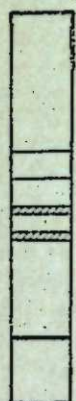
Белок получали из гранул озимой совки, выделенных из зараженных погибших гусениц, как описано ранее [2]. Очищали на колонках с ДЕАЕ-целлюлозой и молселектом Г-50.

Исследование проводили на приборе «Мультифор» фирмы ЛКБ (Швеция). Гель готовили из 10 мл 29,1%-ного раствора акриламида, 10 мл 0,9%-ного раствора бис-акриламида, 31 мл воды, 7,5 г сахарозы, 3,6 мл амфолина, pH 3,5—10. Смесь деаэрировали в колбе Буизена под водоструйным насосом и добавляли 1 мл 0,004%-ного раствора рибофлавина, затем заливали в форму. Фотополимеризация длилась 1 ч. Форму с гелем охлаждали в холодильнике 15 мин и освобождали слой геля толщиной 2 мм от защитных стекол. Кусочек ватмана смачивали раствором белка (0,5 мг/мл) в 0,5 М растворе трис-оксиметиламинометана, что соответствовало 10 мкг наносимого белка, и приклеивали к гелю. Образцы наносили через полсантиметра. Накладывали электроды на полоски фильтровальной бумаги по краям слоя геля и включали прибор на 2 ч. По окончании электрофореза гель помещали в фиксирующий раствор (600 мл метанола, 1400 мл воды, 70 г сульфосалициловой кислоты, 230 г трихлоруксусной кислоты) на 30 мин для удаления амфолинов и фиксации белков. Раствор для окрашивания готовили из 1250 мл этанола, 400 мл уксусной кислоты, до 5 л воды, 0,345 г Кумасси ярко-голубого

G-250 растворяли в 300 мл этого раствора при 60° 15 мин. Окрашивание вели в течение 1 ч. Краску удаляли этим же раствором без Кумасси несколько раз. Последний раз использовали для промывания этот же раствор с добавлением 40 мл глицерина на 1 л раствора.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Электрофореграмма, полученная в тонком слое геля, представлена на схеме. Она состоит из пяти полос разной интенсивности. Первая, наиболее медленно двигающаяся зона — самая четкая и узкая. Вторая и третья — размытые полосы одинаковой интенсивности примерно посередине электрофореграммы, четвертая и пятая полосы — одинаковой интенсивности, очень слабые. Значения относительной электрофоретической подвижности (о. э. п.) этих зон следующие: (о. э. п.)₁ = 0,16; (о. э. п.)₂ = 0,42; (о. э. п.)₃ = 0,48; (о. э. п.)₄ = 0,57; (о. э. п.)₅ = 0,64.



Следует отметить, что другие известные белки (например, альбумин, гемоглобин) также дают две полосы одинаковой интенсивности с (о. э. п.) 0,42 и 0,48, что соответствует второй и третьей зонам у белка гранул озимой совки. Поэтому специфичны для исследуемого белка вирусных включений первая, четвертая, пятая зоны.

В той же концентрации белок вирусных включений не дает видимых полос при электрофорезе в колонках геля. При большей концентрации проявляется лишь первая, наиболее медленно двигающаяся зона. Следовательно, электрофорез в тонком слое с изоэлектрофокусированием — гораздо более чувствительный метод, чем электрофорез в колонках ПАГ. Процесс электрофореза сравнимых препаратов белка в тонком слое происходит в идентичных условиях, что важно для сравнения результатов электрофореза. Преимущество электрофокусирования с применением амфолинов по сравнению с обычно применяемым методом электрофореза состоит еще и в меньшем размывании зон белков в результате диффузии, в большей концентрации каждой зоны и фокусировании белка в определенной области pH. Метод удобен тем, что гель не разливается по колонкам, и его не нужно извлекать из стеклянных трубок, что приводит к разрушению столбиков геля. Таким образом, электрофорез в тонком слое ПАГ проще в выполнении и эффективнее. Исследование методов изоэлектрофокусирования белка, выделенного из вирусных включений, вызывающих гранулез озимых совки, выявило еще одну биохимическую характеристику, необходимую для его идентификации.

Сибирский научно-исследовательский институт химизации сельского хозяйства СО ВАСХНИЛ, Институт цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию 20/VIII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Маурер Г. 1971. Диск-электрофорез. М., «Мир», с. 13—36.
2. Штерншиш М. В., Гулий В. В. 1974. Аминокислотный состав белка вирусных телец-включений. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, с. 97—99.

M. V. Shternshis, L. P. Solonenko THIN-LAYER ISOELECTRIC FOCUSING AS APPLIED TO THE VIRAL INCLUSION-BODIES PROTEIN

Isoelectric focusing in thin-layer of polyacrylamide gel has been applied to viral inclusion-bodies protein. The advantages of this method before the column gel electrophoresis has been shown.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.8

А. Д. СОБОЛЕВА

Вопросы адаптации человека и животных к условиям разнообразных режимов жизни и деятельности актуальны в современной медицине и биологии и требуют безотлагательного решения.

Это в первую очередь относится к переселенцам в тундру, пустыню, тропики, на льды Крайнего Севера и Антарктики, а также к работающим в экспедициях под водой и в космосе. Всюду человек встречается с экстремальными факторами, выводящими организмы, органы и клеточные системы из привычного равновесия.

Один из самых тяжелых экстремальных факторов — недостаток экзогенной воды. Он может встретиться во всех перечисленных зонах, не говоря уже о тяжелых инфекционных заболеваниях, где обезвоживание часто является причиной смерти.

До настоящего времени экологи-физиологи изучали органы и ткани длительно дегидратированных животных пустыни, обладающих рядом генетически закрепленных механизмов защиты от обезвоживания. Данные материалы не могут сравниться с тем, что происходит в организме человека. Поэтому для выявления морфофункциональных изменений и их обратимости в органах длительно обезвоженных людей и водолюбивых животных была создана биологическая модель на лабораторных крысах.

Несмотря на разное строение паренхимы и стромы органов, на их неодинаковые физиологические задачи, обезвоживание организма приводит к принципиально аналогичным нарушениям во всех органах, за исключением сердца и головного мозга, и сводятся к редукции микроциркуляторной системы и атрофическим процессам.

В опыт были взяты белые лабораторные крысы обоего пола (30 животных) весом 200—230 г. Животных содержали на прерывистом безводном режиме. Они получали овес и сухари 5%-ной влажности. На 4, 8 и 12-е сутки опыта им однократно (2—3 мин) давали питьевую воду. На 21—28-е сутки обезвоживания их забивали эфиром. Органы фиксировали 12%-ным нейтральным формалином, заливали в парафин и окрашивали всеми стандартными красителями.

УДК 591.8.056

РЕДУКЦИЯ МАЛОГО КРУГА КРОВООБРАЩЕНИЯ

В работе установлено, что у обезвоженных крыс происходит перестройка русла кровообращения легких, коррелированная с изменениями газообмена и выделения воды легкими (образование ателектазов).

Описанные нами ранее изменения в легких при хронической дегидратации организма не касались подробного анализа сосудов различного калибра малого круга кровообращения [1, 2]. Было показано, что при длительном обезвоживании организма во всех внутренних органах отмечается резкая атрофия и редукция микроциркуляторной системы. В легких развивается процесс, в функциональном отношении аналогичный атрофии, — образования ателектазов.

В условиях дегидратации меняются реологические свойства крови, в том числе и ее вязкость. Изменение вязкости вызывает сопротивление мелких сосудов [3]. Все это создает предпосылки к перестройке сосудистого русла легких к изменившимся условиям гемодинамики.

Настоящее сообщение и посвящено описанию перестроек, наблюдаемых в сосудах легких.

При гистологическом исследовании выявлено следующее. В артериях мышечного типа, т. е. в сосудах сопротивления, уровня терминальной и респираторной бронхолюго типа, т. е. в сосудах резкого утолщения среднего слоя (рис. 1). Наружная и внутренняя эластические мембраны далеко отодвинуты одна от другой. Местами мелкие артерии принимают вид «замыкающих». В стенках артерий эласто-мышечного типа, порядка междолевых и внутридолевых бронхов, видна значительная пролиферация гладкомышечных и внутридолевых бронхов, видна значительная пролиферация «запирательных пластинок» респираторных клеток. Эта пролиферация касается и «запирательных пластинок» респираторных



Рис. 1. Артерия уровня междолькового бронха с резко утолщенной стенкой за счет продольномышечного слоя.
Окраска по Ван-Гизону. Ув. $\times 280$.

бронхиол. Многие артериальные сосуды сегментарного и субсегментарного уровня бронхов находятся в состоянии дистонии с измененной ориентировкой гладкомышечных клеток — картина, типичная для ателектаза (рис. 2). И, наконец, в артериях проксимального отдела (уровня долевых и сегментарных бронхов I генерации) мышечные слои вместе с интимной и адвентицией подвергаются очаговому некробиозу. Сначала происходит разрыхление и фрагментация волокон, потом появляется гомогенная, без четких границ, масса. В таких участках клетки или вовсе не имеют ядер, или их ядра находятся в состоянии пикноза. Наряду с частичным исчезновением предсуществующих артериальных стенок (при серийном анализе стенок видно, что эти процессы происходят не на всей глубине) в этих сосудах идет пролиферация крупных клеток с темным ядром. Такие клетки отнесены нами к малодифференцированным гладкомышечным



Рис. 2. Характерный вид артерии эласто-мышечного типа в участках ателектаза. Резко извитые контуры сосуда и изменения расположения оси гладкомышечных клеток.
Окраска гематоксилин-эозином. Ув. $\times 280$.

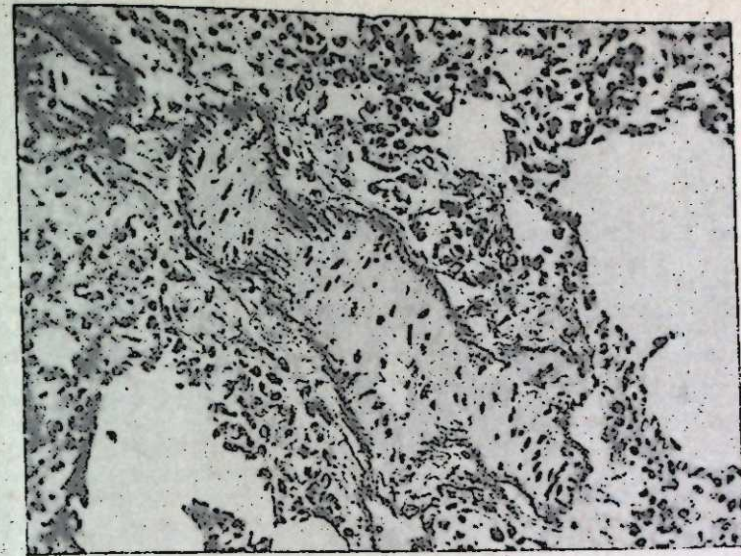


Рис. 3. Междольковая вена с массивным мышечным жомом в состоянии крайнего сокращения, что связано с редукцией микроциркуляторной системы.
Окраска по Ван-Гизону. Ув. $\times 280$.

клеткам. В междольковых и внутридольковых венах наблюдаются мышечные жомы, находящиеся в состоянии резкого спазма; причем просвет их становится щелевидным (рис. 3). По-видимому, формируются шунты, проводящие кровь мимо редуцированной сети капилляров.

Таким образом, помимо морфологической документации нарастания сопротивления в малом кругу кровообращения (утолщение продольномышечного слоя в мелких артериях, мышечные жомы, почти полностью закрывающие просвет междольковых и внутридольковых вен) в условиях длительной дегидратации наблюдается процесс деструкции: частичное уничтожение некоторых стенок крупных артерий с последующей пролиферацией менее дифференцированных гладкомышечных элементов в процессе регенерации. Деструкция эта связана, по всей вероятности, с общим расстройством водно-солевого метаболизма.

Известно, что нарастание сопротивления току крови может вызывать гипертонию, т. е. повышение давления в соответствующей системе. При дегидратации этого не происходит, нет гиперэластоза и фиброза ветвей легочной артерии эластического типа, что является обязательным выражением гипертонии малого круга кровообращения [4]. Развиться гипертонии мешает редукция кровотока. Повышенное давление обусловлено в основном двумя факторами: увеличением сопротивления и увеличением кровотока. Увеличение же сопротивления при наличии пониженного кровотока не сопровождается повышением давления [5].

Наши экспериментальные данные указывают на строгую корреляцию между перестройкой малого круга кровообращения и функцией газообмена.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соболева А. Д., Шишкин Г. С. 1973. Морфология легких лабораторных крыс в условиях длительной дегидратации. В сб.: Материалы по экологической морфологии. Новосибирск, «Наука», с. 123—129.
2. Соболева А. Д. 1970. О механизмах адаптации легких большой песчанки к условиям пустыни. В сб.: Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливых и аридных зон. Новосибирск, «Наука».
3. Чернух А. М., Есипова И. К. 1971. Микроциркуляция в норме и патологии. Архив патологии, XXXIII, № 7, 3—14.
4. Есипова И. К., Крючкова Г. С. и др. 1971. Очерки по гемодинамической перестройке сосудистой системы. М., «Медицина».
5. Старосельская Э. Б. Изменения сосудов малого круга кровообращения при тетраде Фалло. В кн.: Легкое в патологии, ч. II. Новосибирск, «Наука» (в печати).

REDUCTION OF PULMONARY CIRCULATION

The author establishes that by dehydrated rats a reorganization of the blood circulation take place, correlated with the changes of the gas exchange and water excretion.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЕЧЕНИ

В печени обезвоженных крыс синусоиды запустевают, а приводящие сосуды образуют «сосудистый барьер». Подобная редукция кровообращения нарушает питание печеночных клеток и приводит их к специфической атрофии, т. е. к появлению в большом числе «плотных» клеток.

Данная статья посвящена влиянию недостатка воды на структуры печени. Являясь центральным органом белкового метаболизма, печень особенно чувствительна к нарушению водно-солевого обмена.

Выявлено, что у всех крыс в печени идет процесс прогрессирующей атрофии печеночных клеток. В части наблюдений при сравнительно хорошо сохранившемся «балочном» строении паренхимы на лежащих рядом участках по направлению к периферии органа и особенно в подкапсульной зоне печеночные клетки принимают несколько вытянутую форму, с интенсивно закрашивающейся цитоплазмой и пикнотичным ядром. В других наблюдениях описанные поля атрофии настолько значительны, что практически «балочное» строение полностью стерто; при этом встречается много «плотных», или «темных», клеток, интенсивно окрашенных при любом методе гистологической окраски (рис. 1).

Характерно, что в участках атрофии синусоиды не прослеживаются. В участках сохранившейся паренхимы, хотя и определяются, но узкие и содержат единичные эритроциты.

Происхождение и развитие атрофических процессов, как общей атрофии, так и местной, мало изучены. А. Поликар и М. Бесси [1] разбирают несколько основных видов, среди которых отмечают «плотные» клетки при электронномикроскопическом исследовании, которые в световом микроскопе выглядят темнее, чем окружающие клетки. Поликар высказывает предположение, что это обезвоженные клетки, однако в патогистологии проблема «плотных», или «темных», клеток все еще не получила удовлетворительного решения.

Наличие большого количества «темных» клеток в глубоко обезвоженной печеночной паренхиме позволяет присоединиться к мнению А. Поликара о том, что это клетки с нарушенным водно-солевым метаболизмом.

В наших наблюдениях лишь один раз встретилась крупнокапельная жировая дистрофия (окраска по Гольдману). В то время как при алиментарном или травматическом истощении жировые дистрофии являются патогномоничным процессом. Таким образом, несмотря на частичное голодание наших крыс (крысы едят значительно меньше, чем в норме), превалирует процесс обезвоживания.

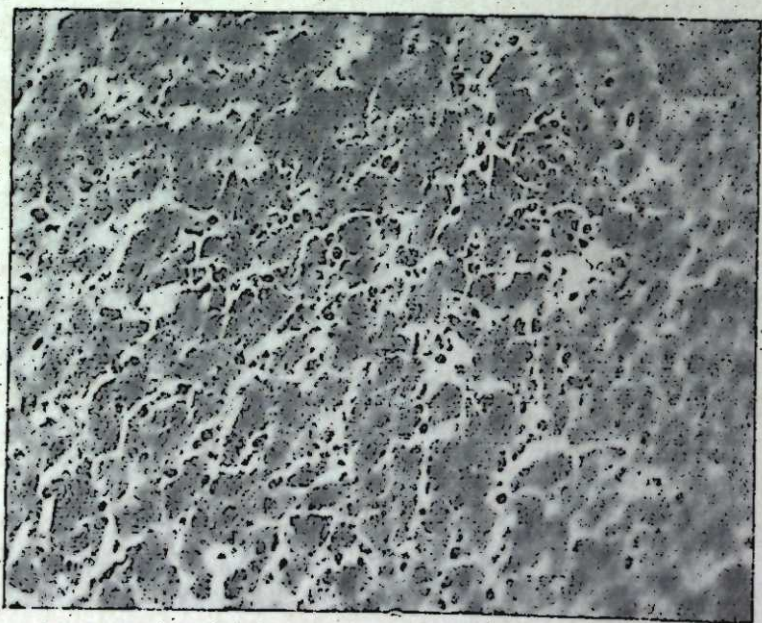


Рис. 1. «Плотные» клетки, расположившиеся небольшими группами и в одиночку среди сохранившихся печеночных клеток.

Окраска геотоксиллин-эозинном. Ув. X280.



Рис. 2. Резко расширенная ветвь воротной вены. В стенке вены видны эластические мембраны, между которыми располагаются мышечные клетки. Ветвь печеночной артерии со значительно утолщенной стенкой за счет продольномышечного слоя.

Окраска по Ван-Гизону. Ув. X140.

Особое внимание обращают на себя сосуды печени. О мышечном гипертонусе и гипертонии мышц сосудов судить по магистральному венозному сосуду (воротной вене) чрезвычайно трудно, так как мышечный массив резко выражен в норме. Поэтому целесообразнее рассматривать более мелкие вены портальной системы. Это касается и других магистральных сосудов.

Все ветви приводящей системы (воротной вены) и отводящей (центральные вены) резко расширены и заполнены эритроцитами.

В некоторых стенках центральных вен видны мышечные клетки. Вокруг всего отводящего коллектора, как правило, наблюдаются значительные прослойки соединительной ткани, что для мелких ветвей нормальной печени несвойственно. Происходит процесс коллагенизации тонко петливой адвентиции, что, по И. В. Давыдовскому, означает ретикулярный склероз. Однако наибольшие изменения сосудистых стенок и их окраска относятся к приводящей системе печени. Здесь обращают на себя внимание гиперплазия клеток меди и гипертрофия всего мышечного слоя. Артерии имеют вид «замыкающих» более чем в половине случаев. Мышечный слой в ветвях воротной вены настолько выражен, что вся стенка приобретает резко утолщенный вид, а окраска по Ван-Гизону выявляет между вновь образованными эластическими мембранами (расположенными в два, три ряда и более) пласты ткани, окрашенные в желтый цвет (рис. 2).

Азановый метод тоже хорошо вырисовывает массивные для венозной стенки мышечные группы. Волокнистая адвентиция сосудов «триады» заменяется скоплениями крупных малодифференцированных клеток, часто богатых гликогеном.

Из описанной картины можно заключить, что речь идет об образовании в печени «сосудистого барьера».

Физиологическая интерпретация описанной морфологической картины представляется нам следующим образом: при дегидратации идет уменьшение циркулирующей крови, в целях экономии жидкости организмом наступает редукция микроциркуляторной системы (синусоидов).

Происходит перераспределение оставшейся крови по типу центрального кровотока. Это достигается нарастанием сопротивления в артериях мышечного типа и в артериях (кроме мозга и сердца), куда устремляется вся основная кровь [2]. Приводящая система печени включает и воротную вену, поэтому она также участвует в образовании «сосудистого барьера». При подобно сложившейся ситуации гипертония в органе может и не возникать, если нарастание сопротивления сопровождается падением притока крови. Перестройка сосудистого русла и недостаток воды в паренхиме приводят к прогрессирующей атрофии, что четко доказывает правильность предположения А. Поликара о генезе «темных», или «плотных», клеток.

ЛИТЕРАТУРА

1. Поликар А., Бесси М. 1972. Элементы патологии клетки. М., «Мир».
2. Есипова И. К., Крючкова Г. С. и др. 1971. Очерки по гемодинамической перестройке сосудистой стенки. М., «Медицина».

HISTOLOGICAL CHANGES IN THE LIVER

The liver of dehydrated rats undergoes changes: the sinusoids become empty and a "vascular barrier" arises in the afferent vessels of the liver. This reduction of circulation impairs the blood supply of liver cells and results in their specific atrophy, i. e., gives rise to "dense" cells.

УДК 616.008.1

МОРФОЛОГИЯ СЕЛЕЗЕНКИ

Селезенка при длительной дегидратации крыс превращается в орган, богатый сосудами. Последние образуются благодаря гиперплазии гладкомышечных клеток. Одновременно развивается густая сеть эластических волокон.

До настоящего времени нет исследований о морфофункциональном состоянии селезенки при длительной дегидратации. В то же время селезенка должна резко и отчетливо реагировать на нарушение водного обмена, так как она, благодаря своеобразному строению кровеносных сосудов, способна вмещать большие количества крови.

При гистологическом исследовании обращают на себя внимание контуры селезенки (селезенки весили 0,65—0,85 г против нормы 1,5—2 г): они имеют глубокие бухтообразные западения и выросты причудливой формы. Бухтообразные западения переходят в щелевидные каналы (рис. 1). Капсула чрезвычайно толстая (в три, четыре раза толще, чем в норме), с гиперплазией мышечных элементов и значительным гиперэластозом (это хорошо выявляет окраска фукселином). При окраске толуидиновым синим (pH-5,6) в капсуле обнаруживается большое количество тучных клеток и γ -метахромазия самой капсулы. Местами капсула слонится, отделяя фрагменты различной величины: от маленьких до размеров трети величины самой селезенки (рис. 2). Все эти фрагменты сразу «одеваются» такой же толстой мнорластической капсулой. В капсуле образуется много мелких кровеносных сосудов. Просветы щелей прорастают мнорфрозной тканью, превращаясь в изолированные от капсулы сосуды (рис. 3). Сильно развиты трабекулярный аппарат из мнорластической ткани с примесью фибробластов и коллагеновых волокон. На тангенциальных срезах видно, что мышечные структуры трабекул сплошь исчерчены продолговатыми темными ядрами. Трабекулы служат ложем для огромного числа сосудов, часть из которых содержит эритроциты, другие — клетки пульпы, в том числе и сидерофаги.

По всей пульпе разбросаны островки гиперплазированных гладкомышечных клеток с густой сетью эластических волокон, которые превращаются в мелкие сосуды, типа вен (рис. 4).

Наблюдается резкая атрофия как белой, так и красной пульпы. От фолликулов остаются маленькие скопления лимфоидных элементов, зато вместо одного — двух стволков центральной артерии имеется цепочка из семи — восьми артериальных сосудов и более, некоторые из них с двумя хорошо оформленными эластическими мембранами, другие с еле намечающимися мембранами.

Одним из характерных признаков красной пульпы является массивное ее ожелезнение (реакция по Перльсу). Очень много макрофагов, в которых содержится железосодержащий пигмент, резко выражена ШИК-реакция.

В мазках обнаруживаются скопления несколько вытянутых малодифференцированных клеток, не сходных с обычными спленоцитами, и лентовидные параластические структуры. В мазках и препаратах нет мегакариоцитов.

Одним из интересных фактов является наличие в селезенке артерио-венозных анастомозов, сходных с гломусами (рис. 5). Как известно, артериальные ветви селезенки в норме не имеют анастомозов, являясь артериями конечного типа.

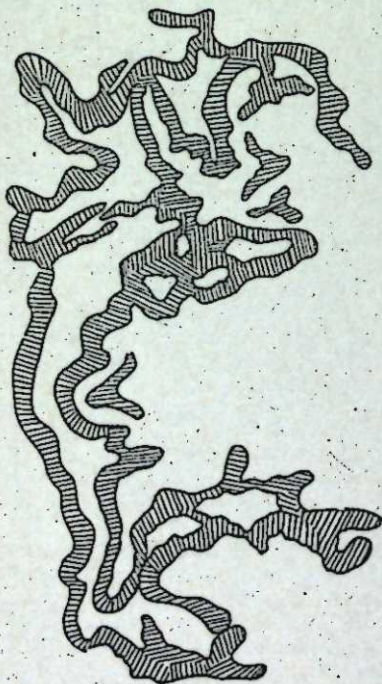


Рис. 1. Общий вид селезенки при дегидратации (рисунок сделан при помощи проектора).

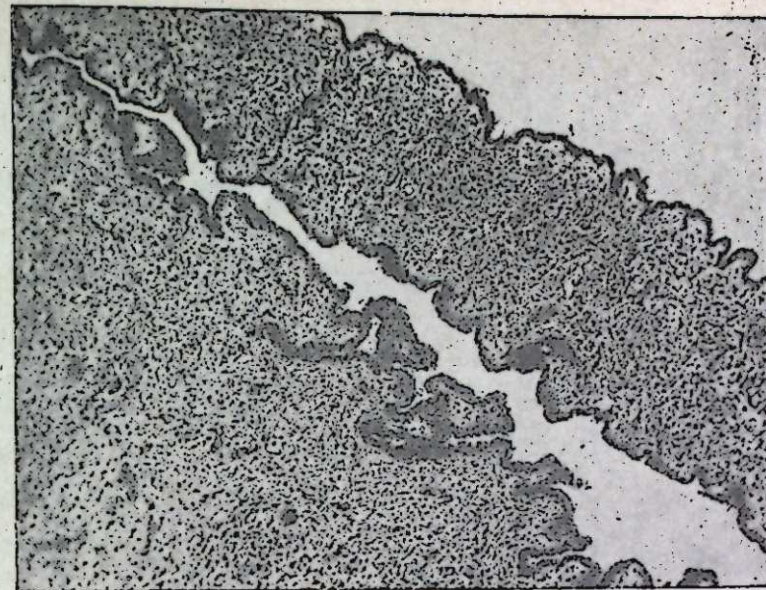


Рис. 2. Отделение от селезенки фрагментов различной величины. Окраска пикрофуксинном по Ван-Гизону. Ув. $\times 40$.

Так как клетки гломусовых анастомозов образуются из гладкомышечных клеток, то появление гломусов в данной ситуации весьма вероятно.

Таким образом, длительное обезвоживание в корне перестраивает морфологическое строение селезенки. При редукции синусоидов, т. е. микроциркуляторной ее системы (депо крови) интенсивно образуются сосуды более крупного калибра, подвергающиеся строгой регуляции кровотока.

Обменные процессы, в частности метаболизм железа, в селезенке нарушаются. Иммунологические функции селезенки падают: атрофируется белая пульпа, исчезают мегакариоциты, макрофагальная система блокируется железосодержащим пигментом.

По-видимому, данная сосудистая перестройка селезенки способствует более строгому, чем в норме, контролю кровотока в брюшной полости и регуляции секреторной деятельности кишечника в условиях необходимости резчайшей экономии воды организмом.

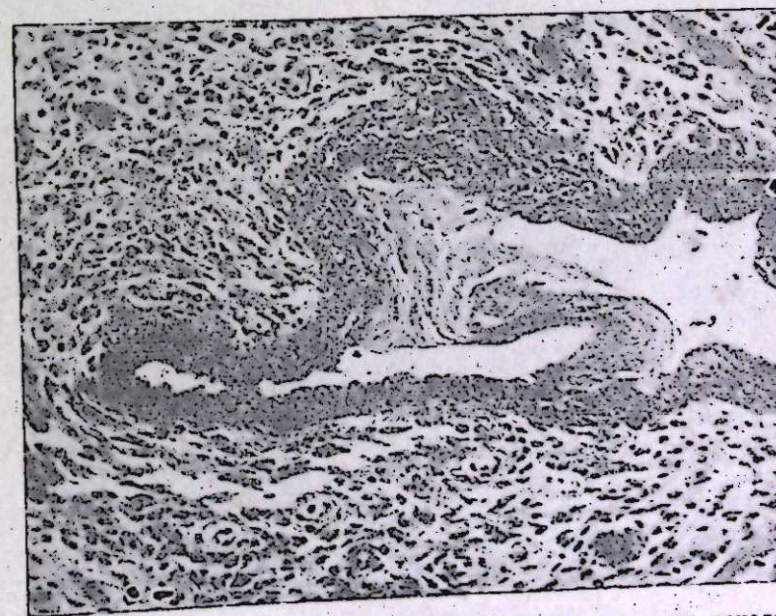


Рис. 3. Прорастание мнорфрозной тканью дистального конца канала, превращение его в сосуд. Окраска пикрофуксинном по Ван-Гизону. Ув. $\times 200$.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗАХ

В слюнных железах обезвоженных крыс на фоне редукции кровообращения, характерно для всех органов, происходит резкое уменьшение секреции, обратное развитие долек железы и разрастание лимфонной ткани.

Для функционирования слюнных желез, вырабатывающих жидкий секрет, требуется введение в организм достаточного количества воды. Поэтому казалось важным именно в слюнных железах проследить те морфологические изменения, которые наступают в условиях длительной дегидратации организма.

В условиях недостатка воды в слюнных железах из кровотока выключаются почти вся капиллярная сеть и часть мелких вен. Отмечается спадение их стенок и некоторое утолщение интимального слоя (при окраске азановым методом лишь на отдельных участках в капиллярах видны эритроциты). Оставшиеся функционировать вены заполнены кровью, а стенки их не изменены. Зато артерии, все без исключения, со значительно утолщенными стенками благодаря продольномышечному слою, следовательно, с высоким индексом Керногана.

Как известно, артерио-венозные анастомозы и «запирательные» вены в слюнных железах регулируют секрецию. Закрывание их значительно повышает давление в капиллярной сети, что обуславливает выработку секрета, в фазе же выделения секрета давление в капиллярах падает и они спадаются, а анастомозы открываются.

В условиях обезвоживания мы наблюдали помимо указанного регуляторного аппарата, находящегося в состоянии гипотонуса, артерии с полиновидными разрастаниями в просвете, по типу «подушек Конти». Последние регулируют кровоток, редуцируя его в микроциркуляторной системе.

В отдельных наблюдениях идет дисконплексаия белковых клеток, часть из них теряет ядра. В некоторых слюнных железах среди белковых клеток появляются группы клеток, цитоплазма которых заполнена липидными вакуолями; атрофический процесс сказывается в значительном увеличении количества жировых клеток, замещающих белковые (в норме, как известно, они единичны).

В условиях обезвоживания резко изменяется характер секрета в слюнных трубках: из мелкозернистого он превращается в крупношаровидные образования, которые, по-видимому, плохо эвакуируются по выводным протокам (рис. 1). В условиях обезвоживания клетки слюнных трубок особенно интенсивно всасывают воду и соли и превращают секрет в крупные капли. Выводные протоки как в самой железе, так и особенно за ее пределами имеют часто бухтообразные впадины и выросты, просветы их или пусты, или содержат небольшие скопления комковатых масс.

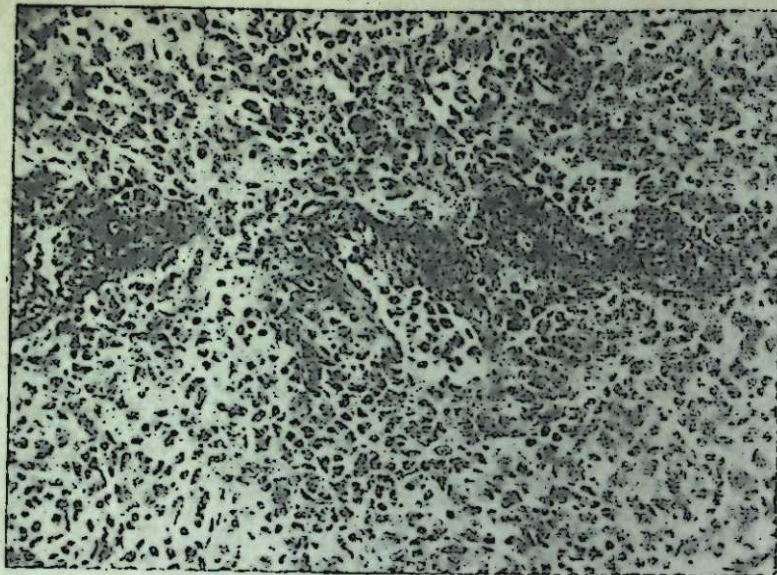


Рис. 4. Островки из гиперплазированных гладкомышечных клеток с густой сетью эластических волокон.
Окраска пикрофуксином по Ван-Гизону. Ув. $\times 200$.



Рис. 5. Артерио-венозный анастомоз в самой селезенке и за ее пределами.
Окраска гематоксилин-эозином. Ув. $\times 10$.

SPLEEN MORPHOLOGY

Prolonged dehydration of rats produces profound morphological reorganization in the spleen with a reduction of its microcirculation. New vessels of large calibre arise including arteriovenous anastomoses in consequence of hyperplastic process involving the cells of smooth muscle and elastic tissues. The pulp becomes atrophic.



Рис. 1. Превращение мелкозернистого секрета слюнных трубок в грубоглыбчатый.
Азановый метод окраски. Ув. $\times 280$.

МОРФОЛОГИЯ ПОЧЕК

Описаны морфологические особенности почек крыс, подвергнутых длительной дегидратации. Наиболее тяжелые нарушения наблюдались в прямых канальцах: от дистрофических процессов до полного некроза. В канальцевой системе коры происходит замещение ряда канальцев соединительной тканью и полями малодифференцированных клеточных элементов. При окраске по методу Бови выяснено, что клетки ЮГА интенсивно вырабатывают ренин.

Морфологические и гистохимические особенности почек лабораторных крыс подробно описаны В. А. Калищук и др. [1]. Эти же авторы наблюдали структурные и гистохимические изменения в почках белых крыс при кратковременном «сужождении» (6—12 дней).

Данные об изменениях в почках при длительной дегидратации в литературе отсутствуют.

Длительная дегидратация лабораторных крыс приводит к массивному разрастанию бурой жировой ткани вокруг почечной капсулы и в области лоханки. В условиях нормального водного режима в этих участках имеется обычная белая жировая ткань, количественно варьирующая в значительных пределах. Источником бурого жира, по-видимому, являются гладкомышечные клетки *tunica albuginea*, интимно прилежащие к внутренней стороне фиброзной капсулы (рис. 1). В отдельных наблюдениях пласты бурого жира располагаются и под капсулой, расслаивая ее. Местами видно, как в крупных клетках белой жировой ткани начинают скапливаться мелкие вакуоли, заполняющие постепенно всю клетку; однако в этих случаях отсутствуют центрально лежащие ядра, как это наблюдается при делении полигональных светлых клеток мезенхимально-го происхождения — предстadium бурого жира. И только в окончательно сформированных клетках бурого жира имеются центрально расположенные ядра.

Корковое вещество содержит почечные тельца в различном функциональном состоянии: от хорошо гиперемизированных, с широкими капиллярами, выраженной подкапсульной щелью у одних крыс до полностью запустевших и зарастающих соединительной тканью — у других. Однако процент клубочков, не способных к фильтрации (даже у тех крыс, у которых резко выражены структурные нарушения почечных телец), не превышает приблизительно одной трети всех клубочков. Отсюда можно заключить, что морфофункциональное состояние почечных телец через 12 дней после сужождения держится примерно на одном уровне и в длительные сроки обезвоживания.

Междольковые и дуговые артерии, как и в норме, с толстыми стенками, благодаря продольномышечному слою. Встречаются сосуды «замыкающего» типа. На отдельных участках в некоторых артериях наблюдается гиперплазия мышечных клеток.

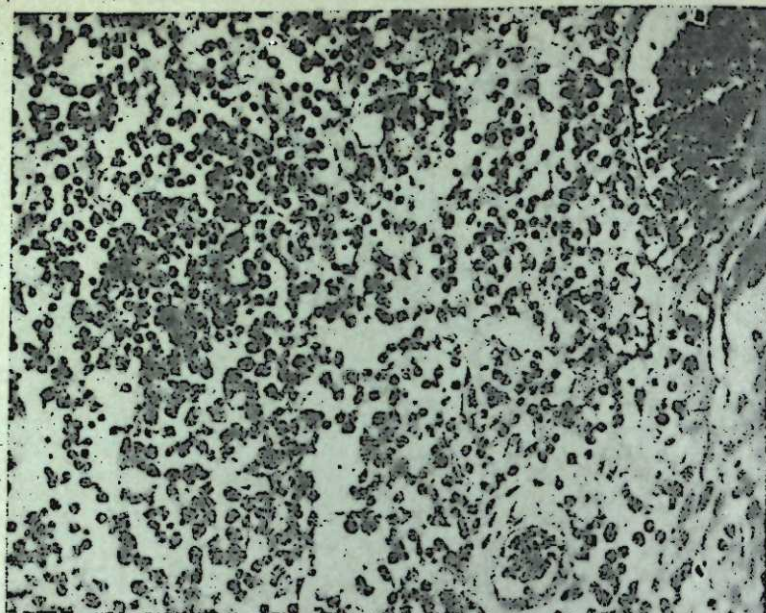


Рис. 2. Лимфатический узел, образовавшийся на месте дольки слюнной железы. Среди лимфоидных элементов видны липоретикулярные клетки.

Окраска по Гольдману. Ув. $\times 250$.

В большинстве наблюдений секрет белковых клеток очень резко ШИК-положителен, что отличает его химический состав от секрета тех же клеток в нормальных условиях существования. В норме он или ШИК-отрицателен, или очень слабо положителен. При окраске толуидиновым синим (при pH=5,6) этот секрет в обезвоженных слюнных железах гамма-метахроматичен, т. е. в его составе имеются и кислые мукополисахариды.

Секрет клеток, продуцирующих муцины, представляет собой сеть из густо переплетающихся нитей, дающих ШИК-положительную реакцию; это создает впечатление очень вязкой слизи.

Основным признаком происходящих изменений в самой железе является обратное развитие ее долек, преимущественно состоящих из белковых клеток. Дольки из слизистых клеток, как правило, сохраняются лучше. В дольках, подвергающихся обратному развитию, наблюдаются отдельные островки из белковых клеток и вставочных отделов, погруженные в поля рыхлой соединительной ткани, иногда с прослойками белой жировой ткани. В этой соединительной ткани, иногда с прослойками белой жировой ткани, вокруг которых идет скопление лимфоидных элементов. Последние превращаются в оформленные лимфатические узелки и типичные лимфатические узлы (рис. 2). У некоторых крыс все дольки слюнной железы замещены лимфоидной тканью. Однако в такой ткани можно заметить отдельные элементы, относящиеся к слюнным железам. В лимфатических узлах много тучных клеток.

На возможность образования лимфатических узлов из малодифференцированных элементов соединительной ткани при обратном развитии слюнных желез указывал в 1938 г. А. А. Заварзин, однако он не связывал этот процесс с обезвоживанием.

Интересно отметить, что у верблюда (представителя пустынных животных) даже в условиях нормального водного режима в слюнных железах, в прослойках соединительной ткани, а последние значительны, отмечается обширное лимфатическое русло, вокруг которого группируются лимфоидные элементы.

HISTOLOGICAL CHANGES IN THE SALIVARY GLANDS

In rats subjected to long — term dehydration there occurs a reduction of microcirculation with its regressive development. The glandular lobes are replaced by connective tissue. Subsequently, lymphoid tissue develops from the elements of the latter.

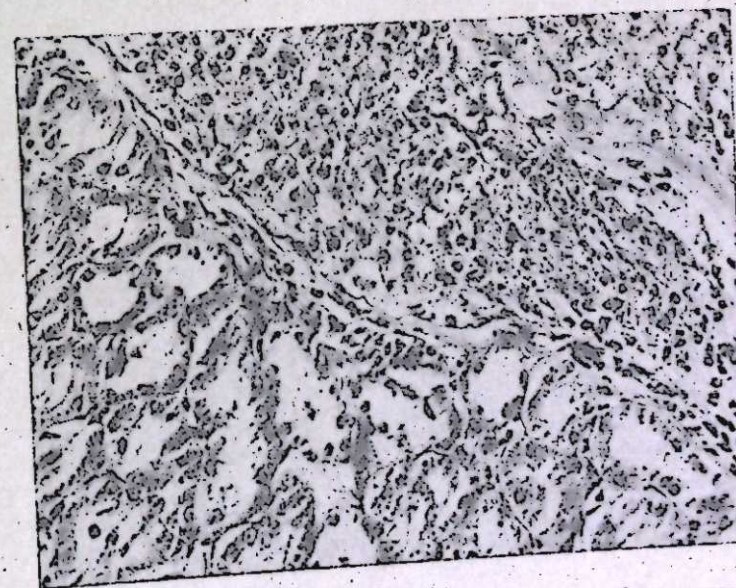


Рис. 1. Расслаивание капсулы почки клеточными инфильтратами; бурая жировая ткань, примыкающая к ней вплотную. Окраска гематоксилин-эозином. Ув. $\times 140$.

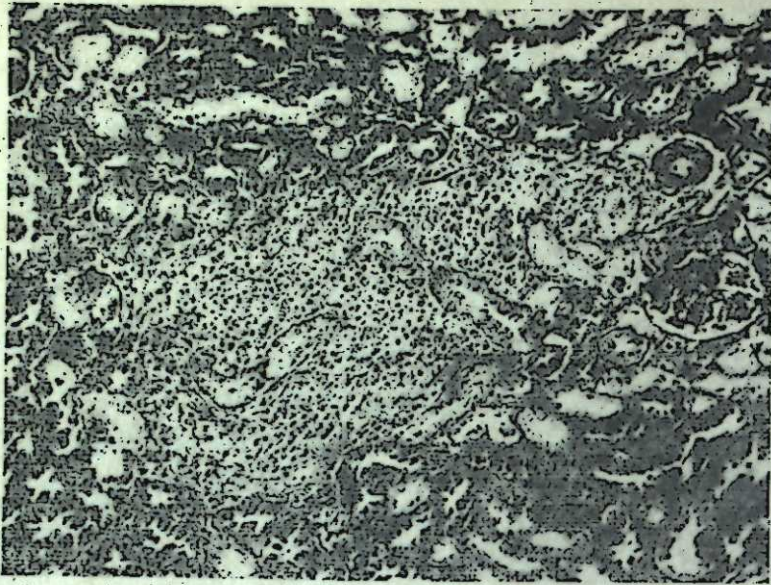


Рис. 2. Инфильтраты из светлых крупных клеток, замещающие часть канальцевой системы коры почки. Окраска гематоксилин-эозином. Ув. $\times 140$.

Венозные синусоиды, по сравнению с нормой, резко расширены и заполнены эритроцитами, чаще лежащими не изолированно, а слитыми вместе.

Система извитых канальцев находится в гипофункциональном состоянии с явлениями паренхиматозной дистрофии и некроза. Распадающиеся канальцы раздвигаются и сдавливаются венозными синусоидами. Происходит заметное разрастание соединительной ткани: пучки коллагеновых волокон толстым кольцом окружают распадающиеся канальцы, в просвете соединительнотканых «футляров» обнаруживаются отдельные лизирующиеся эпителиальные клетки. Подобные соединительнотканые «дорожки» из волокнистых «колец» идут на большом протяжении от одного нефрона к другому. На отдельных участках среди волокнистой соединительной ткани начинают пролиферировать малодифференцированные светлые клетки, образуя скопления различной величины — от совсем маленьких до довольно значительных полей (рис. 2).



Рис. 3. Огромные гомогенные массы, типа гиалиновых цилиндров, в резко расширенных канальцах. Окраска гематоксилин-эозином. Ув. $\times 80$.

В расширенных канальцах обнаруживаются белковые образования типа гиалиновых цилиндров, иногда достигающие огромных размеров (рис. 3) Юкстамедулярная область значительно гиперемирована. Прямые канальцы, особенно в средней трети сосочка, подвергаются дистрофии до полного некроза с пикнозом ядер и интенсивным окрашиванием цитоплазмы, что обнаруживается при всех методах окраски.

Гистохимический анализ не выявляет кислых мукополисахаридов в мозговом слое почек (окраска толундиновым синим при различных значениях pH, окраска по методу Хейла и альциановым синим). В отдельных препаратах интерстициальные прослойки дают слаболожительную реакцию. Стенки собирательных трубочек тоже почти лишены кислых МПС. Можно заключить, что процесс деполимеризации кислых МПС с длительностью обезвоживания прогрессирует.

Таким образом, наибольшие изменения при длительной дегидратации у белых крыс в почках наблюдаются в сосочковой зоне. Перенапряжение, которое испытывают прямые канальцы при процессах усиленной реабсорбции, приводит к тяжелым некробиотическим нарушениям.

Уменьшение функции извитых канальцев и длинных петель Генле приводит к атрофическим процессам и прорастанию паренхимы соединительной тканью. Отмечается появление неспециализированных клеток — инфильтраты из малодифференцированных крупных клеток типа ретикулярных.

Стаз эритроцитов в венозной системе усугубляет резкое уменьшение циркулирующей крови, а последнее в совокупности с недостатком натрия при сухоядении приводит к значительному повышению выработки почками ренина.

В настоящее время установлено, что гормон ренин, вырабатываемый юкстагломерулярными (многие считают и гломерулярными) клетками, посредством ряда ферментативных реакций образует ангиотензин II. Последний, являясь вазоконстриктором, оказывает прямое действие на реабсорбцию электролитов и воды в канальцах [2].

Окраска по БОВИ позволила выявить многочисленные гранулированные клетки юкстагломерулярного аппарата на значительном протяжении *vasa afferens*. Цитоплазма некоторых клеток полностью заполнена гранулами. В некоторых наблюдениях гранулированные клетки располагаются плотной «муфтой» вокруг сосуда. ЮГИ (количественная оценка степени гранулированности клеток) равна $32 \pm 3,5$ (норма ЮГИ у крыс = $20 \pm 1,4$).

Институт физиологии
СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/IV 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Калищук В. А., Филюшина Е. Е., Лазовская Л. И., Виноградов В. В. 1970. Некоторые морфологические и гистохимические особенности почек грызунов в норме и при патологии. В сб.: Физиологические механизмы адаптации животных в условиях засушливых и аридных зон. Новосибирск, «Наука».
2. Ушкалов А. Ф., Вихерт А. М. 1972. Морфология юкстагломерулярного аппарата почек. Архив патологии, XXXIV, № 9, 3—17.

KIDNEY MORPHOLOGY

The morphological features of the kidney of rats subjected to long-term dehydration are described. The changes were very pronounced in the glomeruli and ranged from dystrophic processes to complete necrosis. In the glomerular system of the cortex the glomeruli are replaced by connective tissue and layers of weakly differentiated cellular elements. Bovy's staining has demonstrated that the juxtaglomerular cells intensely produce renin under conditions of water deficiency.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-корр. М. Ф. Жуков

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-корр. Н. А. Терсков

Д-р биол. наук В. Ф. Альтергот, д-р биол. наук А. С. Исаяв, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук Н. Ю. Коропачинский, чл.-корр. Ф. Э. Реймерс, д-р биол. наук Р. И. Салганик, д-р биол. наук В. В. Хвостова (зам. ответственного редактора), канд. биол. наук Б. С. Юдин.

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

Редактор Т. Б. Мелкозерова
Художественный редактор В. И. Желнин
Технический редактор А. В. Семкова
Корректоры А. А. Надточий, О. В. Мозалева

Сдано в набор 23 января 1975 г. Подписано к печати 24 апреля 1975 г. МН 00124. Формат 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. 10,5 печ. л., 14,7 усл. печ. л., 14,6 уч.-изд. л. Тираж 1492 экз.
Заказ № 428. Цена 70 коп.

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

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ ЖУРНАЛА «ИЗВЕСТИЯ СО АН СССР, СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК»

Журнал публикует оригинальные сообщения по следующим разделам биологии: ботаника, зоология, микробиология и вирусология, цитология и генетика, биохимия, физиология, почвоведение; кроме того, публикуются рецензии на монографии, информация о проходящих в Сибирском отделении АН СССР симпозиумах и конференциях по проблемам биологии, хроника о деятельности Объединенного Ученого Совета по биологическим наукам. Материалы, имеющие характер принципиальной новизны, могут быть срочно опубликованы в разделе «Краткие сообщения».

Представляемые в журнал статьи должны в сжатой форме давать полное представление о полученных автором результатах работы и содержать данные, характеризующие достоверность и воспроизводимость излагаемых фактов.

Статьи по вопросам систематики растений и животных, посвященные новым таксонам и другим вопросам, должны быть оформлены с учетом правил, принятых в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» и «Международном кодексе по систематике животных».

Рукопись должна иметь направление от учреждения, в котором выполнялась работа. К тексту статьи прилагается краткая аннотация на русском и английском языках, размером не более полстраницы машинописного текста. Необходимо привести транскрипцию фамилии автора на английском языке.

В статье должен соблюдаться следующий порядок изложения: введение, методика, результаты исследования, обсуждение их, выводы, список литературы, резюме на английском языке. Английское резюме, список литературы и подписи к рисункам даются на отдельных листах.

Рукописи статей, включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, не должны превышать 12 машинописных страниц, кратких сообщений и отчетов о конференциях — 5 страниц, рецензий на книги — 3 страниц. На обороте рисунков следует обозначить карандашом фамилии авторов и название статьи. В подписях к рисункам должны быть приведены: название каждого рисунка, объяснение значений всех кривых, букв, цифр и прочих условных обозначений. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки. Как рукопись статьи, так и все рисунки и фотографии представляются в двух экземплярах. Фотографии должны быть четкими и напечатанными на белой глянцево-бумаге.

Список литературы включает лишь упомянутых в тексте авторов. При ссылке в тексте на авторов в прямых скобках указывается номер работы по порядку цитирования. В этом же порядке ссылки на статьи располагаются в списке литературы. Список составляется по следующей схеме: автор (фамилия, инициалы), год, название статьи, название журнала, том (арабская цифра, подчеркнута), страницы (от — до). Для книг указывается город, издательство.

В конце статьи необходимо указать полностью имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адреса и телефоны. Рукописи следует отправлять по адресу: Новосибирск, 99, Советская, 18, к. 331.