

11-167/2

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1974

№ 10

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА» · СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
НОВОСИБИРСК

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

## СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957	Периодичность журнала 15 номеров в год	№ 10 (240)	Август
Год основания серии 1963	Периодичность серии 3 выпуска в год	Вып. 2	1974

### СОДЕРЖАНИЕ

А. А. Танасиенко. Продукты твердого стока эродированных выщелоченных черноземов Кузнецкой котловины	3
В. Д. Некрасова, А. Б. Гукаси. Биологическая активность почв листовичных лесов Тувинской АССР	8
М. Д. Степанова. К вопросу о прочности связи микроэлементов с органическим веществом почвы	11
В. П. Сеелед. К эколого-фитоценологической характеристике <i>Danthonia intermedia Vasey</i> (Poaceae)	20
Г. А. Пешкова. Явления гибридизации в степной флоре Байкальской Сибири	25
А. И. Николаева. О содержании крахмала в проросшей пыльце кедра сибирского	30
А. А. Титлянова. Элементы-биогены калий и кальций в растениях	35
В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Тепловое повреждение растений в условиях достаточного водообеспечения	43
А. Г. Бабакишев, Г. Ф. Привалов. Изучение реакции мутантов клена на фитогормоны при воздействии на точки роста побегов и в культуре тканей	50
Е. Я. Мирошниченко, Э. Г. Гинзбург, Н. Н. Завалишин. Выделение и анализ корреляционных плеяд признаков у апомиктического <i>Poa pratensis</i> L.	57
Б. Ф. Юдин и Л. А. Луккина. Два поколения аутомиктического партеногенеза у кукурузы	64
Л. С. Санкин, А. В. Рыжов. Гаплоидная форма дыни	69
И. С. Роддинок. Серологические свойства симбиотических бактерий небобовых растений	72
Б. Ф. Бельшев. Зоогеографические соотношения в одонатофауне ( <i>Odonata, Insecta</i> ) тропической Африки	76
В. Е. Сергеев. Поведение землероек при подъеме паводковых вод	81
✓ Е. Я. Ткаченко, В. В. Хаскин, М. А. Якименко. Дополнительное доказательство терморегуляторного значения изменения Р/О в скелетных мышцах	85
Т. Г. Панкова, Т. М. Игонина, Р. И. Салганик. О вероятной роли циклического аденозин-3',5'-инозофосфата в действии эстрадиола на матку овариотомированных крыс	88
✓ Г. В. Алексеева, В. М. Юнкер, О. П. Федорова. Морфофизиологическая характеристика лейкоцитов крови краснощеких сусликов по сезонам	92
М. В. Штернище, В. В. Гулий. Аминокислотный состав белка вирусных телец-включений	97
✓ В. Д. Чинитов. Характеристика макрофагальных элементов подкожной соединительной ткани в очаге хронического асцитического воспаления	100
Р. И. Берсимбаев, С. В. Аргутинская. Влияние ингибиторов синтеза РНК и белков на активность гистидиндекарбоксилазы в слизистой желудка крыс и выделение соляной кислоты при спонтанной и индуцированной пентагастрином секреции	105
✓ Л. Л. Колпакова, М. Д. Шмерлинг, Ю. П. Шорин. Морфофункциональное состояние коры надпочечников крыс при гипокинезии	109
М. Г. Поляк, Л. Л. Колпакова, Р. А. Самсоенко. Изменение функции коры надпочечников и юктагломерулярного аппарата почек кроликов при введении эстрадиола	112
А. Ф. Никифоров, Г. И. Бородаевская, Г. Г. Князев. Распределение катехоламинов в симпатических узлах кошки после перерезки пре- и постганглионарных нервных волокон	116
А. С. Саратиков, В. Е. Яворовская, Т. П. Прищеп, С. К. Благерман, В. Н. Киселева, М. А. Лутцева. Свойства антивирусного ингибитора, индуцированного некоторыми производными пиразолона в культуре клеток	121
А. С. Саратиков, В. К. Гершкова, Т. М. Зыринова. Видовые различия в адренорецепции мозговых сосудов	125
<b>МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ</b>	
И. А. Немченко, В. А. Захарова, В. С. Гоняев, Ф. Я. Сидько. О применении теории Релея — Гауса для определения поглощения и рассеяния света частицами биологического происхождения	128
А. И. Шапова, Т. А. Баутина. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида	134
И. Н. Трубочев, В. А. Барашков. Сравнение различных методов экстракции свободных аминокислот из хлореллы для их количественного определения	137
<b>КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ</b>	
И. П. Лубягина. К биологии прорастания семян <i>Anemone callitica Fisch</i> и <i>Anemone coerulea</i> D. С.	142
Б. Ф. Бельшев. Распространение семейств реликтовых стрекоз, тихоокеанский рудный пояс и теория дрейфа континентов	144
А. Ю. Харитонов. О некоторых закономерностях в изменении биологических особенностей сибирских стрекоз ( <i>Odonata, Insecta</i> ) в зависимости от географического положения изучаемых фаун	146
А. С. Лапик, М. П. Павлова. Исследование острой и подострой токсичности пентаметилфенола	147

A. A. Tanasienko. Solid flow products of the eroded leached chernozems of the Kuznetsk hollow	3
V. D. Nekrasov, A. B. Gukasyan. Biological activity of soils of leaf bearing forest of the Tuva ASSR	8
M. D. Stepanova. Contribution to the problem of compounds of soil organic matter with trace elements	11
W. P. Seledets. Ecological and coenotic characteristic of <i>Danthonia intermedia</i> Vasey ( <i>Poaceae</i> )	20
G. A. Peshkova. Hybridization phenomena in the steppe flora of Baikalian Siberia	25
A. N. Nikolaeva. Content of starch in <i>Pinus sibirica</i> pollen germinated	30
A. A. Tillyanova. Biogenic elements potassium and calcium in the plants	35
V. F. Altergott, S. S. Mordkovich. Heat damage of plants under conditions of sufficient water supply	43
A. G. Babakishiev, G. F. Privalov. Study of the reaction of maple mutants to phytohormones: treatment of points of growth of shoots and tissue culture	50
H. Yu. Miroshnichenko, E. H. Ginzburg, N. N. Zavallshin. Distinguishing and analytic correlation group of the apomictic sign <i>Poa pratensis</i> L.	57
B. F. Yudin, L. A. Lukina. Two generations of automictic parthenogenesis in maize	72
L. S. Sankin, A. V. Ryzov. Haploid form of the melon	76
I. S. Rodinyuk. Serological properties of symbiotic bacteria of the non-legumes	81
B. F. Belyshev. Zoogeographical correlations in odonatafauna ( <i>Odonata</i> , <i>Insecta</i> ) of Equatorial Africa	85
V. E. Sergeev. Behaviour of shrews at the time of flood water	88
E. Ya. Tkachenko, V. V. Khaskin, M. A. Yakimenko. Additional evidence of thermoregulatory significance of P/O changes in skeletal muscles	92
T. G. Pankova, T. M. Igonina, R. I. Salganik. On probable role of cyclic adenosine 3',5'-monophosphate in estradiol action on the uterus ovariectomized rats	97
G. V. Alexeeva, B. M. Yunker, O. P. Fedorova. Seasonal morphophysiological data of blood leucocytes of citellus erythrogeus Br.	100
M. V. Shlernshis, V. V. Gull. Amino acid composition of protein in inclusion-bodies viruses	105
V. D. Chinitov. Macrophag elements characteristics of subcutaneous connective tissue in the centre of the aseptical inflammation	109
R. I. Berstimbaev, S. V. Argutinskaya. Effect of inhibitors RNA and protein synthesis on histidine decarboxylase activity and production of HCl in rat gastric mucosa in spontaneous and pentagastrin-induced secretion	112
L. L. Kolpakova, M. D. Shmerling, Yu. P. Shorin. Morphofunctional state of the adrenal cortex in rats under the state of hypokinesia	116
M. G. Polyak, L. L. Kolpakova, R. A. Samsonenko. Change of the adrenal cortical function and renal JGA during oestradiol injection in rabbits	121
A. F. Nikiforov, G. J. Borodaevskaya, G. G. Knyazev. Distribution of catecholamines in sympathetic ganglia of the cat after division of pre- and postganglionic nerve fibres	125
A. S. Saratkov, V. E. Yavorovskaya, T. P. Prishchep, S. K. Blagerman, V. N. Kliseleva, M. A. Lutzeva. Properties of antiviral inhibitor induced by some pyrazolon derivatives in cellular culture	128
A. S. Saratkov, V. K. Gorshkova, T. M. Ziranova. Species distinction in adrenoreception of cerebral vessels	134
<b>RESEARCH METHODS</b>	
I. A. Nemchenko, V. A. Zakharova, V. S. Gonyaev, F. Ya. Sidko. On the application of Rayleigh—Gans theory for determining absorption and scattering of light by particles of biological origin	137
A. I. Shchapova, T. A. Bautina. Differential staining of the chromosomes of rye and wheat—rye amphidiploid	142
I. N. Trubachev, V. A. Barashkov. Comparison of the extraction different methods of free amino acids from chlorella for their quantitative determination	144
<b>SHORT NOTES</b>	
N. P. Lubyagina. Biology of germination of seeds <i>Anemone altaica</i> and <i>Anemone coerulea</i>	146
B. F. Belyshev. Distribution of relict dragonfly families, Pacific ore zone and theory of drift elements	147
A. Yu. Haritonov. On some regularities in variability of dragonfly manifestation in depends on geographical location of the faunae examined	
A. S. Lapik, M. P. Pavlova. Investigation of acute and subacute toxicity of pentamethylpheryl	

А. А. ТАНАСИЕНКО

ПРОДУКТЫ ТВЕРДОГО СТОКА  
ЭРОДИРОВАННЫХ ВЫЩЕЛОЧЕННЫХ ЧЕРНОЗЕМОВ  
КУЗНЕЦКОЙ КОТЛОВИНЫ

Наблюдение за поверхностным стоком на выщелоченных черноземах Кузнецкой котловины показало, что вследствие сезонных эрозионных процессов в настоящее время ежегодно теряется около 60 кг азота, 30-кг фосфора и 1000 кг гумуса с каждого гектара склоновых земель.

Из пахотного слоя черноземов вымываются наиболее ценные агрегаты с высоким содержанием подвижных гуминовых кислот, значительным количеством валового кальция, полуторных окислов и питательных веществ. В связи с этим оставшаяся часть гумусового горизонта эродированных почв характеризуется низким плодородием.

Расчлененная окраинная часть Кузнецкой котловины — один из наиболее эрозионно опасных районов Западной Сибири. Около 25% площади высокоплодородных распаханых выщелоченных и оподзоленных черноземов котловины в разной степени смыты. Твердый сток или смыв почв обусловлен поверхностным стоком талых вод и почти ежегодным поверхностным стоком дождевых вод при выпадении ливней в мае — июле. Особенно обильный жидкий и твердый сток наблюдается в мае — июне, когда почвы еще слабо защищены культурными растениями.

Размеры твердого стока варьируют в зависимости от запасов воды в снеге, глубины промерзания почвы, интенсивности снеготаяния, а в случае ливневых осадков — от количества и интенсивности выпадающих осадков, скорости впитывания, оструктуренности почв и почвозащитных свойств покровных культур.

Наши исследования проведены на выщелоченных черноземах восточной части Кузнецкой котловины. Для наблюдений выбран склон юго-восточной экспозиции, крутизной 3—6°. Учет твердого стока выполнен методом водоронн.

Смыв почв талыми водами характеризуется тем, что поверхностный сток их идет по неглубоко (3—5 см) оттаявшему поверхностному слою почвы, находящемуся в стадии текучести. Запас воды в снеге 100—120 мм. Длительность снеготаяния равна в среднем 34 дням, но основная масса снега тает за 5—7 дней, талые воды обладают большой эродирующей энергией и вызывают значительный смыв почв. На исследованной территории в течение периода наблюдений (1969—1971 гг.) смыв почв колебался при снеготаянии от 2,5 до 25 т/га.

Интенсивные ливни при большом количестве осадков приводили к смыву почвы от 2 до 47 т/га. Например, ливень, выпавший 25 июля 1969 г., с интенсивностью 1,1 мм/мин в течение 35 мин смыл 5—13 т/га

почвы. Ливень 24 июля 1970 г. интенсивностью 2 мм/мин в течение 10 мин и 1 мм/мин в течение 21 мин на этом же склоне смыл около 2 т/га почвы.

Также различия в смыве почвы на одном и том же склоне объясняются тем, что в 1969 г. поле было засеяно кукурузой, а в 1970 г. — пшеницей. Неравноценные почвозащитные свойства покровных культур привели к тому, что под покровом кукурузы смыв был выше. В 1970 г. склоновые почвы были засеяны пшеницей, своей развитой корневой системой она прочно защищала почву от размыва. В прибалочной части склона, на паровом поле, вспаханном под лесную полосу, этим ливнем было вынесено до 44 т/га почвы. На более крутом склоне юго-западной экспозиции (6—9°), засеянном пшеницей, этим же ливнем смыто около 47 т/га почвы.

Потери питательных веществ с твердым и жидким стоком достигают больших величин. По данным Липмана и Конибера [1]; в США в 1930 г. с каждого гектара эродированных почв терялось до 27 кг азота и 12 кг фосфора. А. Г. Марковский [2] отмечает, что эродированные почвы Куйбышевской области ежегодно теряют около 10 кг/га азота и 3 кг/га фосфора.

Нашими исследованиями установлено, что потери азота с твердым стоком от ливневых осадков всегда выше, чем в период весеннего снеготаяния (табл. 1). Потери гумуса также велики — 670—1600 кг/га.

Таблица 1

Объем смыва и вынос питательных веществ с твердым стоком *				
Вид поверхностного стока	Смыв почвы, м <sup>3</sup> /га	Потери, кг/га		
		гумуса	азота	фосфора
Ливневый сток				
1969 г.	8,3	752	41,9	20,6
1970 г.	19,0	1612	78,0	55,6
1971 г.	10,7	794	56,6	29,0
Сток талых вод, 1971 г.	6,1	670	36,6	27,9

\* Среднее из 8 повторностей.

Продукты твердого стока с сильносмытой почвы (47 т/га) содержат 2550 кг гумуса и по 100 кг азота и фосфора. Потери азота и фосфора с продуктами твердого стока намного превышают норму азотных и фосфорных удобрений, которая приходится в настоящее время в совхозе на гектар пашни.

Потери азота и фосфора с продуктами твердого стока на выщелоченных черноземах Кузнецкой котловины значительно выше, чем, например, в США [1] и в Куйбышевской области [2].

Данные табл. 1 позволяют судить лишь о темпах смыва почвы и потерях питательных веществ, содержащихся в почве в настоящее время на каком-то конкретном участке местности. Естественно, что этот участок занимает сравнительно небольшую площадь. Однако знать лишь темпы еще мало, так как эти сведения не позволяют судить о том, прогрессируют ли эрозионные процессы в данный момент или же затухают. Получить необходимые данные можно только в том случае, если сравнить темпы смыва почвы в данный момент с темпами смыва почвенного покрова за период сельскохозяйственного использования исследуемой территории.

Интенсивная распашка земель началась здесь около 100 лет тому назад в связи с массовым переселением крестьян из европейской части России в Западную Сибирь. Обследования территории Крапивинского, Мунгатского и Тарадановского совхозов Крапивинского района позволили установить, что из 50 тыс. га пахотных земель несмытые почвы здесь составляют 74,1%, слабосмытые — 12,7, среднесмытые — 10,2 и сильносмытые — 3%.

Имея сведения об эталонной мощности гумусового слоя выщелоченных черноземов и толщине слоя смытой почвы, соответствующей каждой степени смытости, можно приблизительно определить толщину и вес смытого слоя почвы, запасы в этом слое гумуса, азота и фосфора в среднем на 100 га пашни за весь период сельскохозяйственного использования территории (табл. 2).

Данные табл. 2 показывают, что на исследованных выщелоченных черноземах с обрабатываемых склонов за 100 лет смыто в среднем 16,8 см почвы. Вес смытой почвы с 1 га составляет 307 т, а средний годовой смыв — 3,07 т. Это относительно большой смыв. Г. П. Сурмач

Таблица 2

Степень смытости	Черноземы выщелоченные, мощность горизонтов А+АВ=58 см						
	слой смытой почвы, см	площадь, га	вынос с эродированной площади, т	вынос, т/га			
				почвы	гумуса	азота	фосфора
Несмытые	0	74,1	0	0	0	0	0
Слабосмытые	6,0	12,7	6850,0	539,0	54,0	2,5	1,4
Среднесмытые	17,0	10,2	15600,0	1529,0	101,1	6,6	3,5
Сильносмытые	27,5	3,0	8250,0	2750,0	154,0	10,2	5,7
Общий вынос со 100 га	—	—	30700,0	—	—	—	—

[3] определяет осредненный годовой смыв на черноземах Новосильского участка в 5,16 т/га, однако сельскохозяйственное использование земель в этом районе длится уже 300—350 лет.

Следовательно, в настоящее время ежегодный смыв почв намного выше среднего многолетнего, т. е. эрозионные процессы прогрессируют вследствие не всегда правильного использования земель.

Со смытой почвы с 1 га за 100 лет потеряно около 80 т гумуса, 4,8 т азота и 2,7 т фосфора. Потери такого значительного количества питательных веществ и гумуса приводят к ухудшению водно-физических, физико-химических и химических свойств эродированных почв.

Исследованиями установлено, что продукты стока содержат довольно много водопрочных агрегатов, количество которых в 1,5—3 раза выше, чем в несмытых, и в 11 раз выше, чем в сильносмытых почвах.

Механический состав продуктов твердого стока выщелоченных черноземов тяжелее, чем в слое 0—10 см незеродированных и эродированных почв (табл. 3). Утяжеление механического состава продуктов стока происходит за счет снижения содержания фракции крупной пыли (0,05—0,01 мм) и увеличения количества илистой фракции (<0,001 мм). Содержание илистой фракции в продуктах стока на 9—15% выше, чем в слое 0—10 см несмытых и сильносмытых почв.

Таблица 3

Механический состав продуктов твердого стока выщелоченного чернозема (в %)\*

Вид поверхностного стока	Потеря от обработки НСІ	Размер частиц, мм						
		1-0,05	0,05-0,01	0,01-0,005	0,005-0,001	<0,001	<0,01	
Сток талых вод, 1971 г.	10,2	4,1	27,9	13,3	11,9	32,6	63,0	
Ливневый сток	1970 г.	9,2	4,7	32,6	7,6	11,8	34,0	68,0
	1971 г.	12,3	4,4	26,2	9,7	12,2	35,2	69,4
Слой 0-10 см несмытых почв	3,1	8,6	38,6	11,5	16,4	21,8	52,8	
Слой 0-10 см сильносмытых почв	6,7	7,1	40,8	10,8	11,2	23,4	52,1	

\* Среднее из 8 повторностей.

Таблица 4

Валовой химический состав продуктов твердого стока и пахотного слоя эродированных почв (на безгумусную и бескарбонатную почву, в %)\*

	SiO <sub>2</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	CaO	MgO	SiO <sub>2</sub> /R <sub>2</sub> O <sub>3</sub>
Продукты стока	61,6	19,2	5,5	6,2	2,0	4,6
Слой 0-10 см несмытых почв	67,5	14,3	5,9	3,3	1,5	6,2
Слой 0-10 см сильносмытых почв	67,5	15,9	6,3	1,4	1,6	5,8

\* Среднее из 8 повторностей.

Таблица 5

Групповой состав гумуса продуктов твердого стока (в %)\*

Вид поверхностного стока	Сорг.	Декальцинат	Гуминовые кислоты	Подвижные г. к.	Г. к., связанные с Са	Фульвокислоты	Гумины	C <sub>гк</sub> /C <sub>фк</sub>	
Ливневый сток	1969 г.	5,3	3,3	45,2	10,1	35,1	11,1	40,4	4,1
	1970 г.	4,0	3,6	39,0	5,6	34,4	16,4	41,0	2,5
	1971 г.	5,1	2,9	41,8	7,3	34,5	16,3	39,0	2,6
Сток талых вод, 1971 г.	5,9	3,0	42,5	9,5	33,0	15,9	38,6	2,7	
Слой 0-10 см несмытых почв	6,4	3,0	42,2	8,4	33,8	12,1	42,7	3,5	
Слой 0-10 см сильносмытых почв	3,2	6,6	35,4	2,3	33,1	15,7	42,3	2,2	

\* Среднее из 8 повторностей.

Продукты смыва характеризуются повышенным содержанием валового кальция, полуторных окислов и пониженным содержанием кремнезема в сравнении с эродированными почвами (табл. 4).

По количеству гумуса и его составу продукты твердого стока заметно отличаются от неэродированных и эродированных почв (табл. 5). Так, содержание гуминовых кислот в продуктах стока на 6-10% выше,

чем в пахотном слое эродированных почв. Содержание фульвокислот колеблется от 11 до 16% и приблизительно равно их количеству в пахотном слое эродированных почв. Содержание подвижных гуминовых кислот также заметно выше, чем во всех эродированных разновидностях, и составляет 6-10%.

Анализ данных агрегатного, механического, валового химического составов продуктов твердого стока и качественного состава их гумуса приводит к выводу, что в результате поверхностного стока из пахотного слоя выщелоченных черноземов вымываются наиболее ценные агрегаты с высоким содержанием подвижных гуминовых кислот, значительным количеством валового и обменного кальция, полуторных окислов и питательных веществ. В связи с этим оставшаяся часть гумусового горизонта почв характеризуется худшими свойствами.

Рассмотренные материалы служат основанием сделать следующее заключение. Смыв почв на склоновых землях Кузнецкой котловины в настоящее время выше, чем средний годовой смыв за весь период сельскохозяйственного использования территории.

В связи с сезонными эрозийными процессами в настоящее время ежегодно теряется около 60 кг азота, 30 кг фосфора и 1000 кг гумуса с каждого гектара склоновых земель.

С продуктами стока выносятся значительное количество подвижных гуминовых кислот и этих же кислот, связанных с кальцием. Вследствие этого гумус в эродированных почвах приобретает более подвижный и кислый характер, не в состоянии склеить частички почвы в структурные отдельности, ухудшается оструктуренность почв. Все это свидетельствует о существенном снижении плодородия богатейших почв Сибири в связи с эрозией и к тому же создает благоприятные предпосылки для усиления эрозийных процессов. Поэтому вопросы регулирования поверхностного стока и защиты почв от эрозии для Кузнецкой котловины весьма актуальны.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
4/1 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. J. G. Lipman, A. B. Conybeare. New Jersey Agr. Expt. Sta. Bull., 1936, 607.
2. А. Г. Марковский. Агрохимия, 1971, № 10.
3. Г. П. Сурмач. Тр. ВНИИ агролесомелиорации, 1970, вып. 61.

А. А. Tanasienko

SOLID FLOW PRODUCTS  
OF THE ERODED LEACHED CHERNOZEMS  
OF THE KUSNETSK HOLLOW

The study of the surface flow in the leached chernozems of the Kuznetsk hollow has indicated that nowadays at about 60 kg nitrogen, 30 kg phosphorus and 1000 kg-humus were annually lost per hectare of the slope lands. From the ploughed layer the most valuable aggregates are washed out containing high amount of humic acids, total calcium, sesquioxides and nutrients. Owing to this the rest of the humus horizon of the eroded soils is characterized by low fertility.

В. Д. НЕКРАСОВА, А. Б. ГУКАСЯН

### БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ ЛИСТВЕННИЧНЫХ ЛЕСОВ ТУВИНСКОЙ АССР

В работе анализируется биологическая активность почв лиственных лесов Тувы. Летом обнаружены активное накопление аминокислот на ткани, разрушение целлюлозы, деятельность сапрофитных микроорганизмов. Отмечена значительная интенсификация процессов в серых лесных почвах по сравнению с торфяно-подзолисто-глеевыми. Максимум биологической активности в исследованных почвах приходится на июль — сентябрь.

Как известно, биологическая активность почв в биогеоценозе складывается из суммарной деятельности микроорганизмов, почвенных и непочвенных животных, грибов, водорослей, а также корневых выделений вегетирующих растений. Активность микроорганизмов в этой ассоциации определяют обычно по общей численности микроорганизмов в почвах и интенсивности осуществляемых ими биохимических процессов. Об активности этих процессов судят по выделению  $\text{CO}_2$  из почвы, по активности ферментов, осуществляющих трансформацию азот-, углерод- и фосфорсодержащих соединений, по разложению целлюлозы в почвах и накоплению аминокислот на ткани, находившейся определенный промежуток времени в почве в естественных условиях. Как правило, определение интенсивности процессов в природе более объективно отражает биологическую активность почв, нежели учет численности микроорганизмов на искусственных питательных средах. Поэтому мы изучали биологическую активность почв лиственных лесов по разложению целлюлозы и накоплению аминокислот на ткани в природных условиях.

Лиственные леса Тувинской АССР занимают огромные площади и приурочены к горным районам. Наши исследования проведены в 1972—1973 гг. в лесах Улуг-Хемского района на северном склоне хребта Танну-Ола.

Изучена биологическая активность серых и торфяно-подзолисто-глеевых почв. Разложение целлюлозы в природе прослеживали в верхнем 0—20-сантиметровом слое почвы по степени распада и убыли веса ткани [1]. Целлюлозу (ткань) закладывали в почву ежемесячно с июня по октябрь. Содержание аминокислот, образовавшихся на ткани за месяц, определяли аппликационным методом.

В период закладки ткани ежемесячно отбирали почвенные образцы для учета в них численности целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Образцы отбирали в пятикратной повторности на каждой пробной площади из подстилки и слоев 0—10 и 10—20 см. Из них составляли смешанный образец, и в нем определяли численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Учет их проводили на среде Гетчинсона методом разведения. В работе приводится средняя численность аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов в исследованных почвах.

В почвах лиственных лесов основной процесс круговорота углерода — процесс аэробного разложения целлюлозы — начинается в мае и заканчивается в октябре (табл. 1). При этом в мае и октябре разложение целлюлозы крайне незначительно, в связи с чем исследование активности этого процесса в зимний и ранневесенний период не имеет смысла.

Таблица 1

Разложение клетчатки и накопление аминокислот в почвах лиственных лесов Тувы

Тип почв	Разложение целлюлозы, %					Накопление аминокислот на ткани, мкг/г				
	VI	VII	VIII	IX	X	VI	VII	VIII	IX	X
Серые лесные . . . . .	5	17	47	36	13	420	460	817	469	230
Торфяно-подзолисто-глеевые . . . . .	2	10	25	21	5	127	307	431	400	159

Целлюлоза разрушается в почвах лиственных лесов преимущественно в летний и раннеосенний периоды. Основное разложение ее в серых лесных почвах происходит в июле — августе — сентябре, а в торфяно-подзолисто-глеевых — в июле — августе, причем в последних этот процесс менее активен. По-видимому, активность процесса разложения целлюлозы зависит от типа почвы и состава микробных ассоциаций аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Можно думать, что более высокая активность процесса в серых лесных почвах объясняется большим разнообразием состава целлюлозоразрушающих микроорганизмов, наличием в этих ассоциациях целлюлозных бактерий, для которых характерна высокая активность целлюлолитических ферментов (табл. 2). Поэтому, несмотря на меньшую общую численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в серых лесных почвах по сравнению с торфяно-подзолисто-глеевыми, целлюлоза растительных остатков минерализуется здесь в два раза быстрее.

Активное участие в разложении целлюлозы в почвах обоих типов принимают грибы рода *Penicillium*. Их количество в серых лесных почвах составляет 70% от общего числа целлюлозоразрушающих микроорганизмов. На долю бактерий приходится 30%.

В торфяно-подзолисто-глеевых почвах разложение целлюлозы осуществляют преимущественно грибы. Актиномицеты в исследованных почвах не обнаружены. Мы не отрицаем их наличия в этих почвах, но для выявления целлюлозоразрушающих актиномицетов здесь, вероятно, следует применить другие методы. Однако с уверенностью можно сказать, что актиномицеты не играют никакой роли в разложении целлюлозы в исследованных почвах. Их развитие в почвах лиственных лесов тормозится низкими температурами и высокой влажностью. Общая же численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в серых лесных и торфяно-подзолисто-глеевых почвах Тувы довольно велика. Она в десятки раз выше, чем в аналогичных почвах европейской части СССР и Западной Сибири [2—4]. Что же касается родового и видового состава

Таблица 2

Количество и состав целлюлозоразрушающих микроорганизмов в тувинских почвах (тыс/г сух. почвы)

Глубина взятия образца, см	Серая лесная почва			Торфяно-подзолисто-глеевая		
	общее кол-во	в том числе		общее кол-во	в том числе	
		грибов	бактерий		грибов	бактерий
Подстилка	570	455	125	866	866	0
0—10	626	545	183	683	683	0
10—20	369	369	0	229	229	0

ва целлюлозоразрушающих микроорганизмов, то по сравнению с аналогичными почвами других регионов страны, в почвах лиственных лесов Тувинской АССР он значительно беднее.

Интересные данные получены нами о биологической активности исследованных почв, выявляемой по деятельности всех сапрофитных микроорганизмов, по накоплению ими аминокислот на ткани в природных условиях. Деятельность сапрофитных микроорганизмов в почвах лиственных лесов начинается задолго до разложения целлюлозы растительных остатков и в июне достигает уже значительных величин (см. табл. 1). Не прекращается деятельность этих микроорганизмов и в октябре, когда разложения целлюлозы практически уже не происходит. Это означает, что сапрофитные микроорганизмы более приспособлены к низким температурам и повышенной влажности по сравнению с целлюлозоразрушающими микроорганизмами.

Судя по накоплению аминокислот, максимум биологической активности сапрофитных микроорганизмов приходится в исследованных почвах на июль — сентябрь.

По накоплению аминокислот на ткани, как и по разложению целлюлозы, серые лесные почвы значительно отличаются от торфяно-подзолисто-глеевых. Биологическая активность в первых выше, чем во вторых. И состав аминокислот на ткани в серых лесных почвах в качественном отношении гораздо разнообразнее, нежели в торфяно-подзолисто-глеевых. В качественном составе аминокислот в серых лесных почвах преобладали глутаминовая кислота, аспарагиновая кислота, гистидин, аргинин. Перечисленные аминокислоты являются общими для почв обоих типов, разница лишь в том, что накопление их идет в разных количествах.

Всего в серых лесных почвах обнаружено 16 аминокислот на ткани, в то время как в торфяно-подзолисто-глеевых почвах их состав значительно беднее — на ткани выявляются только 7 аминокислот.

Рассмотренные данные позволяют считать, что серые лесные и торфяно-подзолисто-глеевые почвы лиственных лесов Тувинской АССР в природных условиях характеризуются крайне незначительным периодом биологической активности, приуроченным к летне-раннеосеннему периоду. В это время наиболее активно идет развитие аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов и разложение целлюлозы в почвах и, как следствие этого, активно развивается вся сапрофитная микрофлора, что приводит к значительному накоплению аминокислот на ткани. На активность этого процесса безусловно оказывают влияние корневые выделения растений.

Между изученными показателями биологической активности существует очень тесная коррелятивная зависимость. Коэффициент корреляции между активностью процесса разложения целлюлозы и накоплением аминокислот на ткани в исследованных почвах высокий. Он составляет в серой лесной почве  $0,8 \pm 0,15$ , а в торфяно-подзолисто-глеевой  $0,82 \pm 0,13$ . Все это достоверно показывает, что биологическая активность серых лесных почв значительно выше, чем торфяно-подзолисто-глеевых.

Институт леса и древесины  
СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
30/III 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. И. С. Востров, А. Н. Петрова. Микробиология, 1961, 30, № 4, 665.
2. О. И. Пушкинская. Тр. Ин-та леса АН СССР, 1953, 12, 171.
3. О. И. Пушкинская. Сообщения Ин-та леса АН СССР, 1954, вып. 2, 45.
4. Н. Н. Наплекова. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, 1971.

#### BIOLOGICAL ACTIVITY OF SOILS OF LEAF BEARING FOREST OF THE TUVA ASSR

In this paper the data are examined characterizing biological activity of soils of leaf bearing forest.

In summer the high accumulation of amino acids in tissue, cellulose, destruction activity of saprophytic microorganisms are to be observed. Considerable intensification of processes in gray forest soils with the comparison of peat — podzolic soils has been noted. In July — September the maximum of biological activity in the examined soils has been found.

УДК 631.416.9

М. Д. СТЕПАНОВА

#### К ВОПРОСУ О ПРОЧНОСТИ СВЯЗИ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ С ОРГАНИЧЕСКИМ ВЕЩЕСТВОМ ПОЧВ

Исследования показали, что нерастворимые соединения микроэлементов с органическим веществом почв обладают различной прочностью. Наиболее прочные связи с гумусовыми веществами выявлены для Zn; устойчивость Zn-органических нерастворимых соединений достигает максимума в условиях pH, типичных для черноземов. Устойчивые нерастворимые Si-органические соединения были получены в пределах pH, характерных для дерново-подзолистых почв. В, Мо и Мп не имеют прочной связи с органическим веществом почв.

Судьба химических элементов в почве (их перемещение, осаждение, поглощение корнями растений) часто зависит от того, насколько стабильны соединения, которые элементы образуют с органическим веществом (ОВ).

В настоящее время усилия ученых направлены на определение констант стабильности растворимых металлоорганических соединений [1—4].

Литературные материалы [5—8] позволяют уверенно говорить об образовании труднорастворимых (или нерастворимых) осадков при взаимодействии гумусовых веществ с микроэлементами, по крайней мере в определенных диапазонах pH, соотношений органическое вещество: элемент и при определенном времени взаимодействия. Данное явление обусловлено адсорбцией элементов на поверхности органических частиц и образованием различных органо-минеральных соединений, в том числе внутрикомплексных хелатного типа. Последнее обстоятельство следует, по нашему мнению, иметь в виду при рассмотрении вопроса о доступности для растений связанных с ОВ химических элементов. Все это явилось предпосылкой для проведения специальных исследований прочности связи важных в питании растений микроэлементов (В, Мп, Мо, Си, Zn) с ОВ почв. Знание прочности связи элементов с гумусовыми веществами почв поможет лучше понять поведение этих элементов в почвенной системе и роль органо-минеральных соединений в питании растений.

#### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки силы связи микроэлементов с ОВ мы использовали только химические методы, учитывая их большую точность и доступность [9].

ОВ выделяли из перегнойно-аккумулятивного горизонта чернозема выщелоченного и дерново-глубокоподзоленной почвы с помощью 0,1 н. NaOH. Из ОВ, полученного та-

Прочность связи Zn с органическим веществом почв (горизонт А)

Почва	Весовое соотношение ОВ:Zn	рН системы	Zn, мг		Zn в водной вытяжке		Zn в 1 н. KCl-вытяжке		Zn, прочно связанный с ОВ	
			внесено в систему	в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке
<i>0,1 н. NaOH-вытяжка</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1 0,66:1	2 7	20 36	2,56 36,00	0,03 0,10	1,2 0,3	0,05 0,25	1,9 0,7	2,48 35,65	96,9 99,0
Дерново-глубокооподзоленная	2:1 1,33:1 0,66:1	2 5 7	20 24 36	0,16 2,96 36,00	0,03 0,01 0,17	18,7 0,3 0,5	0,04 0,11 0,25	25,0 3,7 0,7	0,09 2,84 35,58	56,2 95,9 98,8
<i>Гуминовые кислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	1,33:1	2	24	0,36	0,02	5,6	0,03	8,3	0,31	86,1
Дерново-глубокооподзоленная	1,33:1	2	24	1,44	0,11	7,6	0,01	0,07	1,32	91,7
<i>Фульвокислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	0,66:1	7	36	35,0	0,14	0,4	0,18	0,5	35,68	99,1
Дерново-глубокооподзоленная	0,66:1	7	36	36,0	0,16	0,4	0,18	0,5	35,66	99,1

ким способом, осаждали гуминовые кислоты общепринятым методом. Растворы ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки и гуминовых кислот отфильтровывали и центрифугировали при 10000 об/мин. Гуминовые кислоты, кроме того, многократно переосаждали. Из кислого фильтра после осаждения гуминовых кислот выделяли фульвокислоты по методу [5]. Затем ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки, гуминовые кислоты и фульвокислоты длительно диализовали. Зольность испытуемых препаратов после очистки была следующей. Чернозем выщелоченный: 0,1 н. NaOH-вытяжка — 3,1; гуминовые кислоты — 2,44; фульвокислоты — 2,56. Дерново-глубокооподзоленная почва: соответственно 3,52; 2,44; 2,77.

Нерастворимые органо-минеральные соединения для эксперимента получали при трех значениях рН — 2,5, 7 и при определенных соотношениях ОВ: микроэлемент (от 0,66:1 до 10:1). Возможно, с химической реакцией (преимущественно замещение водорода карбоксильных групп) в системах может происходить взаимная коагуляция, адсорбция, седиментация. Тем не менее все эти процессы приводят к образованию органо-минеральных осадков, возникновение которых в почвах может прямо или косвенно влиять на распределение микроэлементов в почвенном профиле. Осадки органо-минеральных соединений отделяли от растворов и промывали до пептизации геля. Промывные воды соединяли с основным раствором, тщательно взбалтывали и в полученной смеси определяли количество микроэлементов, не связанное ОВ. Из подсушенных на воздухе осадков, содержащих микроэлементы, сначала с помощью воды, а затем с использованием индивидуального для каждого элемента растворителя (Cu — 1 н. HCl, Mn — 0,1 н. H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, Mo — оксалатный растворитель, Zn — 1 н. KCl, В — кипящая вода) извлекали микроэлементы. Cu, Mo, Mn, Zn в вытяжках определяли по методу Ринькиса [10], В — по методу Бергера и Труога [11]. Данные экстрагенты выбраны нами не случайно: они широко используются в настоящее время для оценки доступности микроэлементов растениям.

Осадки от растворов во всех операциях отделяли центрифугированием (15 мин при 10000 об/мин).

В табл. 1—5 приведены средние арифметические результатов определения микроэлементов в ОВ чернозема выщелоченного (2 разреза) и дерново-глубокооподзоленной почвы (3 разреза). Разброс данных внутри каждого типа почв был небольшим. Соотношения ОВ: элемент, приведенные в таблицах для ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки и гуминовых кислот, взяты нами с целью упрощения расчетов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученный экспериментальный материал обсудим отдельно по каждому элементу.

Цинк. Максимальное количество валового цинка в профиле почв приурочено к горизонту с наибольшим содержанием гумуса. Причина этого, как отмечают некоторые исследователи [12—14], кроется в энергичном взаимодействии цинка с ОВ почв. Элемент образует с ОВ металлоорганический комплекс и становится практически недоступным растениям. Подобную точку зрения высказал Шукля [15]. По его данным, 70—80% воднорастворимого цинка, внесенного в 5 разных почв, превращалось в водонерастворимое состояние, образуя органо-минеральные соединения.

Совсем противоположное сообщает Е. П. Воронова [16]. По ее предположению, цинк, аккумулирующийся с органическим веществом почв, более подвижен и более доступен растениям, чем цинк, концентрирующийся в их минеральной части.

Результаты, полученные нами (часть из них приведена в табл. 1), свидетельствуют о том, что при определенных условиях гумусовыми веществами связывается значительное количество Zn. Наиболее благоприятной для поглощения элемента ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжкой и фульвокислотами оказалась нейтральная реакция среды. Слабокислые условия способствовали закреплению Zn только одной фракцией ОВ — 0,1 н. NaOH-вытяжкой из дерново-глубокооподзоленной почвы, а соосаждение гуминовых кислот и элемента было зафиксировано лишь при рН 2. Осаждение ОВ в контроле (без добавления микроэлементов) происходило только при рН 2 в двух фракциях ОВ: в 0,1 н. NaOH-вытяжке и гуминовых кислотах, но через более длительный промежуток времени, чем в вариантах с добавлением микроэлементов, и было неполным.

Для оценки прочности связи микроэлемента с ОВ применили два экстрагента — бидистиллят и 1 н. KCl. Выбор экстрагентов обусловлен

тем, что воднорастворимая и обменная формы — наиболее доступные источники цинка для растений. Результаты эксперимента свидетельствуют о том, что Zn и гумусовые вещества почв образуют прочные соединения: содержание воднорастворимого и обменного Zn в осадках было небольшим. Как и можно было предполагать, в водную вытяжку из органо-минерального осадка перешло гораздо меньше элемента, чем в 1 н. KCl-вытяжку. Большая часть элемента, обнаруженного в комплексе, прочно связана с ОВ почв.

О высокой прочности Zn-органических соединений свидетельствуют данные, приведенные в работе [1], где показано, что в системах гуминовая кислота — катионообменная смола — Zn адсорбция микроэлемента смолой уменьшается пропорционально увеличению количества гуминовых кислот в растворе; элемент прочно связывается гуминовыми кислотами. Подобная закономерность была выявлена авторами [1] при рН 3,6; 5,6; 7,0.

В нашем опыте прочность Zn с ОВ увеличивалась с повышением рН растворов. Резких различий в закреплении элемента фракциями ОВ дерново-глубокооподзоленной почвы и чернозема выщелоченного не замечено.

Из трех испытанных фракций ОВ наиболее прочно связывает цинк фульвокислота. При рН 7 практически все количество добавленного в систему элемента (99%) оказалось связанным с фульвокислотами. Однако прочная фиксация микроэлемента фульвокислотами происходит лишь при узком соотношении ОВ: Zn. В нашем опыте таким соотношением было 0,66:1. Это соотношение не характерно для почвенного раствора. В связи с этим можно предположить, что в почвах образуются только подвижные комплексы Zn с фульвокислотами. Воднораств-



воримые соединения элемента с фульвокислотами, по данным [4], обладают высокой прочностью: константа стабильности у них даже в сильноокислой среде (рН 2) не опускается ниже 3,6—3,7.

Анализируя сказанное, следует заключить, что образование нерастворимых соединений Zn с ОВ может существенно снижать подвижность микроэлемента, главным образом в почвах с малой концентрацией элемента и высоким содержанием ОВ. Прочность связи Zn с ОВ и его отдельными фракциями находится в прямой зависимости от рН среды. Возможно, это основная причина высокого содержания обменного Zn в дерново-подзолистых почвах и очень низкого в черноземах.

Медь. Одной из причин, влияющих на подвижность меди в почве, по мнению М. В. Катылова [17], является взаимодействие меди с ОВ почвы, приводящее к образованию малоподвижных медноорганических соединений. Степень связи элемента с ОВ, как указывают некоторые исследователи [2, 17, 18], зависит от рН среды.

Так, по данным [18], подтвержденным нашими результатами (табл. 2), количество Си, связанное с гумусовыми веществами, уменьшалось с повышением кислотности среды. Наибольшее количество Си связывалось с ОВ почв при рН 7.

Какова же прочность связи меди с ОВ почв в нерастворимых органико-минеральных соединениях, образованных в условиях сильноокислой, слабоокислой и нейтральной реакций сред?

На этот вопрос можно ответить, ознакомившись с данными табл. 2. Одинаковые условия образования нерастворимых Си-органических соединений элемента и гумусовых веществ чернозема и дерново-глубокооподзоленной почвы послужили, вероятно, фактором, уравнивающим

прочность связи Си с ОВ двух разных типов почв. Сила связи Си с ОВ почв, по нашим данным, гораздо слабее, чем Zn с основными фракциями гумуса. Это явление было замечено Рандхава и Бродбентом [1] в опытах с гуминовыми кислотами. Пользуясь иным, чем мы, методом (разложение гуматов Zn и Си кислотами), они нашли, что Zn связывается гуминовыми кислотами более прочно, чем Си.

Судя по результатам нашего эксперимента, наименее прочными были комплексы, образованные при рН 7. А ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки из дерново-глубокооподзоленной почвы вообще не показало признаков коагуляции в условиях нейтральной реакции среды. Си-органические осадки, полученные нами при рН 7, в системах с гуминовыми кислотами полностью растворялись в воде при энергичном встряхивании в течение 30 мин. Наши данные согласуются с данными Ф. Поспешила [19], который указывал, что в условиях среды, близких к щелочным, образуются стабильные, но электрофоретически подвижные комплексы меди с гуминовыми кислотами чернозема и дерново-подзолистой почвы.

Исключение в нашем опыте составляли фульваты меди, нерастворимые в воде: 97% добавленного элемента в них прочно закреплялось. Но как и в случае с цинком, фульвокислоты осаждались, если в системе присутствовала подвижная медь в количестве, значительно превышающем содержание фульвокислоты. Надо полагать, что подобные соотношения фульвокислота : Си возможны только в искусственных средах, но не в почвах. В связи с этим можно ожидать, что фульвокислоты и медь образуют в почвах только воднорастворимые соединения [2, 4, 20]. По-видимому, ОВ черноземов и почв, имеющих значения рН 7, не снижают содержания подвижных форм Си в почвенном растворе.

Связь элемента с гумусовыми веществами в условиях рН 5 оказалась более прочной (табл. 2). 35—52% микроэлемента, обнаруженного в осадке, прочно связано с ОВ. Самые прочные Си-органические соединения осаждались при рН 2, не характерном для почвенного раствора. В подобных случаях водородный ион, по-видимому, оказывает на комплексы Си с ОВ почв (особенно на комплексы С с гуминовой кислотой) стабилизирующее влияние. Поэтому образованные в условиях кислой реакции осадки обладают значительной прочностью. Это явление в значительной степени может снижать содержание подвижной меди в почвах с кислой и слабоокислой реакцией среды, в частности в дерново-подзолистых.

Марганец. В ряду стабильности комплексов двухвалентных ионов металлов с ОВ [20] марганец занимает предпоследнее место, превосходя лишь магний (Pb > Cu > Ni > Co > Zn > Cd > Fe > Mn > Mg). Хемсток и Лой [21] заключили, что Mn образует менее стабильные хелатные комплексы, чем Си. Соли меди (Cu(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> и CuSO<sub>4</sub>) в их опытах были эффективными в экстракции Mn из органических соединений, по их предположению, благодаря тому, что Си вытесняет Mn из органических хелатных соединений. По мнению Н. К. Панковой [22], марганец соединений типа оксидов и гидрооксидов при наличии в почве органических веществ способен их окислять, переходя в ионную форму Mn<sup>2+</sup>. Увеличение количества подвижного органического вещества способствует большему переходу Mn<sup>4+</sup> в Mn<sup>2+</sup>. Аналогичные выводы сделали Базер, Саксена [23] и Е. П. Воронова [16]. Они полагают, что Mn, аккумулирующийся с накоплением гумуса, более подвижен и, по-видимому, более доступен растениям, чем Mn, находящийся в минеральной фазе почв. А Таккер [24] выявил, что ОВ почв содержит малые концентрации обменного Mn. Им было установлено также, что ОВ, добавленное в количестве 0,5; 1,0; 4,0; 8,0% от веса почвы, слабо способствовало снижению экстракции Mn 1 н. раствором NaOAc как из кислых, так и из нейтральных, и щелочных почв Индии.

Таблица 2  
Прочность связи Си с органическим веществом почв (горизонт А)

Почва	Весовое соотношение ОВ:Си	рН системы	Си, мг		Си в водной вытяжке		Си в 1 н. HCl-вытяжке		Си, прочно связанная с ОВ	
			внесено в систему	в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке
<i>0,1 н. NaOH-вытяжка</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	2	10	2,0	0,04	2,0	0,23	11,5	1,73	86,5
	2:1	5	10	8,0	0,06	0,8	4,75	59,4	3,19	39,9
	2:1	7	10	9,9	9,90	100	Не обн.	0	Не обн.	0
Дерново-глубокооподзоленная	2:1	2	10	3,0	0,02	0,03	0,10	3,3	2,88	96,1
	2:1	5	10	7,0	0,03	3,8	3,86	54,0	3,18	45,7
<i>Гуминовые кислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	5	10	6,0	0,06	1,0	3,38	56,3	2,59	42,7
	2:1	7	10	6,2	6,2	100	Не обн.	0	Не обн.	0
Дерново-глубокооподзоленная	2:1	7	10	7,5	7,5	100	»	0	»	0
<i>Фульвокислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	0,66:1	7	18	18	Не обн.	0	0,39	2,2	17,61	97,8
Дерново-глубокооподзоленная	0,66:1	7	18	18	Не обн.	0	0,39	2,2	17,61	97,8

Напротив, Хайнц и Манн [25] придерживаются иной точки зрения. Они считают, что почвы, содержащие высокие количества углерода, более прочно удерживают Mn, экстрагированный 0,2%-ным гидрохиноном и 0,4%-ным гипосульфитом, чем почвы с малым содержанием углерода, при равном pH.

Полученные нами результаты представлены в табл. 3. Как оказалось, в осадках, выпавших при pH 2 и 5, мы или не обнаруживали Mn, или фиксировали следовые количества элемента. Напротив, в гелях, образованных при pH 7, было обнаружено высокое содержание элемента. Количество элемента, связанного с ОВ, по нашим данным, зависит от вида гумусового вещества. Установлено также, что самые высокие концентрации Mn закрепляют фульвокислоты, меньшее содержание микроэлемента обнаружено в осаждавшихся гуматах.

Заметных различий в прочности связи элемента с ОВ чернозема и дерново-глубокоподзоленной почвы не замечено. Вместе с тем хорошо прослеживается разница в прочности связи Mn с отдельными фракциями ОВ. Наиболее прочно элемент закрепляется фульвокислотой (более 50% от введенного в систему). Гуминовые кислоты связывают прочно около 30% добавленного микроэлемента. Основываясь на этих данных, можно было бы заключить, что в почвах с нейтральной реакцией среды возможна прочная фиксация марганца ОВ. Однако неожиданные результаты были получены при экстракции элемента из осадка ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки (наиболее подвижной и реактивной части гумуса), включающей смесь гуминовых и фульвокислот. Установлено, что все количество Mn, связанное гумусовым веществом 0,1 н. NaOH-вытяжки, переходило в водную вытяжку и 0,1 н. Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-вытяжку. Это

Таблица 3

Прочность связи Mn с органическим веществом почв (горизонт А)

Почва	Весовое соотношение ОВ: Mn	pH системы	Mn, мг		Mn в водной вытяжке		Mn в 0,1 н. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> -вытяжке		Mn, прочно связанный с ОВ	
			внесено в систему	в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке
<i>0,1 н. NaOH-вытяжка</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	7	9,3	3,36	0,16	4,7	3,21	95,3	Не обн.	0
Дерново-глубокоподзоленная	2:1	7	9,2	3,88	0,12	3,1	3,76	96,9	>	0
<i>Гуминовые кислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	7	9,2	1,5	0,21	14,0	0,86	57,3	0,43	28,7
Дерново-глубокоподзоленная	2:1	7	9,2	2,0	0,17	8,5	1,22	61,0	0,61	30,5
<i>Фульвокислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	7	9,2	9,2	0,24	2,6	4,11	44,7	4,80	52,7
Дерново-глубокоподзоленная	2:1	7	9,2	8,2	0,20	2,4	3,76	45,85	4,24	51,71

заставляет предполагать, что в ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки соотношения гуминовые кислоты: Mn и фульвокислоты: Mn нарушаются. По мнению И. П. Сердобольского и М. Г. Синягиной [26], в данном случае исключается образование и растворимых комплексов марганца с органическими кислотами.

Можно полагать, что ОВ не образует с Mn прочных соединений, поэтому гумусовые вещества не влияют на подвижность элемента в почвах. Как указывает П. В. Маданов [27], не имея прочной связи в растительном организме, Mn не приобретает ее и при гумификации фитомассы.

Бор. М. В. Катылов [17] и Бергер [28] склонны считать, что бор образует с органическим веществом непрочные связи, особенно в кислой среде. Противоположное утверждают Парк и Уайт [29]: гумус, насыщенный ионами H<sup>+</sup>, удерживает приблизительно в два раза больше В, чем гумус, насыщенный Ca<sup>2+</sup>.

По данным Митчелла [30], в фиксации В почвой активное участие принимают и органическая, и неорганическая части. Автор предполагает, что в кислых условиях ОВ может охранять В от потери при выщелачивании без превращения его в неподвижный.

Результаты наших экспериментов свидетельствуют о том, что осаждение бора и ОВ наблюдается только в сильнокислой среде (pH 2) и лишь с двумя фракциями органического вещества — ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки и гуминовыми кислотами. Фульвокислоты при всех испытанных значениях pH не осаждались бором. Степень коагуляции гумусовых веществ дерново-глубокоподзоленной почвы и чернозема выщелоченного при введении бора была одинаковой. В осадках, выпавших при pH 2, найдены малые концентрации элемента — около 4% от добавленного в систему (табл. 4).

Связь элемента с гумусовыми веществами непрочная. Почти все количество микроэлемента, закрепленное при pH 2 ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки и гуминовыми кислотами, легко выщелачивалось. По-видимому, анионы борной кислоты удерживаются на поверхности органических частиц только за счет электростатических и электрокинетических сил и не вступают с гумусовыми веществами в прочную химическую связь. Слабая фиксация бора ОВ и его непрочная связь с гумусом дают основание считать, что ОВ не влияет на подвижность бора в почвах.

Таблица 4

Прочность связи бора с органическим веществом почв (горизонт А)

Почва	Весовое соотношение ОВ: В	pH системы	В, мг		В водной вытяжке без кипячения		В водной вытяжке с кипячением	
			внесено в систему	в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке
<i>0,1 н. NaOH-вытяжка</i>								
Чернозем выщелоченный	4:1	2	6	0,23	0,18	78,3	0,05	21,7
Дерново-глубокоподзоленная	4:1	2	6	0,26	0,23	88,4	0,03	11,6
<i>Гуминовые кислоты</i>								
Чернозем выщелоченный	3,33:1	2	6	0,22	0,14	63,6	0,08	36,4
Дерново-глубокоподзоленная	4:1	2	6	0,24	0,18	75,0	0,06	25,0

Молибден. В настоящее время доказано, что подвижность Мо в почвах в сильной степени зависит от pH среды (повышение pH увеличивает его подвижность). Другим немаловажным фактором, влияющим на содержание растворимого в почвах молибдена, по сообщениям Баршада [31], Маккея и Чипмена [32], является ОВ почв. Так, Баршад наблюдал более высокую растворимость молибдена, связанного с почвой. Одной из главных причин такого явления он считает прочное закрепление Мо ОВ почвы. М. В. Катыльмов также считает, что значительная часть молибдена в почвах связана с ОВ почвы и переходит в более подвижные формы только в результате его минерализации.

Напротив, Девис [33] утверждает, что в щелочных, богатых ОВ почвах накапливается много подвижного легкообменного  $MoO_4^{2-}$ .

Как показали наши эксперименты, в широком интервале pH (2—7) Мо с ОВ почв не образует нерастворимых соединений и, возможно, входит в состав только растворимых комплексов. Подобное предположение уже высказали Маккей и Чипмен [32]. По их мнению, для молибдена характерна непрочная связь с ОВ, отчего элемент из комплексов может усваиваться растениями. Снижение pH испытуемых систем до 1 (такое подкисление мы делали специально для Мо) обусловило соосаждение микроэлемента с ОВ 0,1 н. NaOH-вытяжки и гуминовыми кислотами как дерново-глубокоподзоленной почвы, так и чернозема выщелоченного (табл. 5). Мо и фульвокислоты при изученных значениях pH не образовывали нерастворимых соединений.

Результаты определения Мо в осадках и экстракции элемента из них показывают, что ОВ исследованных почв при pH 1 способно закреплять около 25% добавленного в систему Мо, причем 85—90% элемента удерживается прочно. Полученные нами результаты близки к данным работы [34], где показано, что максимальная удерживающая способность Мо органическими коллоидными веществами наблюдается при pH 1,5.

Однако pH среды, при котором отмечается прочная фиксация микроэлемента, не свойствен почвам. В связи с этим можно предположить, что ОВ почв и Мо не образуют нерастворимых соединений.

Таблица 5  
Прочность связи Мо с органическим веществом почв (горизонт А)

Почва	Весовое соотношение ОВ:Мо	pH системы	Мо, мг		Мо в водной вытяжке		Мо в оксалатной вытяжке		Мо, прочно связанный с ОВ	
			внесено в систему	в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке	мг	% от содержания в осадке
<i>0,1 н. NaOH-вытяжка</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	1	10	2,6	0,21	8,1	0,16	6,1	2,23	85,8
Дерново-глубокоподзоленная	2:1	1	10	2,7	0,17	6,3	0,10	3,7	2,44	90,0
<i>Гуминовые кислоты</i>										
Чернозем выщелоченный	2:1	1	10	2,36	0,20	8,5	0,09	3,8	2,07	87,7
Дерново-глубокоподзоленная	2:1	1	10	2,36	0,23	9,8	0,13	5,5	2,00	84,7

Микроэлементы Zn, Cu, Mn, Mo и B при определенных pH среды и отношении ОВ: элемент образуют нерастворимые органико-минеральные соединения. Прочность этих соединений различна. Первостепенная роль в данном процессе принадлежит реакции среды и природе микроэлемента.

Самый прочный комплекс с ОВ образует Zn, причем стабильность комплекса увеличивается с повышением pH среды. Напротив, прочному закреплению Cu ОВ почв способствуют слабокислые и кислые условия. Mn в пределах изученных pH не имеет сильной связи с гумусом почв. Mo и B не образуют нерастворимых органико-минеральных соединений с ОВ почв.

В связи со сказанным можно предположить, что органическое вещество почв влияет на содержание подвижных форм Zn и Cu, прочно закрепляя значительные количества этих элементов.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
7/ХІІ 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. N. S. Randhawa, F. E. Broadbent. Soil. sci., 1965, 6, № 6.
2. M. Schnitzer, S. I. M. Skinner. Soil. sci., 1966, 102, № 6.
3. M. Schnitzer, S. I. M. Skinner. Soil. sci., 1967, 103, № 4.
4. M. Schnitzer, E. H. Hansen. Soil. sci., 1970, 109, № 6.
5. W. G. Forsyth. The biochem. J., 1947, 41, № 2.
6. С. М. Манская, Т. В. Дроздова, М. П. Емельянова. Почвоведение, 1958, № 6.
7. С. М. Манская, Т. В. Дроздова. В сб.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1959.
8. Д. С. Орлов, Н. В. Нестеренко. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1960, № 3.
9. В. А. Большаков, Е. А. Дмитриев, Д. Н. Иванов, В. М. Фридланд. Почвоведение, 1973, № 8.
10. Г. Я. Ринькис. Методы ускоренного колориметрического определения микроэлементов в биологических объектах. Рига, 1963.
11. K. Berger, E. Truog. Indust. analit. Chem., 1939, № 10.
12. А. Н. Илялетдинов, М. К. Канатчинова. Вестн. АН КазССР, 1966, № 2.
13. D. Lehman. Soil. sci. Soc. Amer. Proc., 1963, 27, № 2.
14. N. M. Vaughan. Diss. abst., 1956, № 16.
15. U. C. Shukla. Geoderma, 1971, 6, № 4.
16. Е. П. Воронова. Почвоведение, 1971, № 9.
17. М. В. Катыльмов. Микроэлементы и микроудобрения. М.—Л., 1965.
18. F. E. Broadbent, J. V. Ott. Soil. sci. 1957, 83, № 6.
19. Ф. Поспешил. Почвоведение, 1962, № 12.
20. H. Irving, R. P. Williams. Nature, 1948, 162.
21. G. A. Hemstok, P. F. Low. Soil. sci., 1953, 76, № 5.
22. Н. К. Панкова. Уч. зап. ЛГУ, 1969, № 348.
23. V. G. Baser, S. N. Saxena. J. Ind. Soc. Soil. Sci., 1970, 18, № 2.
24. P. N. Takker. Soil. sci., 1969, 108, № 2.
25. S. G. Heintze, P. G. Mann. Soil. sci., 1951, 2, № 2.
26. И. П. Сердобольский, М. Г. Синягина. Почвоведение, 1953, № 8.
27. П. В. Маданов. Уч. зап. Каз. гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина, 1957, 113, кн. 7.
28. K. C. Berger. Advan. in agron., 1949, 1.
29. W. L. Park, J. Z. White. Soil. sci. Soc. Amer. Proc., 1952, 16, № 3.
30. R. L. Mitchell. Chem. of Soils. N. Y., 1965.
31. I. Barshad. Soil. sci., 1957, 71, № 4.
32. D. C. Mackey, E. W. Chipman. Can. J. of Soil. sci., 1962, 42, № 1.
33. E. B. Davies. Soil. sci., 1956, 81, № 3.
34. C. Bloomfield, W. I. Kelso. Soil. sci., 1973, 24, № 3.

CONTRIBUTION TO THE PROBLEM OF COMPOUNDS  
OF SOIL ORGANIC MATTER WITH TRACE ELEMENTS

Insoluble compounds of trace elements with soil organic matter have been found to be different in strength. The most strong bounds with organic matter have been found for Zn; these compounds are most stable at pH values peculiar to chernozems. Stable insoluble copper — organic matter compounds have been received within the limits of pH values peculiar to soddy podzolic soils. B; Mo and Mn organic matter compounds have been shown as being not strong.

В. П. СЕЛЕДЕЦ

К ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ  
*DANTHONIA INTERMEDIA VASEY (POACEAE)*

Изучалась фитоценотическая роль *Danthonia intermedia Vasey* в составе луговых сообществ Камчатки, различающихся как по типологии и видовому составу, так и по степени влияния антропогенных факторов. Установлено, что *Danthonia intermedia Vasey* обладает широкой эколого-фитоценотической амплитудой. Под влиянием антропогенных воздействий ее роль в травостое возрастает, что проявляется в увеличении обилия, процента надземной фитомассы, численности репродуктивных и вегетативных побегов.

Эколого-фитоценотическое изучение дикорастущих злаков Дальнего Востока было предпринято нами в связи с озеленением городов. Природная флора является важным источником декоративных, почвопокровных и дернообразующих растений. Виды природной флоры должны быть предварительно изучены в естественной обстановке, в составе ценозов, где в наибольшей степени проявляются их потенциальные возможности, их реакция на изменение различных факторов, в частности на антропогенные воздействия. На Камчатке одним из видов, заслуживающих внимания, является дантония промежуточная *Danthonia intermedia Vasey*.

*Danthonia intermedia* привлекает внимание своими морфологическими и эколого-биологическими особенностями, такими как низкорослость, ковровость травостоя, рыхлодерновинный характер роста, способность образовывать прочную дернину, непробавательность к минеральному богатству почвы, высокая декоративность, а также конкурентная мощь, проявляющаяся в ее ценозообразующей способности.

Сведения о применении дантонии для озеленения в литературе отсутствуют. Однако на Камчатке (г. Петропавловск) в настоящее время начинают использовать дерн дантониевых лугов для создания газонов путем одерновки. Для обоснования применения этого злака необходимо целенаправленное эколого-фитоценотическое исследование.

Род *Danthonia* DC насчитывает более 100 видов, распространенных преимущественно в умеренном поясе южного полушария, особенно в Южной Африке и Австралии, виды дантонии распространены на значительных площадях и имеют большое хозяйственное значение в качестве кормовых растений. Дантониевые луга встречаются также в Северной Америке, на Камчатке и в других районах земного шара [1—11].

В СССР известны три вида дантонии. В Средней Азии встречается *D. forskalii* (Vahl) Trin. I, в Закавказье — *D. calycina* (Vill.) Rchb. Последняя появилась в Армении как заносное растение около полувека

назад, а к настоящему времени уже занимает обширные пространства, образовав формацию дантониевых лугов в среднегорном поясе [12, 13]. На Камчатке встречается третий вид дантонии — *D. intermedia Vasey*. Она образует там луга на сухих песчаных речных террасах. Основная часть ее ареала находится в притихоокеанских районах Северной Америки, где этот злак является эдификатором луговых и лугово-болотных сообществ [7, 8].

*Danthonia intermedia* — низовой рыхлокустовый луговой (отчасти лугово-болотный) гигромезофитный злак. Переносит как временное переувлажнение, так и некоторую сухость почвы; это факультативный псаммофит, поселяющийся на свежих песчаных наносах, слабо щебнистых и супесчаных почвах [1, 8]. По нашим наблюдениям, эколого-фитоценотическая амплитуда этого вида сравнительно широка: от пионерных группировок на песчаных наносах в поймах рек до сомкнутых ценозов на песках, разнотравно-злаковых лугов на песчаных речных террасах, где он нередко является эдификатором. Дантония промежуточная светолюбива, переносит лишь незначительное затенение, предпочитает открытые осветленные пространства, встречается также под пологом каменноберезняков паркового типа и лиственничников.

Дантония промежуточная очень декоративна благодаря ковровости создаваемого ею травостоя, опушенности листьев и изящным пестроокрашенным метелкам, вследствие этого она может быть использована для озеленения населенных пунктов.

Однако указанные свойства будут представлять ценность для дантонии как декоративного злака лишь в том случае, если они сохраняются при интенсивном антропогенном воздействии, в частности при постоянном вытаптывании. Это качество должно быть предварительно изучено в природе. Его можно выявить, сопоставляя участки одной и той же ассоциации, но в разной степени подверженные воздействию антропогенных факторов.

Такое исследование было проведено нами в центральной части полуострова Камчатка, в долине р. Быстрой (бассейн р. Камчатки), окр. пос. Эссо Быстринского района в августе — сентябре 1969 г.

Нами применялся метод эколого-сукцессионных рядов. Одновременно с описанием профилей по общепринятой геоботанической методике [14] определялась первичная продуктивность надземной фитомассы и проводился весовой анализ травостоя. Первичная продуктивность определялась прямым укосным методом. Травостой срезался под корень внутри рамки площадью 1 кв. м. Укос подвергался повидовому ботаническому анализу со взвешиванием в сыром состоянии, одновременно определялся объем надземной фитомассы каждого вида. Производился также подсчет отдельно репродуктивных и вегетативных побегов, измерение средней высоты побегов каждого вида.

В общей надземной фитомассе изучаемого сообщества нами выделялись три класса: 1) зеленая масса — зеленые листья и побеги; 2) свежая подстилка — остатки растений, не утратившие целостности, а также полегающие или еще прямостоячие, но уже отмершие, сухие побеги; 3) гумусированная подстилка — подвергшиеся частичному разложению, побуревшие, фрагментированные растительные остатки. Таким образом, подразделение проводилось по [15] с той лишь разницей, что сухая трава была отнесена к свежей подстилке, поскольку в условиях влажного климата сухие стебли и листья в том же вегетационном сезоне полегают и становятся частью подстилки [15, 16].

Эколого-сукцессионный ряд наблюдался нами на однородной песчаной надпойменной террасе в пределах одной ассоциации — дантониевой (асс. *Danthonia intermedia*). Для сравнения были выбраны три участка, которые различались по степени влияния антропогенных факторов. Они изучались в плане первичной продуктивности надземной

фитомассы, флористического состава и соотношения между видами. Первый участок дантонника расположен в 1,5—2 км от окраины пос. Эссо за р. Уксичан. Он в наименьшей степени испытывает влияние антропогенных факторов. Имеется заметная примесь видов лесного разнотравья, антропофитов нет. Мы условно называем его «дантонник ненарушенный». Почва здесь супесчано-песчаная на рыхлых речных наносах. На поверхности местами обнажается серый песок речного происхождения, а на прилегающих склонах — песок и щебень. В травостое, наряду с *Danthonia intermedia* как эдификатором (сор.<sup>3</sup>), велико участие *Trisetum sibiricum* Rupr. (сор.<sup>1</sup>), *Elytrigia repens* (L.) Desv., *Zernia ornans* (Kom.) Tzvel, *Helictotrichon dahuricum* (Kom.) Kitag. (sp.<sup>3</sup>). Все остальные виды встречаются единично (sol.): *Agrostis clavata* Trin., *Aragene ochotensis* Pall., *Calamagrostis langsdorfii* (Link) Trin., *Chamaenerion latifolium* (L.) Th., *Erigeron camtschalicus* DC, *Festuca eriantha* Honda et Tatew., *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim., *Galium boreale* L., *Geranium erianthum* DC, *Majanthemum dilatatum* (Howell.) Nels. et Macbr., *Juncus beringensis* Busch., *Phleum pratense* L., *Poa pratensis* L., *Schizachne purpurascens* (Torr.) Swallen., *Sedum kamtschaticum* Fisch., *Silene cucubalus* Wib., *Thalictrum sparsiflorum* Turcz. ex Fisch. et Mey., *Vicia cracca* L. и др.

Второй участок расположен в 1 км от пос. Эссо, на надпойменной террасе р. Уксичан. Здесь наблюдается умеренный выпас. Видимого нарушения дернины нет, но имеется примесь антропофитов. Это дантонник слабонарушенный. Злаковая основа здесь та же, что и на первом участке, но видов лесного разнотравья меньше.

Третий участок расположен на окраине

Таблица 1

Изменение надземной фитомассы, состава и структуры ассоциации *Danthonia intermedia* под влиянием антропогенных факторов

Основные признаки ассоциации	Степень нарушения травостоя		
	ненарушенный	слабо нарушенный	нарушенный
Общее число видов . . .	22	23	29
В том числе:			
злаков . . . . .	8	9	10
лесного разнотравья . . . . .	5	4	4
лугового разнотравья . . . . .	9	9	10
антропофитов . . . . .	0	1	4
Общее покрытие, %:			
проективное . . . . .	70	90	100
базальное . . . . .	5	10	20
Структура надземной фитомассы:			
общий запас . . . . .	3047	1137	1067
зеленая масса . . . . .	1083	621	640
свежая подстилка . . . . .	466	172	105
гумусированная подстилка . . . . .	1500	344	322
	49,2	30,3	30,2

Примечание. В числителе — абсолютный вес в г/м<sup>2</sup>, в знаменателе — % от общего запаса.

пос. Эссо. Он в наибольшей степени подвержен антропогенным воздействиям (движение автотранспорта, прогон скота и т. п.). Повсюду видны следы постоянного нарушения дернины и верхнего горизонта почвы. Этот участок мы условно называем дантонник нарушенный. Здесь особенно велика примесь антропофитов (*Plantago media* L., *Taraxacum officinale* Web. и др.). Виды лесного разнотравья практически отсутствуют.

Сравнительная характеристика этих трех участков дантонниковой ассоциации показана в табл. 1. Из таблицы видно, что нарушенные участки отличаются по ряду особенностей. Их флористическая насыщенность несколько выше. Это объясняется тем, что виды лесного разнотравья еще не выпали из травостоя, но под влиянием антропогенных факторов сюда

уже вселились антропофиты. Общее проективное и базальное покрытие возрастает, но не за счет внедрившихся антропофильных видов, обилие которых невелико, а ввиду усиления побегообразования основных компонентов лугового травостоя, особенно дантонии (табл. 2).

Общий запас надземной фитомассы при антропогенных воздействиях резко уменьшается, однако это изменение в разных классах фитомассы происходит различно. Масса гумусированной подстилки уменьшается примерно в 4,6 раза, свежей подстилки — в 4,3 раза, а зеленой массы — только в 1,7 раза. Таким образом, относительный вес зеленой массы возрастает с 35,5 до 60,9%. Относительное возрастание зеленой массы, активной живой части фитоценоза, объясняется, очевидно, привлечением резервов, внутренних возможностей компонентов сообщества к компенсированию потерь, вызванных неблагоприятными антропогенными воздействиями. Компенсация потерь происходит путем изменения флористического состава, как было показано выше, а также изменения соотношения между видами в пользу доминантов за счет снижения роли второстепенных видов.

Возрастание ценотической роли эдификатора показано в табл. 2. Оно проявляется в увеличении надземной фитомассы более чем в 2,5 раза (соответственно от 18,6 до 84,4%) ее абсолютного и относительного объемов. При этом заметно уменьшается высота побегов, особенно вегетативных (более чем в 2 раза). Численность побегов резко возрастает. Соотношение репродуктивных и вегетативных побегов изменяется в сторону последних, т. е. происходит «омоложение» популяции. Сходным образом реагируют на антропогенные воздействия и эдификаторы *Trisetum sibiricum*, *Helictotrichon dahuricum* и др.

Таким образом, основные компоненты лугового сообщества реагируют на усиление интенсивности антропогенного воздействия увеличением относительного количества надземной фитомассы (при снижении общего запаса), увеличением численности побегов (при уменьшении их размеров), изменением соотношения между репродуктивными и вегетативными побегами. Уменьшение количества подстилки, по-видимому, благоприятствует развитию травостоя. Здесь подтверждаются наблюдения Г. Д. Дыминой [17] об увеличении жизнеспособности луговых видов при удалении ветоши.

Из сказанного можно сделать некоторые выводы по эколого-фитоценотической характеристике *Danthonia intermedia* и ее отношению к антропогенным факторам.

*Danthonia intermedia* занимает устойчивые позиции в растительном покрове Камчатки. На местообитаниях, наиболее характерных для

Таблица 2

Изменение фитоценотической роли *Danthonia intermedia* под влиянием антропогенных факторов

Состояние популяции и ее роль в сообществе	Степень нарушения травостоя		
	ненарушенный	слабо нарушенный	нарушенный
Обилие по шкале Друде . . . . .	сор. <sup>1-3</sup>	сор. <sup>3</sup>	сор. <sup>3</sup>
Абс. вес надземной фитомассы, г/м <sup>2</sup> . . . . .	201	471	540
Надземная фитомасса, % . . . . .	18,6	75,8	84,4
Абс. объем, см <sup>3</sup> . . . . .	600	930	1553
Объем подземной фитомассы, % . . . . .	20	70	85,5
Надземная фитомасса:			
репродуктивных особей . . . . .	2	2,5	3,3
вегетативных особей . . . . .	18,0	73,5	81,4
Высота побегов:			
репродуктивных . . . . .	55	50	50
вегетативных . . . . .	33	32	14
Численность побегов:			
репродуктивных . . . . .	18	25	94
вегетативных . . . . .	160	500	2595

Г. А. ПЕШКОВА

## ЯВЛЕНИЯ ГИБРИДИЗАЦИИ В СТЕПНОЙ ФЛОРЕ БАЙКАЛЬСКОЙ СИБИРИ

Приводится список гибридов, отмеченных во флоре степей Байкальской Сибири. Некоторые виды родов *Adenophora*, *Oxytropis*, *Papaver* и других являются продуктами гибридизации, происходившей в прошлом. Автор согласен с М. Г. Поповым, что гибридизация имеет большое значение при образовании новых видов и форм.

Важнейшим условием эволюции, источником неисчерпаемого разнообразия растительного мира служит, в соответствии с представлениями М. Г. Попова [1—3], гибридизация в широких масштабах. По мнению М. Г. Попова, основное формообразование происходит в горах, горы являются хранилищами многочисленных продуктов гибридизации. В ряде работ, посвященных горным территориям Средней Сибири, приводятся и анализируются факты гибридизации [4—11]. В [6, 7, 9—11] исследуются древесные породы (*Betula*, *Larix* и др.); две работы базируются на полевых исследованиях высокогорных флор Восточного Саяна [8] и Станового нагорья [12]. Работы [4, 5] обобщают опубликованный в литературе материал, обсуждают случаи интрогрессивной гибридизации на всей территории Союза [5] или Байкальской Сибири [4] и дают объяснение этому явлению.

Гибридные формы и расы в степной флоре подробно никем не описывались. Только в работах М. Г. Попова [13, 14] попутно с выяснением причин эндемизма флоры на побережьях оз. Байкал отмечались факты гибридизации степных видов.

Занимаясь изучением степной флоры, мы старались выявить гибридные формы в ее составе. Наши наблюдения в природе и просмотр огромного гербарного материала, хранящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Ленинград), в Гербарии им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете, в Гербарии им. М. Г. Попова (Иркутск), позволили выделить группу гибридов между степными видами. Ниже приводится их перечень в систематическом порядке<sup>1</sup>.

*Puccinellia macranthera* V. Krecz. × *P. tenuiflora* (Turcz.) Scribn. et Merr.  
*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. × *L. akmolinensis* (Drob.) Tzvel.  
*Spiraea aquilegifolia* Pall. × *S. alpina* Pall.  
*Spiraea aquilegifolia* Pall. × *S. dahurica* Maxim.  
*Spiraea aquilegifolia* Pall. × *S. media* Schmidt.  
*Cotoneaster melanocarpa* Lodd. × *C. uniflora* Bunge  
*Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz. × *P. multifida* L.  
*Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz. × *P. sericea* L.  
*Potentilla sanguisorba* Willd. × *P. tanacetifolia* Willd.  
*Potentilla strigosa* Pall. ex Pursh. × *P. sericea* L.  
*Potentilla verticillaris* Steph. ex Willd. × *P. sericea* L.  
*Chamaerhodos trifida* Ledeb. × *Ch. altaica* Bunge  
*Melilotus dentatus* (Waldst. et Kit.) Pers. × *M. suaveolens* Ledeb.  
*Oxytropis baicalia* (Pall.) Pers. × *O. oxyphylla* (Pall.) DC.  
*Oxytropis lanata* (Pall.) DC. × *O. oxyphylla* (Pall.) DC.  
*Oxytropis leptophylla* (Pall.) DC. × *O. oxyphylla* (Pall.) DC.  
*Oxytropis turczaninovi* Jurtz. × *O. sylvatica* (Pall.) DC.

<sup>1</sup> Места сборов гибридов, их местообитания даны в работе [15].

*Danthonia intermedia* (сухих песчаных надпойменных террасах), цено-тическая роль этого вида велика, он является эдификатором дантониевых лугов и составляет от 18,6 до 84,4% надземной фитомассы этой ассоциации.

*Danthonia intermedia* формирует не только фитосреду дантониевых лугов, но также надземную фитомассу, составленную в значительной степени ее отмершими надземными органами, чем определяется ее роль и в почвенных процессах.

*Danthonia intermedia* занимает чрезвычайно устойчивые позиции в сукцессиях, обусловленных антропогенным воздействием. При этом ее цено-тическая роль резко возрастает, увеличивается надземная фитомасса, численность побегов, особенно вегетативных, объем, проективное и базальное покрытие. Последнее обстоятельство, а также указанные выше эколого-биологические особенности дают основание считать, что *Danthonia intermedia* является перспективным для введения в практику зеленого строительства антропофильным элементом флоры, апофитом в том смысле, который вкладывает в это понятие Е. В. Дорогостайская [18].

Ботанический сад ДНЦ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
3/1 1973

### ЛИТЕРАТУРА

1. Р. Ю. Рожевич. В кн.: Флора СССР, т. 2. Л., Изд-во АН СССР, 1934.
2. Р. Ю. Рожевич. Злаки. Л., Сельхозгиз, 1937.
3. J. G. Anderson. Notes and New Records of African Plants. *Rotbalia*, 1964. 8, 2.
4. N. Y. Bor. *Danthonia* DC in India. *Kew Bulletin*, 1952, № 1.
5. M. L. Fernald. Notes on *Danthonia*. *Rhodora*, 1943, 45, № 534.
6. A. S. Hitchcock. A Flora of California. San Francisco, 1912.
7. A. S. Hitchcock. U. S. Dep. Agric. Bull., 1936, № 772.
8. A. S. Hitchcock. Manual of the grasses of the United States. Washington, 1956.
9. C. W. E. Moore. *Ecology*, 1959, 40, № 1.
10. J. M. J. Wet. *Bot.*, 1954, 41, № 3.
11. O. V. Williams. *Australian j. of Agric. Res.*, 1961, 12, № 2.
12. Ш. М. Агабабян. Тр. Ин-та животноводства, № 1. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1948.
13. Ш. М. Агабабян. Тр. Ереванского зооветеринарного ин-та, вып. 22. Ереван, изд. зоовет. ин-та, 1951.
14. Методика полевых геоботанических исследований. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
15. E. G. Dykesterhuis, Schmutz. *Ecology*, 1947, 28, № 1.
16. В. М. Полятовская. *Бот. ж.*, 1969, № 6.
17. Г. Д. Дымина. *Бот. ж.*, 1969, № 1.
18. Е. В. Дорогостайская. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Л., «Наука», 1972.

W. P. Seledets

### ECOLOGICAL AND COENOTIC CHARACTERISTIC OF *DANTHONIA INTERMEDIA* VASEY (POACEAE)

The paper deals with the ecology and coenotic value of *Danthonia intermedia* Vasey in structure of meadow plant communities in the Kamchatka peninsula, different in floristic composition, topology as well as extent of anthropogenous factors. The data show wide tolerance range of *Danthonia intermedia*. It is established that under the effect of anthropogenous factors the abundance as well as the density of sward, percentage of overground phytomass and the number of reproductive and vegetative shoots increase.

*Rhamnus parvifolia* Bunge × *Rh. dahurica* Pall.  
*Calistegia americana* (Greene) Daniels. × *C. dahurica* (Herb.) Choisy  
*Veronica dahurica* Stev. × *V. incana* L.  
*Veronica dahurica* Stev. × *V. linariifolia* Pall.  
*Veronica dahurica* Stev. × *V. longifolia* L.  
*Adenophora stenanthina* (Ledeb.) Kitag. × *A. gmelinii* (Spreng.) Fisch.  
*Erigeron baicalensis* Botsch. × *E. acer* L.

Как видно из перечня, наибольшее число гибридов отмечено в двух семействах: *Rosaceae* — 10 и *Leguminosae* — 5 гибридов; три гибридных формы выявлены в роде *Veronica* (сем. *Scrophulariaceae*). Внутри семейства склонность к гибридизации проявляют только единичные роды, а в роде гибриды образуются далеко не всеми видами.

Так, в семействе розоцветных гибриды отмечены внутри четырех родов; причем в родах *Chamaerhodos* и *Cotoneaster* они единичны, и похоже, что это случайные гибриды, которые будут в дальнейшем поглощены интогрессией. В роде *Spiraea* одним из партнеров во всех трех случаях служит *Spiraea aquilegifolia* Pall., которая способна образовывать гибридные формы со *Spiraea alpina* Pall., *S. dahurica* Maxim и *S. media* Schmidt.

Если гибриды со *Spiraea dahurica* Maxim., *S. media* Schmidt обусловлены совместным произрастанием родительских видов, то гибрид *S. aquilegifolia* Pall. × *S. alpina* Pall. изолирован от одного из предполагаемых родителей. *S. alpina* Pall. не встречается там, где обнаружен гибрид. Видимо, *S. aquilegifolia* Pall. × *S. alpina* Pall. представляет собой неопределенный гибридогенный вид. О подобных видах М. Г. Попов [3] говорил как о «маложизненных побочных продуктах» гибридизации. Вероятно, этот гибрид возник давно, когда ареалы *S. alpina* Pall. *S. aquilegifolia* Pall. соприкасались (окопее всего в одну из эпох оледенения), и, несмотря на это, с того времени не расширили своего ареала.

*Cotoneaster uniflora* Bunge — вид широкой экологической амплитуды, встречающийся по южным открытым склонам верхней части лесного и подгольцового поясов на высотах 1600—2100 м над ур. м. [8]. Крайне редко отмечается в степях Байкальской Сибири: по лугово-степным опушкам и сухим лесам у селений Средние Заходы и Ново-Ленино Нукутского района Иркутской области и в Бурятии близ с. Сотниково недалеко от г. Улан-Удэ. В окрестностях с. Средние Заходы, где бок о бок росли *Cotoneaster melanocarpa* Lodd. и *C. uniflora* Bunge, были обнаружены и промежуточные между ними формы явно гибридного происхождения. Приведенные примеры с *Cotoneaster* и *Spiraea* иллюстрируют положение, развиваемое М. Г. Поповым [3]: «Виды и роды образуются через отдаленные скрещивания в тех случаях, когда при миграции флористических комплексов встречаются виды, до того пространственно разобщенные» [3, стр. 24]. *Cotoneaster uniflora* Bunge принадлежит лесному, а *Spiraea alpina* Pall. — высокогорному комплексу флоры; *Cotoneaster melanocarpa* Lodd. — представитель лесостепной флоры, а *Spiraea aquilegifolia* Pall. — степной скальный вид.

Обилием гибридов выделяется р. *Potentilla*. Анализ приведенного списка показывает, что в образовании гибридов лапчаток одним из партнеров выступает или *P. arenosa* (Turcz.) Juz., или *P. sericea* L. Таким образом, набор видов, принимающих участие в создании гибридов, меньше, чем следовало ожидать (вместо 10 видов в создании 5 гибридных форм участвовало лишь 7). Подобная же картина наблюдается и в р. *Oxytropis*, в котором нами отмечено 4 гибридных формы; в создании их участвовало только 6, а не 8 видов. Наиболее часто образует гибриды очень полиморфный вид — *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC. Видимо, благодаря своей полиморфности, он и обладает способностью давать гибриды. Такой же способностью обладает близкий к *O. oxyphylla*

(Pall.) DC. вид *O. turczaninowii* Jurtz., до недавнего времени объединявшийся с *O. oxyphylla* (Pall.) DC.

В образовании трех гибридных форм в р. *Veronica* принимала участие *V. dahurica* Stev., вторым партнером выступали *V. incana* L., *V. linariifolia* Pall. и *V. longifolia* L.

Степная флора Байкальской Сибири, по нашим данным [15], насчитывает 710 видов. Выявлено 25 гибридных форм, в образовании которых участвовали 40 видов. То есть гибридизирующие виды составляют около 6%, что, конечно, очень немного. Означает ли это, что гибридизация как фактор формообразования играет незначительную роль? Мы склонны к отрицательному ответу на такой вопрос. Список выявленных гибридов содержит только те формы, которые не укладывались в рамки описанных таксонов и имели явно промежуточные признаки между предполагаемыми родительскими видами. Сравнение близкородственных видов показывает, что в степной флоре Байкальской Сибири многие виды являются гибридогенными. В первую очередь можно перечислить виды, название которых указывает на их происхождение: *Axyris hybrida* L., *Polygala hybrida* DC., *Chenopodium hybridum* L. Авторы, описавшие эти виды, давая им названия, видимо, не сомневались в их гибридной природе.

С. И. Коржинский [16], занимавшийся изучением р. *Adenophora*, пришел к заключению, что все видовое многообразие этого рода на территории Советского Союза есть результат гибридизации 5 основных прародительских видов. В соответствии с его взглядами, из 8 видов степных бубенчиков, встречающихся в Байкальской Сибири, 4 представляют продукты гибридизации горностепного *Adenophora stenanthina* (Ledeb.) Kitag. с лесостепным *A. tricuspidata* (Fisch. ex Roem. et Schult.) A. DC., а еще 3 возникли от скрещивания *A. liliifolia* (L.) Bess. с *A. tetraphylla* (Thunb.) Fisch. или с *A. tricuspidata* (Fisch. ex Roem. et Schult.) A. DC. Каждый гибридогенный вид *Adenophora* отличается своей комбинацией наиболее характерных признаков родительских видов. Эти комбинации признаков закреплены наследственно, виды имеют свои экологические ниши и свой характер ареала.

По мнению М. Г. Попова [13, 17], особенно обильны гибридогенные виды в р. *Oxytropis*. Так, он считает, что *Oxytropis mixotriche* Bunge, *O. leucotricha* Turcz., *O. nitens* Turcz. и *O. peschkoviae* M. Pop. представляют продукты гибридизации даурского *O. grandiflora* (Pall.) DC. с монгольским *O. caespitosa* (Pall.) Pers. Монгольская *O. prostrata* (Pall.) DC. возникла от скрещивания *O. lanata* (Pall.) DC. с *O. oxyphylla* (Pall.) DC., а *O. microphylla* (Pall.) DC. — вследствие гибридизации той же *O. lanata* (Pall.) DC. с *O. muricata* (Pall.) DC.

Перечисленные виды *Oxytropis* предполагаемого гибридного происхождения произрастают изолированно, по крайней мере от одного из родителей, имеют свои ареалы и полную видовую самостоятельность. Все это свидетельствует о их древнем возрасте и согласуется с утверждением М. Г. Попова [3], что из двух видов в результате скрещивания в гибридном потомстве появляется веер расщепления со всевозможной перекомбинацией признаков, т. е. образуется множество новых форм.

Тщательный анализ видов того или иного рода не всегда может выявить их гибридную природу, так как она бывает затушевана повторными скрещиваниями с другими видами. Но в отдельных родах и сейчас легко обнаруживается гибридогенный характер некоторых видов. В этой связи интересно проанализировать степные виды р. *Paraver*.

В степях Байкальской Сибири произрастает 5 видов мака, 2 из которых — *Paraver nudicaule* L. и *P. rubro-aurantiacum* Fisch. ex Lundstr. — хорошо отличаются друг от друга как по морфологическим признакам, так и географически.

*Paraver nudicaule* L. имеет грубое отстоящее опушение цветоносов, относительно широкие, слабо рассеченные сегменты листьев, серо-желтые цветки, не меняющие своей окраски при высушивании.

*P. rubro-aurantiacum* Fisch. ex Lundstr. отличается тонкое прижатое опушение цветоносов, узкие тонко рассеченные сегменты листьев, желтые или оранжево-желтые цветки, которые при высушивании принимают красноватый оттенок и становятся оранжевыми или красно-оранжевыми.

В степях нередко встречаются экземпляры, обладающие промежуточными признаками между двумя приведенными видами. По набору основных признаков, присущих тем или иным расам, выделяют еще 3 степных подвида или вида: *P. amurense* Hort. ex Kagger, *P. ledebourianum* Lunstr. и *P. setosum* (Tolm.) Peschk. Мы считаем их видами [15]. Они отличаются друг от друга различной комбинацией признаков родительских видов *P. nudicaule* L. и *P. rubro-aurantiacum* Fisch. ex Lunstr.

*P. amurense* Hort. ex Kagger имеет крупные, широкие и слабо рассеченные сегменты листьев, прижатоопушенные цветоносы и белые, иногда желто-оранжевые цветки. *P. ledebourianum* Lundstr. характеризуют тонко, иногда дважды рассеченные сегменты листьев, прижатоопушенные цветоносы и серо-желтые (редко белые) цветки, не меняющие окраски при высушивании. *P. setosum* (Tolm.) Peschk. отличается грубое, слабо прижатое или отстоящее опушение цветоносов, тонко рассеченные сегменты листьев, желтые или оранжево-желтые цветки, при сушке слегка краснеющие.

Видимо, в приведенном примере мы имеем дело с тремя еще не вполне сформировавшимися расами гибридного происхождения. Считая их видами, мы, возможно, опережаем природу, но уже сейчас намечается их географическая дифференциация: *P. amurense* Hort. ex Kagger встречается на крайнем юго-востоке Байкальской Сибири; *P. ledebourianum* Lundstr. свойствен наиболее засушливым участкам Байкальской Сибири — южной части Бурятии и пограничным с Монголией районам Читинской области, тогда как *P. setosum* (Tolm.) Peschk. чаще отмечается в северной лесостепной и лесной ее части.

В Приангарье, где встречается только *P. nudicaule* L. и нет партнеров для скрещивания, отсутствуют и другие виды.

Отношения внутри р. *Paraver* напоминают описанные В. Н. Сипливинским [18] в р. *Trollius* или тождественны им. В. Н. Сипливинский выделил на территории Восточной Сибири ряд видов, которые при заметной морфологической и географической обособленности связаны переходными формами. Большое расовое разнообразие купальниц на этой территории В. Н. Сипливинский объясняет явлениями гибридизации и как доказательство этого указывает, что в Европе и на Кавказе, где купальницы представлены только одним видом (т. е. отсутствуют партнеры для скрещивания), нет и расового разнообразия. Нам кажется, что доводы В. Н. Сипливинского вполне обоснованы. Это еще раз указывает, что явления гибридизации в природе наблюдаются гораздо чаще, чем кажется на первый взгляд. Но чтобы быть полностью уверенным в гибридной природе вида, необходимо тщательное его изучение.

Можно указать еще несколько гибридных видов, отмеченных в ботанической литературе.

*Heteropappus medius* (Kryl.) Tamamsch. (syn. *Aster medius* Ser. J. П. Сергиевская [19], вслед за П. Н. Крыловым, считает возникшей от скрещивания *H. altaicus* (Willd.) Novopokr. (syn. *Aster altaicus* Willd.) с *H. tataricus* (Lindl.) Tamamsch. (syn. *Aster biennis* Ledeb.)

*Linaria melampyroides* Kurjian., по мнению Л. А. Куприяновой [20], гибридный вид, соединивший признаки родителей — *L. acutiloba* Fisch. ex Reichb. и *L. japonica* Miq.

*Carex relaxa* V. Krecz., как считает М. Г. Попов [17], есть результат гибридизации *C. korshynskyi* Kom. и *C. pediformis* C. A. Mey.

*Phlojodicarpus baicalensis* M. Pop. и *Ph. sibiricus* (Steph.) K.—Pol., по предположению Е. Г. Боброва [4], имеют гибридное происхождение и представляют собой продукты скрещивания высокогорного *Ph. villosus* Turcz. и степного *Ph. nudiusculus* Turcz. ex Bess. с различным набором признаков родительских видов.

Вероятно, гибридное происхождение имеет описанный недавно Н. Н. Цвелевым [21] *Calamagrostis salina* Tzvel., который явно промежуточен по признакам между видами *C. macilantha* (Griseb.) Litv. и *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb.

*Potentilla sergievskajae* Peschk., описанная нами [22], является продуктом скрещивания *P. verticillaris* Steph. ex Willd. и *P. leucophylla* Pall. Все три вида обычно встречаются совместно; следовательно, *P. sergievskajae* Peschk.— сравнительно молодой вид, еще не обретший своей экологической ниши.

Из изложенного видно, что гибридизация играет большую роль в формообразовании. Вероятно, монографическое изучение отдельных родов выявит еще не один десяток гибридных видов. Многие в этом отношении может дать определение хромосомных чисел родственных видов.

Для массового проявления гибридизации в природе требуются определенные условия, главное из которых — миграции флористических комплексов, они приводят к смешению различных флор, близкому соседству видов, до того пространственно разобщенных [3]. Миграции прямо связаны с геологической деятельностью земной коры. Многие исследователи отмечают, что участки земного шара с наибольшей интенсивностью геологической деятельности являются зонами наиболее интенсивной изменчивости растений.

Известно, что территория Байкальской Сибири на протяжении кайнозоя отличалась усиленной тектонической активностью. Все горные системы Прибайкалья и Саян оформились в этот промежуток времени. Адекватно происходили серьезные изменения климата, сопровождавшиеся сменами растительного покрова. Все это создало благоприятные условия для массовой гибридизации и обеспечило громадный полиморфизм, из которого «те или иные природные районы выбирают органические структуры, формы, которые им подходят, которые могут в них жить и размножаться» [13, стр. 419]. Многие виды степной флоры Байкальской Сибири и являются продуктами этих активных гибридных процессов.

Сибирский институт физиологии и биохимии  
растений СО АН СССР,  
Иркутск

Поступила в редакцию  
5/II 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. М. Г. Попов. Тр. по прикл. бот. и селекции, 1927, 17.
2. М. Г. Попов. Дневник Всес. съезда ботаников в Ленинграде. Л., 1928.
3. М. Г. Попов. Основы флорогенетики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
4. Е. Г. Бобров. Бот. ж., 1961, 36, № 3.
5. Е. Г. Бобров. Бот. ж., 1972, 57, № 8.
6. Н. В. Дылис. Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 2.
7. И. Ю. Коропачинский, Л. И. Милютин. В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М., «Наука», 1964.
8. Л. И. Малышев. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., «Наука», 1965.
9. И. Ю. Коропачинский. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1966, № 8, вып. 2.
10. И. Ю. Коропачинский. В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, «Карелия», 1970.



11. Л. И. Милютин. Совещ. по лесной генетике, селекции и семеноводству. Тез. докл. Петрозаводск, 1967.
12. Высокогорная флора Станового нагорья. Новосибирск, «Наука», 1972.
13. М. Г. Попов. Матер. по изучению производительных сил Бурят-Монгольской АССР, вып. 2. Улан-Удэ, 1955.
14. М. Г. Попов. В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
15. Г. А. Пешкова. Степная флора Байкальской Сибири. М., «Наука», 1972.
16. S. I. Korshinsky. Arten. Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys.—Math.), 1894. Ser. XII, XLII, № 2.
17. М. Г. Попов. Флора Средней Сибири, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
18. В. Н. Сипливинский. Новости систематики высших растений, 1972, т. 9.
19. Л. П. Сергиевская. Систематич. заметки Герб. Томск. ун-та, 1944, № 2.
20. Л. А. Куприянова. В кн.: Флора СССР, XXII. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
21. Н. Н. Цвелев. Новости систематики высших растений, 1965, 2.
22. Г. А. Пешкова. Новости систематики высших растений, 1969, 6.

G. A. Peshkova

#### HYBRIDIZATION PHENOMENA IN THE STEPPE FLORA OF BAIKALIAN SIBERIA

It is put into evidence the list of hybrids registered in the steppe flora of Baikalian Siberia. Some species of the *Adenophora*, *Oxytropis*, *Papaver* and other genera are resulted in hybridization, that had taken place in the past. Author holds M. G. Popov's concept that hybridization is of great importance for the generation of new species and forms.

УДК 634.018

А. Н. НИКОЛАЕВА

#### О СОДЕРЖАНИИ КРАХМАЛА В ПРОРОСШЕЙ ПЫЛЬЦЕ КЕДРА СИБИРСКОГО

С помощью гистохимического метода обнаружена неоднородность пыльцы кедров сибирского, собранной на юге Красноярского края и у северной границы ареала (Туруханск). Внутрипопуляционный полиморфизм проявляется в форме индивидуальной изменчивости: количество интенсивно окрашенных пыльцевых зерен у одних деревьев в 3—5, а иногда в 13 раз больше, чем у других.

Чем выше процент проросших зерен, тем слабее, как правило, реакция на крахмал.

По степени окрашивания реактивом Люголя и по количеству проросших зерен образцы из Западного Саяна и из Туруханска имеют большое сходство.

Физиолого-биохимическая характеристика пыльцевых зерен необходима при изучении особенностей эмбриогенеза, фертильности и стерильности гамет, а также для успешного осуществления мероприятий, связанных с повышением урожайности и получением семян высокого качества.

Одним из важных показателей, определяющих качество пыльцы, является количество крахмала, безазотистого соединения, выполняющего часто роль запасного питательного вещества. Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о неодинаковом содержании крахмала в пыльце у различных по систематическому положению групп растений [1—3], у различных деревьев одного вида [4], в зависимости от возраста дерева и экологических факторов [5], а у фертильных и

стерильных зерен [6]. На примере сосны обыкновенной [2] и кедров сибирского [7, 8] отмечено неодинаковое количество крахмала на отдельных стадиях развития микроспорангия (в археспориальных клетках и в сформированной пыльце).

Немногочисленные сведения о химическом составе пыльцы кедров сибирского не позволяют судить о локализации крахмала в отдельных частях зерна и об амплитуде изменчивости. В то же время известно, что оплодотворяющая способность (фертильность) пыльцы обусловлена в значительной мере особенностями метаболизма внутри микрогаметофита. На примере отдельных видов растений (тополь, лиственница, яблоня, сосна и др.) показана неоднородность пыльцы [1, 4, 9—14]. Данных о содержании крахмала в проросшей пыльце кедров в литературе нет.

В задачу нашей работы входило изучение особенностей распределения крахмала в проросшей пыльце кедров сибирского (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr). Объектами исследования служили 60—80-летние особи кедров, растущие на юге Красноярского края (400 м над ур. м.) и у северной границы ареала (Туруханск). Они отобраны А. И. Ирошниковым и изучены по ряду морфологических и физиолого-биохимических показателей [15—17].

#### МЕТОДИКА

Пыльцу проращивали на 15%-ном растворе сахарозы и на дистиллированной воде во влажной камере (стерилизованная чашка Петри) при температуре 25—28° в течение двух суток. Проросшую пыльцу окрашивали реактивом Люголя в капле раствора на предметном стекле. Реакцию на крахмал оценивали по трехбальной шкале (сильная, слабая и отсутствует). Одновременно определяли жизнеспособность пыльцы (процент проросших зерен и величину пыльцевых трубок). Образцы были собраны в июне, а проанализированы в октябре 1972 г. Повторность опыта пятикратная. Статистическая обработка данных проведена по методике Фишера в модификации А. Н. Бояркина и М. И. Дмитриевой [18].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыт с сахарозой. При сильной реакции крахмал встречался в плазме пыльцевого зерна и в пыльцевой трубке (рис. 1, а), а при слабой небольшое количество крахмальных зерен обнаружено в основном в пыльцевом зерне и очень редко в зерне и трубке (рис. 1, б). Количество интенсивно окрашенных пыльцевых зерен колебалось у разных деревьев от 8 до 43% в Западном Саяне и от 9 до 13% в Туруханске. Число зерен со слабой реакцией на крахмал достигало здесь соответственно 10—29 и 32—35%, а неокрашенных — 31—76 и 52—59% (см. таблицу). При этом обнаружены достоверные различия: в образцах из саянской популяции было в 2,5 раза больше пыльцы с сильной реакцией на крахмал и в 1,5 раза меньше слабоокрашенных микроспор, по сравнению с Туруханском. Общее количество зерен с положительной реакцией на крахмал и количество неокрашенной пыльцы почти одинаковы в каждом районе исследования.

Жизнеспособность пыльцы составляла в варианте с сахарозой 70—92% при длине трубок 95—130 мк (несколько выше в образцах из Туруханска).

Опыт с дистиллированной водой. Характер распределения гранул крахмала в образцах пыльцы, проросшей на воде, был иным, чем в варианте с сахарозой: в первом случае темно-фиолетовые крахмальные зерна встречались лишь в плазме микроспоры и почти отсутствовали в пыльцевой трубке (рис. 2, а, б). Такое цитохимическое различие пыльцы в вариантах опыта объясняется, видимо, тем, что

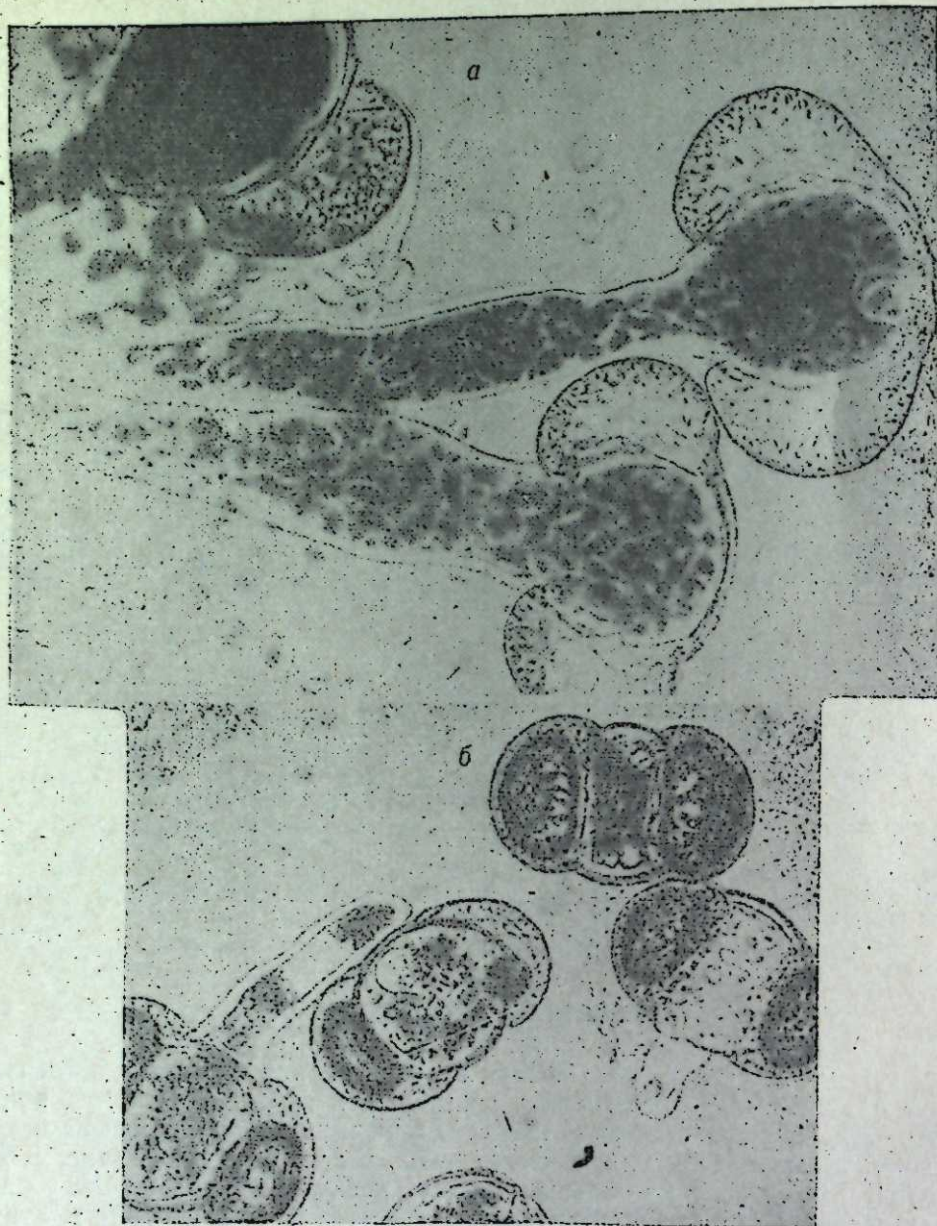


Рис. 1. Распределение крахмальных зерен в проросшей пыльце кедрового (опыт с сахарозой).  
 а) сильная реакция на крахмал (ув. 10×20); б) слабая реакция на крахмал (ув. 10×9).

пыльцевая трубка на дистиллированной воде формируется только за счет тех питательных веществ, которые имеются в самом пыльцевом зерне. Количество интенсивно окрашенных зерен здесь значительно меньше (от 0 до 4—8%), а неокрашенных заметно больше (80—94%), чем в варианте с сахарозой (см. табл.). Достоверных различий между образцами из северной и южной тайги не обнаружено.

Данные таблицы наглядно показывают значение крахмала как запасного питательного вещества для развития мужского гаметофита кедрового. Под действием ферментов полисахарид превращается в растворимые углеводы, которые используются для роста пыльцевых трубок. Причем запас питательных веществ в пыльцевых зернах

Содержание крахмала в проросшей пыльце кедрового сибирского

Район исследования	Всего проанализировано		Количество зерен по степени окрашивания			Жизнеспособность пыльцы	
	деревьев, шт.	зерен, шт.	сильное	слабое	не окрашено	проросших зерен, %	длина трубок, мк
<i>Сахароза</i>							
Западный Саян	5	1022	8—43 28,1±3,1	10—29 20,6±1,8	31—76 50,7±3,3	70—85 77	95—120 112
Туруханск	2	403	9—13 11,2±1,9	32—35 34,2±2,4	52—59 54,5±2,9	91—92 91	120—130 125
<i>Вода</i>							
Западный Саян	5	1059	0,6—8 3,5±0,8	6—14 10,1±0,3	80—93 86,3±1,6	40—75 56	70—120 91
Туруханск	2	445	0—3 1,4±0,6	6—9 7,4±1,3	88—94 91,2±1,4	55—75 63	104—118 111

Примечание. Числитель: минимум — максимум; знаменатель: среднее.

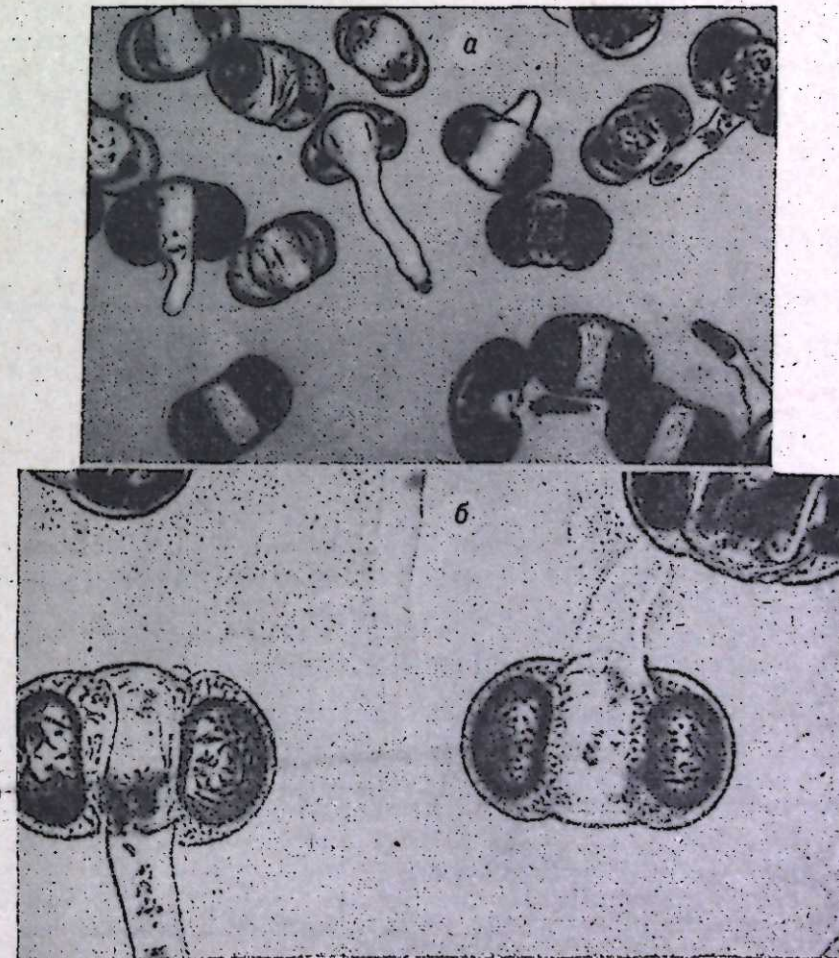


Рис. 2. Распределение крахмальных зерен в проросшей пыльце кедрового (опыт с дистиллированной водой).  
 а) увеличение 10×3,5; б) увеличение 10×9.

отдельных деревьев кедров сибирского, видимо, не так велик, чтобы обеспечить оптимальные условия для прорастания пыльцы и развития пыльцевых трубок. Так, количество пыльцевых зерен, проросших на дистиллированной воде, достигает 40—75%, хотя почти весь запас крахмала израсходован. Параллельные опыты проращивания пыльцы на сахарозе и воде показывают, что крахмал является одним из главных энергетических материалов, влияющих на прорастание пыльцы кедров сибирского.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цитохимическое изучение проросшей пыльцы кедров сибирского и результаты определения ее жизнеспособности свидетельствуют о неоднородности пыльцевых зерен. Количество интенсивно окрашенных микроспор колеблется у отдельных деревьев от 0 до 43%, а не окрашенных — от 31 до 94%. Достоверные различия крахмала отмечаются лишь на южной популяции по содержанию крахмала и отсутствуют в варианте с дистиллированной водой. Различия обусловлены, возможно, климатическими условиями районов исследования, с одной стороны, и природными особенностями отдельных особей кедров — с другой.

Жизнеспособность пыльцы составляет 40—92% при длине пыльцевых трубок 70—130 мк. Климатические условия Туруханска не препятствуют формированию пыльцы с высокой жизнеспособностью, хотя продолжительность безморозного периода здесь меньше (89 дней по сравнению со 106 днями в Саянах), среднесуточная температура воздуха в июне почти вдвое, а дефицит влажности воздуха в 1,4 раза ниже, чем в низкогорье Западного Саяна. Возможно, продуцирование пыльцы высокого качества достигается в условиях Туруханска за счет изменений в химическом составе пыльцы, как это показано для условий Западного Саяна [17, 19].

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

Поступила в редакцию  
10/IX 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Размолотов. Бюлл. Главн. Бот. сада, 1963, вып. 49.
2. В. П. Размолотов. Бюлл. Главн. Бот. сада, 1964, вып. 51.
3. В. П. Размолотов, Н. В. Цингер. В сб.: Биохимия и филогения растений. М., Изд-во АН СССР, 1972.
4. М. В. Круликс. В сб.: Исследования в лесах Сибири. Матер. конф. молодых ученых, ч. 2. Красноярск, 1968.
5. Н. П. Луцкевич. В сб.: Половая репродукция хвойных, ч. 1. Новосибирск, «Наука», 1973.
6. Ю. Г. Токмаков. Вестник сельскохоз. науки, 1968, № 9.
7. Т. П. Некрасова. Особенности биологии семеношения кедров сибирского. Новосибирск, «Наука», 1972.
8. А. Н. Николаева. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1965, № 8, вып. 2.
9. И. В. Минчурин. Принципы и методы работы. Соч., т. 1, изд. 2-е. М., Сельхозгиз, 1948.
10. А. И. Усков. Органогенез яблони. М., «Колос», 1967.
11. И. М. Шайтан. Докл. АН СССР, 1954, 22, вып. 1.
12. И. И. Лешковцева, Е. Г. Минина. Физиология растений, 1965, 12, № 5.
13. А. М. Мауринь. Семеношение древнейших экзотов в Латвийской ССР. Рига, «Звайгзне», 1967.
14. Г. М. Козубов, М. А. Тихова, Г. М. Сулимова. В сб.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Матер. конф., состоявшейся в Петрозаводске в 1967 г. Петрозаводск, «Карелия», 1970.
15. А. И. Ирошников. Тр. Ин-та леса и древесины, т. 62. М., Изд-во АН СССР, 1963.

16. Н. А. Ларионова. В сб.: Материалы конференции по физиологии и биохимии растений, посвященной 50-летию образования СССР. Красноярск, 1972.
17. Г. В. Осетрова, Ф. Н. Кудашова. В сб.: Материалы конференции по физиологии и биохимии растений, посвященной 50-летию образования СССР. Красноярск, 1972.
18. А. Н. Бояркин, М. И. Дмитриева. Физиология растений, 1959, 6, № 6.
19. Г. М. Купцова, А. Н. Николаева. Тезисы докладов первой краевой конференции по физиологии и биохимии растений. Красноярск, 1970.

A. N. Nikolaeva

#### CONTENT OF STARCH IN *PINUS SIBIRICA* POLLEN GERMINATED

The starch quantity in *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr pollen germinated is different by water and sucrose content. Distribution of the starch in pollen tubes is about the same for the West Sajan and Turukhansk samples.

УДК 581.192 : 546.32.41

А. А. ТИТЛЯНОВА

#### ЭЛЕМЕНТЫ-БИОГЕНЫ КАЛИЙ И КАЛЬЦИЙ В РАСТЕНИЯХ

В работе изучалась изменчивость содержания калия и кальция в надземной части растений. Приводится количественная оценка индивидуальной и экологической изменчивости, изменчивости, связанной с фазой развития растений, и систематической изменчивости (видовой и по семейству).

Среди элементов биогенов существенная роль принадлежит калию и кальцию. Калий имеет большое значение в регуляции осмотических процессов и в поддержании структуры и активности протоплазмы. Кальций находится в растениях в основном в клеточных оболочках, связываясь с пектиновой кислотой. По-видимому, он содействует регуляции роста [1].

Содержание элементов (концентрацию) выражают в процентах на воздушно-сухой вес растения. Концентрация элементов в растениях широко варьирует. Она зависит от видовой принадлежности растения [2—4], от экологических условий его местообитания [5—7], от фазы развития [8—10]. По-видимому, существует также и индивидуальная изменчивость содержания элементов в растении, связанная с генетическими особенностями популяции данного вида и с микромозанчностью почв.

В литературе нет сведений о количественной характеристике различных типов изменчивости содержания К и Са в растениях. В то же время ясно, что выводы о различии в содержании элементов-биофилов, имеющие большое значение в вопросах биологического круговорота, требуют четкой количественной оценки.

В связи с этим были определены задачи настоящей работы: изучить изменчивость содержания калия и кальция в надземной части растений и дать количественную оценку индивидуальной, экологической, таксономической изменчивости и изменчивости, связанной с фазой развития растений.

В качестве количественных оценок выбраны среднее содержание элемента в группе образцов ( $\bar{X}$ ), квадратичное отклонение ( $\sigma$ ), коэффициент вариации ( $V$ ), т. е. оценки, наиболее часто употребляемые для характеристики выборочных данных и достаточно устойчивые к нарушению нормальности. Индивидуальная изменчивость изучалась на об-

разцах растений одного вида, находящихся в одной фазе развития и обитающих в одном биогеоценозе (показатели:  $X_{ин}$ ,  $\sigma_{ин}$ ,  $V_{ин}$ ).

Экологическая изменчивость изучалась на образцах растений одного вида, находящихся в одной фазе развития и обитающих в разных биогеоценозах (показатели:  $X_{он}$ ,  $\sigma_{он}$ ,  $V_{он}$ ). Узкая видовая изменчивость изучалась на образцах растений разных видов одного рода, находящихся в одной фазе развития и обитающих в одном биогеоценозе (показатели:  $X_{у.н}$ ,  $\sigma_{у.н}$ ,  $V_{у.н}$ ).

Фазовая изменчивость изучалась на образцах растений одного вида, находящихся в разных фазах развития и обитающих в одном биогеоценозе (показатели:  $X_{ф}$ ,  $\sigma_{ф}$ ,  $V_{ф}$ ). Условно названная популяционная изменчивость оценивалась по анализам растений одного вида, находящихся в разных фазах развития и обитающих в различных биогеоценозах и различных географических зонах (показатели:  $X_{п}$ ,  $\sigma_{п}$ ,  $V_{п}$ ).

Таксономическая изменчивость, которая может быть оценена по отношению к виду, роду или семейству, характеризуется на основании анализов растений разных видов, взятых в различных фазах развития и обитающих в разных биогеоценозах и в разных географических зонах. В качестве показателей видовой изменчивости приняты  $X_{п}$ ,  $\sigma_{п}$ ,  $V_{п}$ .

Индивидуальная, экологическая, узковидовая и фазовая изменчивость изучалась у разных видов растений, обитающих в различных биогеоценозах геохимического профиля, типичного для Барабинской низменности (Западная Сибирь, Новосибирская область, Чановский район.) При анализе индивидуальной, экологической и узковидовой изменчивости в каждом биогеоценозе закладывалось 5 площадок по 4 м<sup>2</sup> каждая. Все растения данного вида отбирались с площадки в одну пробу. При анализе фазовой изменчивости отбиралась средняя проба со всей площади биогеоценоза (номера и названия биогеоценозов см. в табл. 2). Растения доводились до воздушно-сухого состояния, разбирались на листья и стебли, которые тщательно измельчались. Затем отбиралась средневзвешенная проба, озольная в муфельной печи при 450°. Определение Са проводилось на квантометре, К — на пламенном фотометре. Среднеквадратичные отклонения в анализах по обоим элементам лежат в пределах 2—4%.

При оценке популяционной и таксономической изменчивости, наряду с нашими данными, использовались анализы растений, проведенные различными исследователями [5, 9, 11—13].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценим индивидуальную изменчивость концентраций калия и кальция в растениях (табл. 1).

Индивидуальная изменчивость концентраций калия и кальция в исследованных растениях невелика и характеризуется невысокими значениями  $\sigma$  и  $V$ .

Проследим изменение концентрации К и Са в растениях этих же видов, отобранных из разных мест обитания (экологическую изменчивость, табл. 2).

Оказывается, что экологическая изменчивость, исследованная в ряду геохимически сопряженных биогеоценозов, невелика и оценивается значениями  $\sigma$  и  $V$ , близкими к значениям тех же параметров индивидуальной изменчивости.

Узковидовая изменчивость содержания калия и кальция изучалась у растений полны видов *A. pontica*, *A. rupestris*, *A. laciniata*, *A. latifolia*, *A. sericeae*, обитающих в солонцевой степи (31), на остепенном лугу (32). В солонцевой степи  $K_{у.н}$  в полных равен 1,95%,  $\sigma_{у.н}$  = 0,28 и  $V_{у.н}$  = 14;  $Ca_{у.н}$  = 0,64%,  $\sigma_{у.н}$  = 0,08 и  $V_{у.н}$  = 14. На остепенном

лугу  $K_{у.н}$  = 2,04%,  $\sigma_{у.н}$  = 0,29 и  $V_{у.н}$  = 14;  $Ca_{у.н}$  = 0,56%,  $\sigma_{у.н}$  = 0,06 и  $V_{у.н}$  = 11.

При сравнении полученных данных с данными табл. 1 и 2 видно, что в полных коэффициент вариации по калию  $V_{у.н}$  выше, чем  $V_{пн}$  и  $V_{он}$ . Следовательно, в роде *Artemisia* калий может выступать как элемент видо-специфичный, хотя отдельные виды могут иметь очень близкие существенно неразличимые концентрации К. Коэффициент вариации в полных по кальцию  $V_{у.н}$  выше, чем  $V_{пн}$ , но не превышает  $V_{он}$ . Содержание кальция у исследованных видов варьирует в такой же степени, как содержание калия внутри одного вида, обитающего в разных биогеоценозах.

Изменение концентрации калия и кальция в растениях в зависимости от фазы их развития изучалось у пятнадцати видов из трех семейств (*Graminea*, *Compositae*, *Papilionaceae*), доминирующих в разных биогеоценозах. Пробы отбирались 16/VI, 13/VII, 12/VIII и 11/IX 1969 г. Период с 10/V по 16/VI прохладный, умеренно-влажный с максимальными запасами воды в почве, с максимальным приростом фитомассы. 16/VI виды находились в различных фазах развития: полны, галателла, мышиный горошек — в фазе скрытогенеративных побегов, злаки — в фазе обильного кущения и разных стадий колошения. Период с 16/VI по 13/VII был жарким, сухим, с минимальными запасами воды в почве, с малым приростом фитомассы. 13/VII разнотравье и бобовые

Таблица 1

Концентрация К и Са в пяти пробах растений вейникового луга и показатели индивидуальной изменчивости

Показатели	<i>Agropyron repens</i>		<i>Hordeum brevisubulatum</i>		<i>Artemisia rupestris</i>		<i>Artemisia laciniata</i>	
	К	Са	К	Са	К	Са	К	Са
% элемента в сухом весе растения	1,35	0,13	1,21	0,25	2,22	0,59	2,36	0,70
	1,46	0,13	1,18	0,25	1,82	0,57	2,25	0,85
	1,63	0,16	1,20	0,26	2,05	0,51	2,34	0,71
	1,06	0,10	1,24	0,25	2,15	0,59	2,20	0,81
	1,34	0,10	1,22	0,26	1,98	0,49	2,46	0,78
$X_{пн}$	1,37	0,14	1,21	0,25	2,04	0,55	2,30	0,77
$\sigma_{пн}$	0,21	0,02	0,03	0,01	0,14	0,04	0,07	0,06
$V_{пн}$	15	14	2,5	2,5	7,0	7,5	3,0	8,0

Таблица 2

Концентрация К и Са в растениях одного вида, обитающих в разных биогеоценозах и показатели экологической изменчивости

№ и название биогеоценоза	<i>Agropyron repens</i>		<i>Hordeum brevisubulatum</i>		<i>Artemisia rupestris</i>		<i>Artemisia laciniata</i>	
	К	Са	К	Са	К	Са	К	Са
31. Солонцевая степь на среднестолбчатом солонце . . .	1,26	0,18			1,75	0,60	2,24	0,75
32. Остепненный луг на глукостолбчатом солонце . . .	1,22	0,15			1,77	0,60	2,27	0,64
33. Вейниковый луг на черноземно-луговой почве . . .	1,37	0,14	1,21	0,25	2,04	0,55	2,30	0,77
34. Бескильничевый луг на корковом солонце . . .			1,20	0,32			2,35	0,51
35. Ячменный луг на луговой, осолоделой почве . . .			1,39	0,45				
39. Солончаковый луг на осолоделом солонце . . .	1,33	0,15	1,08	0,41				
38. Травяное болото на торфяно-болотной почве . . .					2,26	0,58	2,78	0,99
$X_{эп}$	1,30	0,16	1,22	0,36	1,96	0,58	2,39	0,73
$\sigma_{эп}$	0,07	0,02	0,04	0,08	0,21	0,025	0,20	0,16
$V_{эп}$	5	12	3	22	11	4	8	22

Таблица 3

Типы кривых изменения концентрации элемента

Элемент	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
K	I	2	0	0	0	6	13	I
Ca	0	10	5	2	0	I	I	4

Примечание. Число, стоящее под кривой, показывает сколько образцов растений (образец — это определенный вид в определенном биогеоценозе) имеют качественную одинаковую динамику данного элемента, динамику, приближенно описываемую кривой определенного типа.

находились в фазе бутонизации, злаки — в фазе созревания. Период с 13/VII по 12/VIII был теплым, влажным, с некоторым повышением прироста фитомассы. В конце периода разнотравье и бобовые находились в фазе цветения, злаки — в фазе осыпания семян. Последний период был прохладным, умеренно влажным, со вторым максимумом прироста фитомассы. Разнотравье и бобовые в середине сентября были в фазе конца цветения или плодоношения со вторым кущением, все злаки — в фазе второго кущения.

Полученные данные охарактеризуем вначале качественно. Если концентрация элемента каким-либо образом меняется от одного момента времени до другого и временных точек четыре, то возможно только восемь типов кривых, отражающих изменение концентрации элемента с течением времени (табл. 3).

Поведение калия описывается в основном кривыми типа VI и VII. Если растение проходит все фазы развития без второго кущения, то динамика калия характеризуется кривой типа VI. Можно предполагать, что интенсивность поступления калия в надземную часть падает с возрастом растений. В нашем случае засуха в первом периоде тормозит поток калия в надземные органы, в последний период основную роль играют процессы вымывания калия осадками и его отток в подземные органы.

Несмотря на то, что кривая VI типична для калия, динамика этого элемента для большинства растений описывается кривой типа VII (повышение концентрации калия за последний период). Однако все растения, входящие в эту группу, проходят фазу второго кущения. Формирование и рост новых клеток требуют интенсивного поступления калия и его поток в растения в этот период резко усиливается.

Динамика кальция описывается кривыми типа II—III. По-видимому, типичной для этого элемента является кривая III — непрерывное накопление Ca в надземных органах растений в течение всего сезона. Снижение концентрации Ca за первый период связано, вероятно, с прекращением потока минеральных элементов в надземную часть растений при повреждающем действии засухи.

Изменения концентрации K и Ca в растениях, обусловленные фазой развития, весьма значительны. Максимальное изменение концентрации калия отмечено для *agropyron* на солончаковом лугу: от 1,46 (фаза начала выхода в трубку) до 0,45% (фаза зрелых плодов). Минимальное изменение характерно для *Artemisia pontica* на солонцово-степи: от 2,05 (фаза удлиненных стеблей) до 1,42% (фаза конца цветения).

В то же время у этого вида в том же биогеоценозе изменение концентрации Ca максимально: от 0,61 до 1,02% для тех же фаз развития. Минимально изменение концентрации Ca у *Artemisia rupestris* (травя-

Таблица 4

Изменчивость содержания K и Ca в растениях в связи с фазой развития

Виды и № биогеоценоза	Калий			Кальций		
	$\bar{K}_\phi$	$\sigma_\phi$	$V_\phi$	$\bar{Ca}_\phi$	$\sigma_\phi$	$V_\phi$
<i>Artemisia pontica</i>	31	1,61	0,33	21	0,67	0,25
<i>A. laciniata</i>	33	2,06	0,49	23	1,03	0,32
<i>A. laciniata</i>	38	2,78	0,68	25	1,14	0,21
<i>A. rupestris</i>	33	1,94	0,43	22	0,77	0,16
<i>A. rupestris</i>	38	2,23	0,83	37	0,69	0,06
<i>Agropyron repens</i>	31	1,12	0,38	34	0,25	0,06
<i>Ag. repens</i>	33	1,21	0,55	45	0,20	0,02
<i>Ag. repens</i>	39	0,85	0,45	53	0,20	0,03
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	33	1,30	0,38	30	0,32	0,08
<i>H. brevisubulatum</i>	35	1,33	0,64	48	0,35	0,07

ное болото) — от 0,64 (фаза скрыто-генеративных побегов) до 0,77% (фаза конца цветения).

В табл. 4 приведены средние содержания  $K_\phi$  и  $Ca_\phi$ ,  $\sigma_\phi$  и  $V_\phi$ . Размах варьирования широк ( $V_\phi$  достигает 53 для калия и 37 для кальция). Таким образом, «фазовое» варьирование значительно шире, чем варьирование, связанное с индивидуальной, экологической или узко-видовой изменчивостью.

Рассмотрим популяционную изменчивость содержания калия и кальция на примере видов *Artemisia* (табл. 5).

Содержание исследуемых элементов в растениях одного вида имеет широкий размах колебания. Коэффициенты вариации достигают 40—45. При 95%-ном уровне существенность различия в содержании

Таблица 5

Изменчивость содержания калия и кальция в растениях одного вида, находящихся в разных фазах развития, из разных биогеоценозов и разных географических зон

Вид полынй	Число образцов в выборке	Калий			Кальций		
		$\bar{K}_n$	$\sigma_n$	$V_n$	$\bar{Ca}_n$	$\sigma_n$	$V_n$
<i>A. nitrosa</i> . . .	9	1,58	0,65	41	0,42	0,19	45
<i>A. pontica</i> . . .	9	1,70	0,29	17	0,54	0,22	41
<i>A. rupestris</i> . . .	14	2,00	0,60	30	0,67	0,12	20
<i>A. laciniata</i> . . .	16	2,33	0,50	22	0,94	0,25	27

калия и кальция найдена для двух пар: *A. nitrosa* — *A. laciniata*, *A. pontica* — *A. laciniata*. *A. nitrosa* и *A. pontica* от *A. rupestris* и *A. rupestris* от *A. laciniata* по содержанию калия и кальция существенно не отличаются. В то же время на основе меньших различий, полученных для единичных образцов, исследователи часто делают выводы об изменении химического состава растений в связи с экологическими условиями, об изменении химического состава фитоценозов в связи с появлением новых видов и т. д. Представленный материал иллюстрирует большую изменчивость содержания Ca и K в растениях внутри одного вида (индивидуальную, экологическую, популяционную, фазовую) и предостерегает от выводов, не подкрепленных достаточным количеством данных.

Обратимся теперь к видовой изменчивости содержания K и Ca внутри рода. Возьмем отдельные роды семейств *Compositae*, *Papilionaceae* и *Graminea* (табл. 6).

Таблица 6

Изменчивость содержания калия и кальция в растениях разных видов из одного рода

Род	Число видов в роде	Калий			Кальций		
		$\bar{K}_D$	$\sigma_D$	$V_D$	$\bar{Ca}_D$	$\sigma_D$	$V_D$
<i>Artemisia</i> . . . .	39	1,90	0,51	27	0,93	0,48	52
<i>Vicia</i> . . . . .	7	1,80	1,39	77	1,18	0,53	45
<i>Agropyron</i> . . . .	7	1,50	0,52	34	0,42	0,29	67

Примечание. При вычислении среднего содержания элементов в растениях одного рода в качестве исходных величин берутся средние содержания элемента в растениях одного вида.

Различия в содержании калия и кальция в растениях разных видов одного рода, обитающих в разных географических зонах, превышают все приведенные различия. Это свидетельствует о том, что содержание элементов-биогенов, несмотря на довольно широкую изменчивость этого содержания внутри вида, является систематическим признаком на уровне вида.

Рассмотрим различия в содержании калия и кальция в разных семействах растений типа покрытосемянных, не включая деревьев. Диапазоны концентрации К и Са в отдельных, наиболее представительных по числу анализов, семействах приведены в табл. 7.

Для каждого семейства существует диапазон концентрации К и Са, характерный для большинства видов данного семейства.

В семействе розоцветных у большинства видов концентрация калия ниже концентрации кальция. Характерный для семейства диапазон концентраций калия — от 0,05 до 1,0% и кальция — от 0,50 до 1,00%. Семейство злаковых отличается широкой областью концентраций калия (0,50—2,00%) и узким диапазоном низкого содержания кальция (0,05—0,50%). Осоковые похожи на злаки и только область характерных концентраций калия у осоковых несколько уже (0,50—1,50%). Спектр содержания калия у бобовых очень широк (от 0,5 до 5,00%). Максимальное количество видов содержит от 1,00 до 2,00% калия. Гораздо богаче предыдущих семейств кальцием бобовые, 68%

Таблица 7

Диапазоны концентраций калия и кальция у семейств растений типа покрытосемянных и частоты встречаемости диапазона, выраженные в % от общего числа анализируемых видов в семействе

Интервал концентраций	Калий						Кальций								
	<i>Rosaceae</i> (10)	<i>Ciperaceae</i> (21)	<i>Graminea</i> (56)	<i>Papilionaceae</i> (22)	<i>Compositae</i> (55)	<i>Chenopodiaceae</i> (15)	Прочие 24 семейства (52)	<i>Graminea</i> (56)	<i>Ciperaceae</i> (21)	<i>Rosaceae</i> (10)	<i>Compositae</i> (55)	<i>Papilionaceae</i> (22)	<i>Ranunculaceae</i> (15)	<i>Chenopodiaceae</i> (15)	Прочие 24 семейства (52)
0,05—0,50	50	14	8	10	2	0	17	80	66	10	14	9	0	13	27
0,51—1,00	20	20	25	16	5	8	14	20	28	70	50	36	20	20	17
1,01—1,50	10	42	21	33	15	45	16	6	10	20	32	30	27	23	12
1,51—2,00	20	8	23	26	46	8	19	10	6	6	23	20	13	12	15
2,01—2,50		8	13	0	15	16	11		9			20	0	15	2
2,51—3,00			8	10	15	11	11		1			10	7	2	2
3,01—4,00				0	2	5	5						0	2	2
4,01—4,50		8		5		5	5						0	2	2
5,00						8	2						13	2	2

Примечание. В скобках указано число видов.

Таблица 8

Коэффициенты вариации содержания калия и кальция в растениях

Сравниваемые результаты	Коэффициент вариации	Число образцов в выборке	Число выборок	Калий		Кальций	
				$\bar{V}$	Им V	$\bar{V}$	Им V
Один вид в одной фазе развития в одном биогеоценозе	$V_{III}$	5	17	9	3—23	16	2—70
Один вид в одной фазе развития в разных биогеоценозах	$V_{ЭК}$	5	4	7	3—11	15	4—22
Разные виды одного рода в одной фазе развития в одном биогеоценозе	$V_{у-в}$	5	2	14	14—14	12	11—14
Один вид в разных фазах развития в одном биогеоценозе	$V_{\phi}$	4	10	34	21—53	21	9—37
Один вид в разных фазах развития в разных биогеоценозах из разных географических зон	$V_{II}$	8—27	13	36	17—53	39	20—75
Разные виды одного рода в разных фазах развития из разных географических зон	$V_D$	7—39	3	46	27—77	55	45—67

исследованных видов содержат этот элемент в количестве от 0,50 до 1,50%. Наибольшими концентрациями калия отличаются сложноцветные. Характерный для этого семейства диапазон концентраций К — от 1,00 до 2,50. По содержанию кальция сложноцветные близки к бобовым. В семействе *Chenopodiaceae* существуют две области характерных концентраций калия (от 1,00 до 1,50 и от 2 до 3%). Отдельные виды солянок содержат более 5% калия. Спектр содержания кальция у этого семейства тоже очень широк (от 0,05 до 5,00%), но основным является диапазон от 0,05 до 2,00%. Очень богато кальцием семейство лютиковых (анализов на К в этом семействе очень мало). Большинство видов содержит Са в пределах от 0,50 до 2,00%.

Таким образом, анализ 180 видов, относящихся к 6 семействам, свидетельствует о наличии характерного диапазона концентраций элементов-биогенов калия и кальция.

В то же время у совокупности из 52 видов, относящихся к 24 семействам (зонтичные, губоцветные, крестоцветные, подорожниковые, норичниковые и др.), не существует области характерных концентраций калия и кальция. Совокупность видов из разных семейств обладает широким спектром содержания исследуемых элементов (от 0,05 до 5,00).

Полученные результаты подтверждают идею Вернадского, что химический состав живых организмов является их систематическим признаком. Сочетание концентраций элементов К и Са выступает как систематический признак растений на уровне семейства.

В табл. 8 показаны средние коэффициенты вариации содержания калия и кальция у различных групп растений.

Полученные результаты позволяют сделать выводы.

1. Содержание элементов-биогенов калия и кальция варьирует в надземной части растений типа покрытосемянных в разной степени в зависимости от степени однородности сравниваемых образцов.

2. Индивидуальные различия по содержанию калия между образцами растений одного вида, взятыми в одной фазе развития в одном биогеоценозе, имеют такую же степень, как различия между образцами одного вида, взятыми в одной фазе развития из разных биогеоценозов ( $V_{III} \approx V_{ЭК}$ ).

В. Ф. АЛЬТЕРГОТ, С. С. МОРДКОВИЧ

ТЕПЛОВОЕ ПОВРЕЖДЕНИЕ РАСТЕНИЙ  
В УСЛОВИЯХ ДОСТАТОЧНОГО ВОДОБЕСПЕЧЕНИЯ

В вегетационном опыте с продолжительным действием на надземные органы засухоустойчивых (Саратовская 29 и Саратовская 44) и незасухоустойчивых (Остистая Крюгера (Starded Krüger ferrugineum) и Мишская) пшениц повышенной температуры 32—38°, 41—43° в фазы кущения и колошения при постоянной влажности почвы 60% п. в. показаны значительные нарушения водообмена листьев, распад белка, увеличение доли стеблей в общей сухой массе растения, снижение урожая, изменение его структуры. Установлены сортовые различия. Для орошаемого земледелия необходима селекция сортов на жароустойчивость.

Совместное и взаимообусловленное действие на растения в природе тепла и влаги выработало в процессе их эволюции и адекватную ответную реакцию на различные сочетания этих факторов. В метеокомплексе «засуха» обезвоживание почвенной и воздушной среды обычно действует в сочетании с повышенной температурой [1]. Но если на севере и северо-западе нашей страны недостаток воды действует чаще всего на фоне суб- и супероптимальных температур воздуха и почвы и, следовательно, ведущей причиной повреждения является обезвоживание, то по мере движения на юг и юго-восток, ухудшения ГТК все большую роль в повреждении играет перегрев — температуры доходят до супермаксимальных и сублетальных. В субтропической зоне обильного увлажнения или при поливе повышенная температура как причина повреждения выступает чаще всего в «чистом виде».

Начиная с практического жизненного опыта и догадок земледельца, через историю исследований физиологии засухоустойчивости проходит мысль об обезвоживании как конечной причине страдания и гибели растений [2]. Редкое сочетание обстоятельств объясняет невнимание к температурному фактору и его недооценку. Здесь и первоначальный интерес к летальным исходам — денатурации протоплазмы, возникающей при жестком действии температуры около 50° [3, 4], и замаскированное и потому ускользающее действие в природе чаще всего лишь супероптимальных температур, и непризнание разнообразия последствий переменяющихся перегревов, и даже чисто географическое размещение наших ведущих лабораторий по изучению водообмена растений в умеренной по температуре зоне страны (Москва, Ленинград, Казань). Все это привело к тому, что в учебных программах и учебниках, в сводках и на научных конференциях по устойчивости растений учению о жароустойчивости придается второстепенное значение. Иные считают, что с действием жары мы имеем дело в нашей стране разве только на крайнем юге или при орошении.

Разносторонние факты уже давно поставили под сомнение эти суждения. Здесь и скрытые последствия перегревов при засухе даже в умеренной зоне, и противоречия в литературе по засухоустойчивости, и невозможность их объяснения без учета соучастия температурного фактора, и частая неприменимость методов диагностики засухоустойчивости, особенно в южной зоне страны, и нередко невысокая продуктивность культур в орошаемом земледелии, где основное зло — недостаток воды — казалось бы устранено. Данные о закономерностях водообмена в клетке [5—7] убеждают, что повышенная температура действует именно на те механизмы, которые определяют поглощение, транспорт, удержание и отдачу воды в растении. Повышенная

3. Степень различия по калию между видами одного рода, находящимися в одной фазе развития и обитающими в одном биогеоценозе, несколько выше степени индивидуального и экологического различия ( $V_{ин} < V_{г.н} > V_{ок}$ ).

4. Для кальция степени индивидуального, экологического и узковидового различия практически одинаковы ( $V_{ин} \approx V_{ок} \approx V_{г.н}$ ).

5. Различия по калию, связанные с фазой развития растений, резко превышают индивидуальное, экологические и узковидовые различия и выражены в такой же степени, как различия у растений одного вида из разных биогеоценозов и разных географических зон ( $V_{ок} < < V_{ф} \approx V_{н}$ ).

Таким образом, одно и то же растение в разных фазах своего развития может иметь столь же разную концентрацию калия, как и растения этого же вида из разных географических зон.

6. Фазовые различия по кальцию выше экологических и узковидовых различий, но ниже популяционных ( $V_{ок} < V_{ф} < V_{н}$ ). Следовательно, растения одного вида из разных географических зон характеризуются различным содержанием кальция.

7. Различия и по К, и по Са у разных видов одного рода из разных географических зон максимальны в изученном ряду ( $V_{н} > V_{ф} > V_{ок}$ ). Для каждого вида характерен определенный диапазон изменений концентрации К и Са, зависящий от индивидуальных свойств, экологической обстановки и фазы развития растений. Этот диапазон концентрации является систематическим признаком растения на уровне вида.

8. Различные семейства отличаются друг от друга по сочетанию диапазонов концентрации К и Са, характерных для видов данного семейства. Последнее позволяет считать сочетание диапазонов концентрации К и Са систематическим признаком растений на уровне семейства.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/1 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. Ф. Сатклифф. Поглощение минеральных солей растениями. М., «Мир», 1964.
2. А. П. Виноградов. Геохимия, 3, 1963.
3. Л. Е. Родин, Н. П. Базилевич. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука», 1965.
4. А. А. Титлянова. Бот. ж., 1972, 57, № 4.
5. Н. И. Базилевич. Геохимия почв содового засоления. М., «Наука», 1965.
6. К. Олсен. В кн. «Механизмы биологической конкуренции». М., «Мир», 1964.
7. А. А. Титлянова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1972, № 5, вып. 1.
8. Н. К. Киселева, Л. О. Карпачевский. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., «Наука», 1971, 235—240.
9. В. М. Троицкий. Минеральный состав и азот в кормовых травах Восточного Казахстана. Алма-Ата, 1940.
10. H ö l p e. Arch. f. Forstwesen, 1963, 12, 8.
11. А. В. Вахобов. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., «Наука», 1971, 286—290.
12. А. Д. Егоров. Химический состав кормовых растений Якутии (лугов и пастбищ). М., 1960.
13. М. Ф. Томмэ и др. Минеральный состав кормов. М., 1948.

A. A. Titlynova

## BIOGENIC ELEMENTS POTASSIUM AND CALCIUM IN THE PLANTS

The variability of the potassium and calcium concentration in the overground parts of the plants was studied. The quantitative estimation of the individual, ecological, taxonomical variability and the variability connected with the development stage of the plants is given.

температура нарушает водообмен растений [5] и сильнее, чем только недостаток воды в почве и воздухе; повреждения неминуемы даже при полной обеспеченности растений влагой [8]. Сказанным определялся интерес к действию повышенных температур в природе, к проблеме жароустойчивости растений в лабораториях акад. А. А. Рихтера и проф. К. Т. Сухорукова [9—11].

Температура надземных органов растений определяется радиационными, гидротермическими особенностями местности, условиями теплообмена растений со средой при ведущем значении транспирации. В нормальных условиях температуры воздуха, содержания влаги в умеренной зоне температурный градиент «лист-воздух» чаще всего отрицательный. С возрастанием мощности радиации, более напряженным тепловым режимом и усилением засушливости этот градиент становится все более устойчиво положительным. Это же характерно и для поливного поля в этой зоне, особенно в межполивные периоды [12—13].

Критические точки, сущность и последствия тепловых повреждений весьма различны. О них судят пока большей частью на основании лабораторных данных при кратковременном «жестком» действии летальных температур, т. е. в условиях, где затрагивается только микроструктурная устойчивость конституционных соединений и комплексов, а не многообразная реакция целостного растения. Градиентное во времени и пространстве действие в природе повышенной температуры в разнообразном сочетании с сопутствующими факторами определяет множественность ответной реакции целостного растения, где рост, как условие совершенной адаптации в защитной реакции, является определяющим [14]. Этим же объясняется и разнообразие явных повреждений и скрытых отклонений, которые наблюдаются в природной среде. Среди последних менее осознаны или приписываются только обезжизнению ускорение либо торможение роста, развития, нарушения в андро-гаметогенезе, опылении, оплодотворении, опад цветков, плодов, длительное неинфекционное завядание, вырождение корневых клубней, вторичный осенний рост, цветение, плодоношение, образование подгона у злаков, усиление регенерационных процессов, нарушение структуры урожая, его химизма. Разнообразие последствий имеет общую основу: структурные и функциональные отклонения в энерго-, фосфорном, азотном, водном обмене при реакции растения как целого [15—18].

В вегетационном опыте с яровой пшеницей двух контрастных по жаро-засухоустойчивости сортов Саратовская 29 и Остистая Крюгера тепловое повреждение растений (опыт 32—38°, контроль 25—28°) прослежено на фоне постоянного и достаточного водообеспечения (60% п. в.). Воздействие повышенной температурой производили в специальных камерах из полиэтиленовой пленки, отдельно в фазы кущения и колошения, периодами по 15—18 дней. До и после этих периодов растения выращивали в благоприятных условиях температуры, влажности почвы и воздуха. До опыта сорта были довольно сходны по элементам водообмена, лишь интенсивность транспирации у сорта Остистая Крюгера была почти вдвое выше (7,15 против 3,84). В период опытов в фазы кущения и колошения тепловая нагрузка нарушала водный режим листьев (рис. 1). Снижение интенсивности транспирации и водоудерживающих сил при содержании общей и прочносвязанной воды (оставшейся после применения водоотнимающей силы в 34 атм.) почти на уровне контроля и некотором снижении полуденного водного дефицита у Саратовской 29 свидетельствует о начавшемся неблагоприятном. Очень вероятно, что ослабление транспирации в этих условиях связано с расстройством функции устьиц. Снижение интенсивности транспирации при повышении водоудерживающих сил и благополучной оводненности листа у сорта Остистая Крюгера означает еще более глубокие нарушения водообмена. Возрастающие водоудерживающих сил при оптимальном водообеспечении может

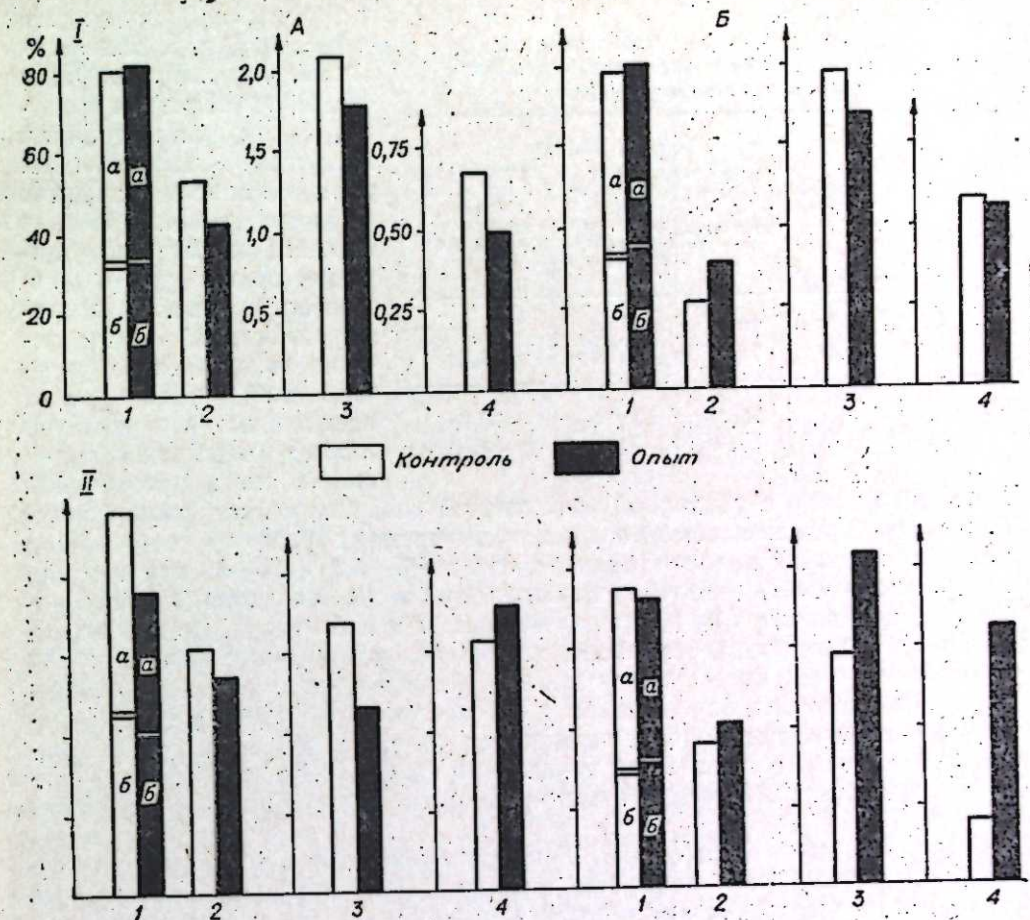


Рис. 1. Элементы водообмена листа пшеницы Саратовская 29 (А) и Остистая Крюгера (Б) при тепловом повреждении в фазы кущения (I) и колошения (II) на фоне достаточного водообеспечения.

1 — общее содержание воды (а+б); а) отнятая водоотнимающей силой 34 атм; б) оставшаяся после применения водоотнимающей силы в 34 атм; 2 — водоудерживающая способность в % от первоначального содержания воды через 5 ч после срезания листа; 3 — интенсивность транспирации в г/100 г абс. сух. вещества/мин; 4 — полуденный водный дефицит в г воды/г абс. сух. вещества.

быть следствием усиления гидролитических процессов, повышения осмотического потенциала клетки [1, 6, 11, 15, 17, 19].

Тепловое повреждение в фазу колошения было ослаблено сезонным снижением максимальных температур воздуха и возрастными изменениями растений. У Саратовской 29 снижены содержание воды общей и прочноудерживаемой, интенсивность транспирации, водоудерживающие силы. Сорт Остистая Крюгера показал относительно высокую жароустойчивость в эту фазу, что подтвердилось и анализом азотного обмена и урожая. Нарушения водообмена обнаружены и в последствии жары в фазу кущения при начавшемся росте в нормальных условиях (табл. 1). У Саратовской 29 снижены интенсивность транспирации и водоудерживающая сила; у Остистой Крюгера они повышены при общей оводненности листа на уровне контроля.

В другом вегетационном опыте исследовали состояние воды в листьях пшеницы сортов Саратовская 44 и Минская методом динамической характеристики [7] с использованием растворов сахарозы концентраций 7, 10, 15, 20, 30 и 50%. В фазе трех листьев растения подвергали действию суховея в специальной камере 4 дня подряд по 6 ч в день при температуре воздуха 41—43°, относительной влажности воздуха 35—40%



Таблица 1  
Элементы водообмена листьев пшеницы в нормальных условиях роста после теплового повреждения в фазу кущения

Сорт	Вариант	Содержание воды, % от сырого веса	Интенсивность транспирации, г/100 г абс. сух. вещества/мин	Водоудерживающая сила, % от первонач. влажности через 5 ч
Саратовская 29	К	77,8	2,83	41,9
	О	75,6	2,09	33,9
Остистая Крюгера	К	75,3	3,14	15,8
	О	75,5	3,37	33,6

и постоянной влажности почвы 60% п. в. Более высокая, чем в предыдущем опыте, температура воздуха, сухой ветер усилили водоотдачу листьев обоих сортов при всех значениях водоотнимающих сил и снизили количество наиболее прочно удерживаемой воды (рис. 2). У жароустойчивой Саратовской 44 количество удерживаемой воды в листьях всегда ниже контроля при любой водоотнимающей силе. У нежароустойчивой Минской наряду с усиленной водоотдачей повышалось содержание наиболее слабо удерживаемой воды и воды средних фракций (оставшейся после применения водоотнимающих сил в 5,6—8,3 и 13—19 атм). Лишь количество наиболее прочно удерживаемой воды (оставшейся после водоотнимающих сил в 34 и 92 атм) меньше, чем в контроле. В относительном выражении количество воды, оставшейся после применения сил в 34 и особенно в 92 атм, было больше у неустойчивого сорта. Нарушены и другие элементы водообмена: у Саратовской 44 снижены интенсивность транспирации, водоудерживающая сила, водный дефицит; у Минской усилилось испарение при повышении водоудерживающих сил и водного дефицита. Естественно было предположить и нарушения в азотном обмене.

У устойчивой Саратовской 29 при повреждении в фазу кущения содержание белка не изменилось, в фазу колошения даже повысилось (табл. 2). Содержание аминокислот и аммиачного азота у опытных растений в обе фазы повысилось. Неустойчивый в фазу кущения сорт Остистая Крюгера показал значительное снижение белка и увеличение содержания аминокислот и аммиака. В фазу колошения содержание белка не изменилось; его большая устойчивость в этой фазе вновь подтверди-

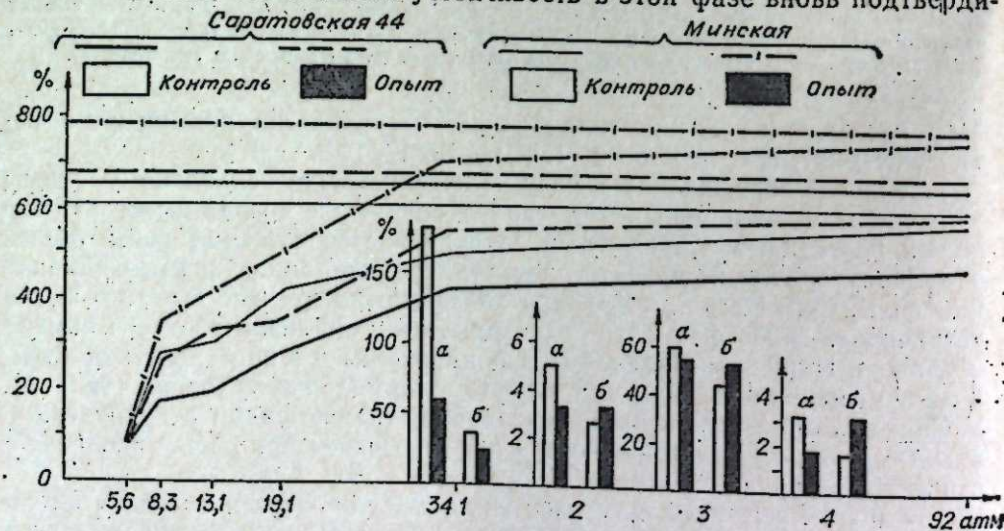


Рис. 2. Состояние воды и элементы водообмена листьев пшеницы Саратовская 44 (а) и Минская (б) при воздействии повышенной температуры на фоне достаточного водоснабжения.

1 — количество воды, оставшейся после водоотнимающей силы в 34 атм; 2 — интенсивность транспирации; 3 — водоудерживающая способность; 4 — полученный водный дефицит.

Таблица 2  
Содержание соединений азота в листьях пшеницы в конце периода тепловых повреждений

Сорт	Фаза развития	Вариант	Белковый, % от сух. веса	Аминый, мг %	Аммиачный, мг %
Саратовская 29	Кущение	К	2,54	247,7	76,0
		О	2,53	353,6	99,5
	Колошение	К	2,04	385,4	55,3
		О	2,52	543,9	120,5
Остистая Крюгера	Кущение	К	3,21	327,2	61,5
		О	2,64	581,7	112,9
	Колошение	К	2,13	364,4	74,6
		О	2,73	563,2	102,9
Саратовская 44	3-го листа	К	2,79	893,1	25,6
		О	1,65	1136,6	27,7
		К	3,35	578,1	25,3
Минская	"	О	1,81	939,9	28,6

лась. В целом мера теплового воздействия оказалась значительной для нарушения азотного обмена у неустойчивого сорта и недостаточной для устойчивого в фазу кущения. Нарушения водообмена при отсутствии количественных изменений в белке, по-видимому, связаны со структурными отклонениями. Увеличение тепловой нагрузки во втором опыте привело к снижению содержания белка у обоих сортов (табл. 2). Сортные различия в устойчивости выявились и при учете нарастания сухой массы у растений в период действия засухи (табл. 3). Эти и другие данные подчеркивают важность оценки функциональной устойчивости и ориентируют в отборе методов диагностики на жаро-засухоустойчивость.

Тепловые повреждения умеренно высокой температурой в первом опыте (32—38°) обусловили значительные отклонения в продуктивности растений (рис. 3). Сократилось число зерновок в колосе у обоих сортов при повреждении в фазу кущения. Получение урожая Саратовской 29 на уровне контроля было возможно благодаря увеличению абсолютного веса оставшихся зерновок, сформировавшихся в благоприятных условиях последующего роста. У Остистой Крюгера умеренный перегрев в период закладки, дифференциации зачаточного соцветия привел к снижению урожая на 75% от контроля за счет сокращения числа зерновок в колосе. Это снижение было даже большим, чем в отдельно изучавшемся варианте с максимальным обезвоживанием почвы, но при нормальной температуре (на 64% от контроля). В фазу колошения тепловое по-

Таблица 3  
Накопление сухого вещества в надземных частях пшеницы в период действия искусственного засухи

Сорт	Абс. сух. вес одного растения, мг			
	до прогрева (22—25°)	после прогрева (4 дня по 6 ч, 41—43° отн. влажн. воздуха 35—43%)	разница	
			мг	%
Саратовская 44	40,9	41,8	+0,9	+2,2
Минская	34,9	30,8	-4,1	-11,8

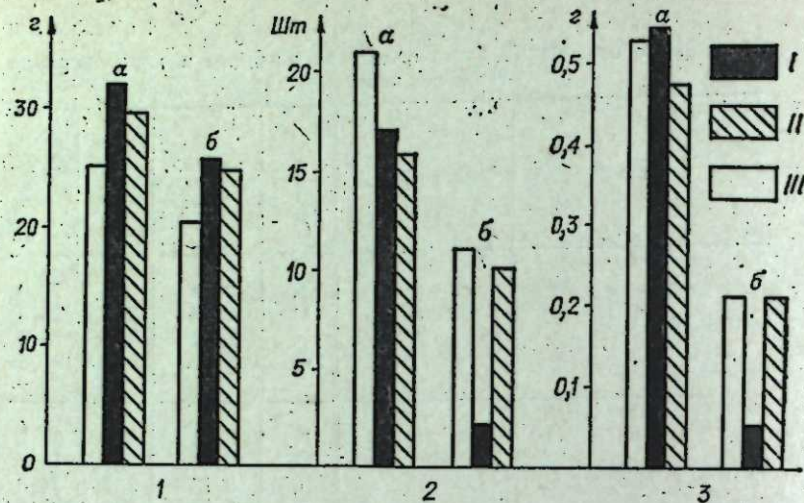


Рис. 3. Структура урожая пшеницы Саратовская 29 (а) и Остистая Крюгера (б) при тепловом повреждении в фазы кущения (I) и колошения (II); контроль (III) на фоне достаточного водообеспечения. 1 — абсолютный вес зерновок; 2 — число зерновок в колосе; 3 — общий вес зерна одного растения.

вреждение также вызвало уменьшение числа зерновок в колосе и снижение урожая у Саратовской 29. Сорт Остистая Крюгера вновь показал повышенную жароустойчивость в этой фазе — продуктивность не снизилась. У обоих сортов и особенно у Саратовской 29 установлено увеличение доли стеблей в общей сухой массе растений к моменту уборки урожая (рис. 4).

Приведенные экспериментальные материалы убеждают нас в серьезности доводов в пользу значения тепловых повреждений при достаточном водообеспечении растений. Все это предьявляет определенные требования к сортам, агротехнике и особенно к технике орошения с позиций физиологии растений, где особенно важную роль играет способ полива.

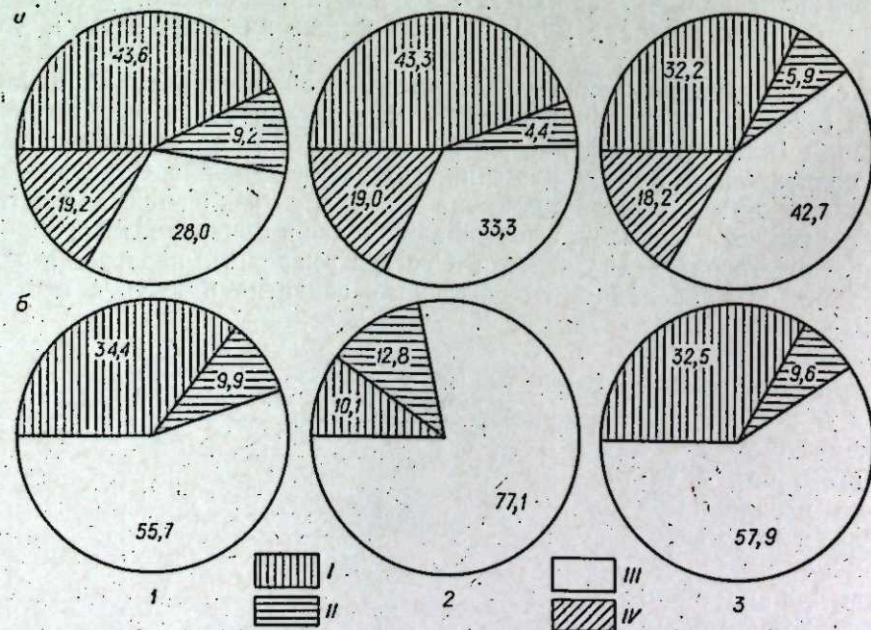


Рис. 4. Соотношение веса органов растений пшеницы (%) при уборке. I — контроль; 2 — повреждение в фазу кущения; 3 — повреждение в фазу колошения; I — зерно; II — корни; III — стебли; IV — листья. а) Саратовская 29; б) — Остистая Крюгера.

И если в зоне умеренных температур воздуха полив призван обеспечить в основном оптимальное насыщение тканей водой, то в зонах с высокой температурой и сухостью воздуха возникает одновременно вторая и не менее важная задача — регулирование температуры и влажности приземного слоя воздуха и через них температуры надземных органов растений. Здесь несомненное преимущество за поливом с обмыванием. Это было уже давно показано в вегетационном опыте, где одно и то же количество воды на сосуд давали без обмывания и с обмыванием листьев и стеблей пшеницы, подвергнутой многодневному суховею (рис. 5). Поливавшиеся ежедневно в течение всех дней действия суховея растения без смачивания погибли или были сильно повреждены; смоченные продолжали вегетировать и созревали нормально.

Дождевание увлажняет воздух, снижает его температуру, приводит к отрицательному градиенту «лист — воздух», освобождает поверхность листа от пыли, экскреций, устраняет водный дефицит, в итоге восстанавливает нарушенные синтетические процессы. И чем напряженнее температурные условия вегетации, тем больше дождевание должно походить на импульсное, освежительное средство регулирования влажности почвы, воздуха, температурного режима среды и растения. Эффективность импульсного дождевания чайного куста в сухих субтропиках убедительно показана в работе [12]. Селекция жароустойчивых сортов культур для поливного земледелия и переход на полив с дождеванием в жарких засушливых районах страны, а в особенно жаркие сухие годы и в других районах является резервом повышения урожайности в поливном хозяйстве.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
4/1 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. П. А. Генкель. В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 3. Изд-во МГУ, 1967.
2. Н. А. Максимов. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Изд-во АН СССР, 1952.
3. Ю. Сакс. Руководство к опытной физиологии растений. СПб., 1867.
4. W. W. Lereschkin. Ver. d. Deutsch. Bot. Ges., 1912, XXX, H. 10.
5. Н. А. Гусев. Некоторые закономерности водного режима растений. Автореф. докт. дисс. Казань, 1956.
6. Н. А. Гусев. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, № 1.
7. Н. А. Гусев. Физиол. раст., 1962, 9, вып. 4.

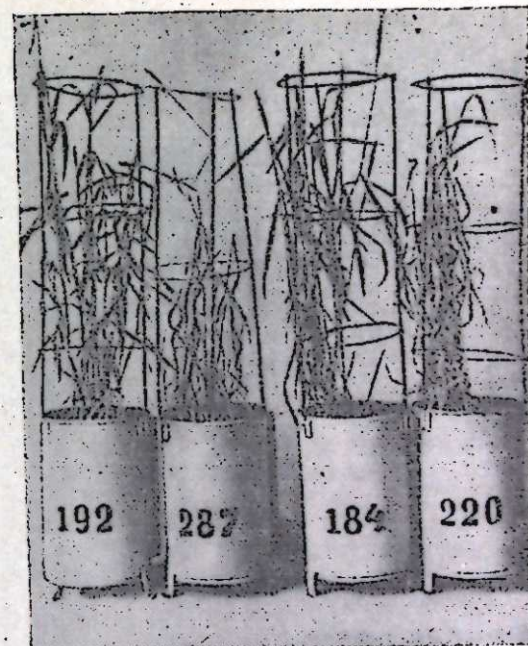


Рис. 5. Пшеница Саратова (192, 287) и Эритропермум 0341 (184, 220) на 12-й день после 4-дневного действия искусственного суховея (37—41°) по 4 ч в день. 192, 184 — ежедневный в период действия суховея полив с обмыванием растений (дождевание); 287, 220 — то же, но полив без обмывания растений.

8. В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Инф. бюлл., СИФИБР СО АН СССР, № 8, Иркутск, 1971.
9. Н. А. Хлебникова. Изв. АН СССР, 7-я сер. Отд. матем. и естеств. наук, 1932, № 8.
10. Н. А. Хлебникова. Тр. комиссии по ирригации АН СССР, 1934, вып. 3.
11. В. Ф. Альтергот. Изв. АН СССР, 1936, № 1.
12. Г. В. Лебедев. Импульсное дождевание и водный обмен растений. М., «Наука», 1969.
13. Н. С. Петин. В сб.: Важнейшие элементы, необходимые для рационального ведения орошаемого сельского хозяйства. Спец. сессия VII Конгр. по ирригации и дренажу. Мексика, 1969.
14. В. Ф. Альтергот, К. П. Волгина, А. Н. Новоселова, О. К. Севрова. В сб.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск, «Наука», 1966.
15. В. Ф. Альтергот. Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, № 1.
16. В. Ф. Альтергот. Тр. конф. 1—5/IX 1966 г. Новосибирск, «Наука», 1969.
17. В. Ф. Альтергот, К. П. Волгина. Физиол. раст., 1970, 17, вып. 2.
18. В. Ф. Альтергот, К. Д. Джекшеналиев. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1970, № 10, вып. 2.
19. Н. С. Петин, И. И. Размаев. Физиол. раст., 1961, 8, вып. 2.

V. F. Altergott, S. S. Mordkovich  
HEAT DAMAGE OF PLANTS UNDER CONDITIONS  
OF SUFFICIENT WATER SUPPLY

Considerable damages of water exchange, protein destruction in leaves, decrease in yield, and the changes of yield structure have been shown under influence of increased temperature on the water — supplied wheat.

УДК 575.24

А. Г. БАБАКИШНЕВ, Г. Ф. ПРИВАЛОВ

ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ МУТАНТОВ КЛЕНА  
НА ФИТОГОРМОНЫ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ  
НА ТОЧКИ РОСТА ПОБЕГОВ  
И В КУЛЬТУРЕ ТКАНЕЙ

Изучали реакцию некоторых мутантов клена на действие регуляторов роста *in vivo* и *in vitro*. Показано, что различные мутанты неодинаково реагируют на обработку фитогормонами. В одном случае у карлика наблюдалась нормализация роста при действии гибберелловой кислоты. Изученные мутанты различались и по способности образовывать каллюс на изолированных кусочках побегов в питательной среде с регуляторами роста. Предполагается, что некоторые мутации, проявляющиеся морфологически, затрагивают систему гормональной регуляции у растений.

Литературные данные свидетельствуют о том, что фитогормоны являются триггерами в системах, определяющих процессы дифференцировки и морфогенеза у растений [1, 2].

Показано, что некоторые мутации, проявляющиеся в изменении морфологических признаков (длины междоузлий, высоты растений, формы листьев и др.), затрагивают системы, контролируемые уровнем регуляторов роста или их баланс в растениях [3—5].

В процессе работ по экспериментальному мутагенезу у клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) в нашей лаборатории были получены му-

тантные формы, отличающиеся по темпу роста и некоторым морфологическим признакам, которые передавались при вегетативном размножении [6]. Существенную помощь в изучении генетической природы полученных мутантов может оказать использование уже проверенных физиологических тестов на фитогормоны. Было интересно выяснить, не связаны ли эти мутации с изменением уровня фитогормонов.

В настоящей работе изучалась реакция некоторых мутантов на действие экзогенных регуляторов роста и способность их тканей образовывать каллюсы на питательных средах с различным содержанием фитогормонов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования были взяты мутантные формы клена, резко отличающиеся от нормальных растений и различающиеся между собой: узколистый — площадь листа  $27 \pm 5$  см<sup>2</sup> при норме  $140 \pm 17$  см<sup>2</sup>; длина междоузлий  $2,8 \pm 0,4$  см при норме  $5,5 \pm 0,7$  см; хлорофильный — площадь листа  $38 \pm 7$  см<sup>2</sup>, длина междоузлий  $3,4 \pm 0,6$  см; карлик — площадь листа  $84 \pm 11$  см<sup>2</sup>, длина междоузлий  $1,9 \pm 0,3$  см, гофрированнолистный — площадь листа  $160 \pm 19$  см<sup>2</sup>, длина междоузлий  $5,9 \pm 0,8$  см; тетраплоидный — площадь листа  $331 \pm 23$  см<sup>2</sup>, длина междоузлий  $10,2 \pm 1,3$  см.

Тетраплоид был получен путем введения колхицина в проводящую систему ствола дерева в период эмбриогенеза семян [7]. В качестве контроля использовали нормальные диплоидные растения того же возраста, что и мутанты. Обработку побегов фитогормонами производили в середине июня однократным нанесением на точки роста ланолиновой пасты, содержащей один из гормонов: кинетин (0,1%), нафтилуксусную кислоту (АНУ — 0,1%), гибберелловую кислоту (ГК — 0,5%). Через месяц побеги были измерены и сфотографированы.

В работе с культурой тканей пользовались техникой, описанной Р. Г. Бутенко [8]. Для получения каллюсов срезанные побеги стерилизовали в 0,1%-ном растворе сулемы, четырехкратно промывали стерильной водой и нарезали на кусочки длиной 1—1,5 см, высаживали их апикальным концом в агаровую среду. Из трех предварительно испытанных питательных сред (Уайта, Мурасиге — Скуга, Уолтера и Скуга) наилучший рост был получен на среде Уолтера и Скуга [9] (вместо 2,4-Д мы добавляли АНУ — 2 мг/л при рН среды 5,8. Пробирки с высаженными кусочками побегов помещали в термостат и держали в темноте при температуре 27° С. Через 30 дней после посадки каллюсы срезали и взвешивали. В каждом варианте исследовали по 20—25 образцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 1—3 приведены фотографии побегов, развивающихся на растениях из точек роста, обработанных пастой с фитогормонами.

Обнаружено, что обработка ГК снимает морфологическое проявление мутации карликовости. Длина первых двух междоузлий, развившихся из обработанных ГК точек роста карлика, увеличилась в три раза, а длина последующих междоузлий постепенно уменьшилась до исходных (рис. 1). Число междоузлий при этом не менялось. Обработка ГК нормального растения на длине междоузлий не сказалась. Таким образом, фенотипическое проявление мутации карликовости обусловлено, по-видимому, снижением уровня ГК.

Обработка ГК нормального растения и хлорофильного мутанта вызвала редукцию листьев, которая у мутанта была выражена сильнее и проявлялась до конца вегетации, тогда как в контроле уже пятая пара листьев после обработки была нормальной (рис. 2). Обработка мутанта с гофрированными листьями и узколистого мутанта не повлияла на фенотипическое проявление этих мутаций.

Обработка кинетином вызвала ускорение роста побегов (т. е. увеличение числа междоузлий в течение месяца после обработки) как у нормального, так и у всех мутантных растений. У карликового растения при обработке кинетином наблюдалось значительное уменьшение раз-



Рис. 1. Увеличение длины междоузлий у карликового мутанта в результате обработки гиббереллином:  
а) укороченные междоузлия, б) после обработки ГК.

мера листьев, а число междоузлий в течение месяца увеличилось вдвое по сравнению с необработанными побегами (рис. 3).

Мутант с гофрированными листьями оказался наименее чувствительным к действию и ГК и кинетина.

На обработку АНУ изученные мутантные и нормальные растения реагировали замедлением роста, изменения фенотипического проявления мутантных признаков не отмечено.

На основании ряда работ, в которых показано увеличение количества ауксина в тканях [10—12] и усиление полярного транспорта ауксина [3] под действием гибберелловой кислоты, возникла гипотеза о том, что действие ГК опосредуется через увеличение количества эндогенного ауксина. К. З. Гамбург [14], отмечая, что экзогенный ауксин не вызывает эффекта, сходство с действием ГК, высказывает предположение, что ГК не просто увеличивает количество ауксина, а увеличивает его в форме, активной в стимуляции растяжения клеток.

Далее мы решили проверить, имеются ли различия в реакции на фитогормоны у мутантных и нормальных растений клена в культуре тканей. Тестом для сравнения была выбрана способность кусочков стебля обра-



Рис. 2. Изменение формы листьев в результате обработки ГК:  
а) у контроля, б) у хлорофильного мутанта.

зовывать каллюс, т. е. пролиферативная способность меристематических тканей в условиях культивирования.

Предварительный эксперимент по выявлению влияния полярности на образование каллюса показал, что рост каллюса лучше, когда черенки высаживаются физиологически базальным концом вверх. Одревесневшие побеги образуют каллюс преимущественно на базальном конце (не погруженном в среду); черенки зеленых побегов — на обоих концах. Как у нормальных, так и у мутантных растений образование каллюса на базальном конце начиналось на 3—4-й день после посадки. Каллюс образовывал-

ся из клеток камбиального кольца, клеток сердцевинной паренхимы и перимедулярной зоны и был плотным, белого цвета, с округлыми клетками, образующими на свету хлорофилл. На срезе черенка, погруженном в среду, образование каллюса было слабым. Однако наблюдалось сильное утолщение части черенка, контактирующего со средой. Примерно через две недели разбухание было настолько сильным, что кора лопалась и выросший каллюс выходил в среду. Он был рыхлым, желтого цвета, с крупными вытянутыми клетками, не зеленеющими на свету (рис. 4) и выростал из клеток паренхимы [15].



Рис. 3. Уменьшение размера листьев у карликового мутанта в результате обработки кинетином.

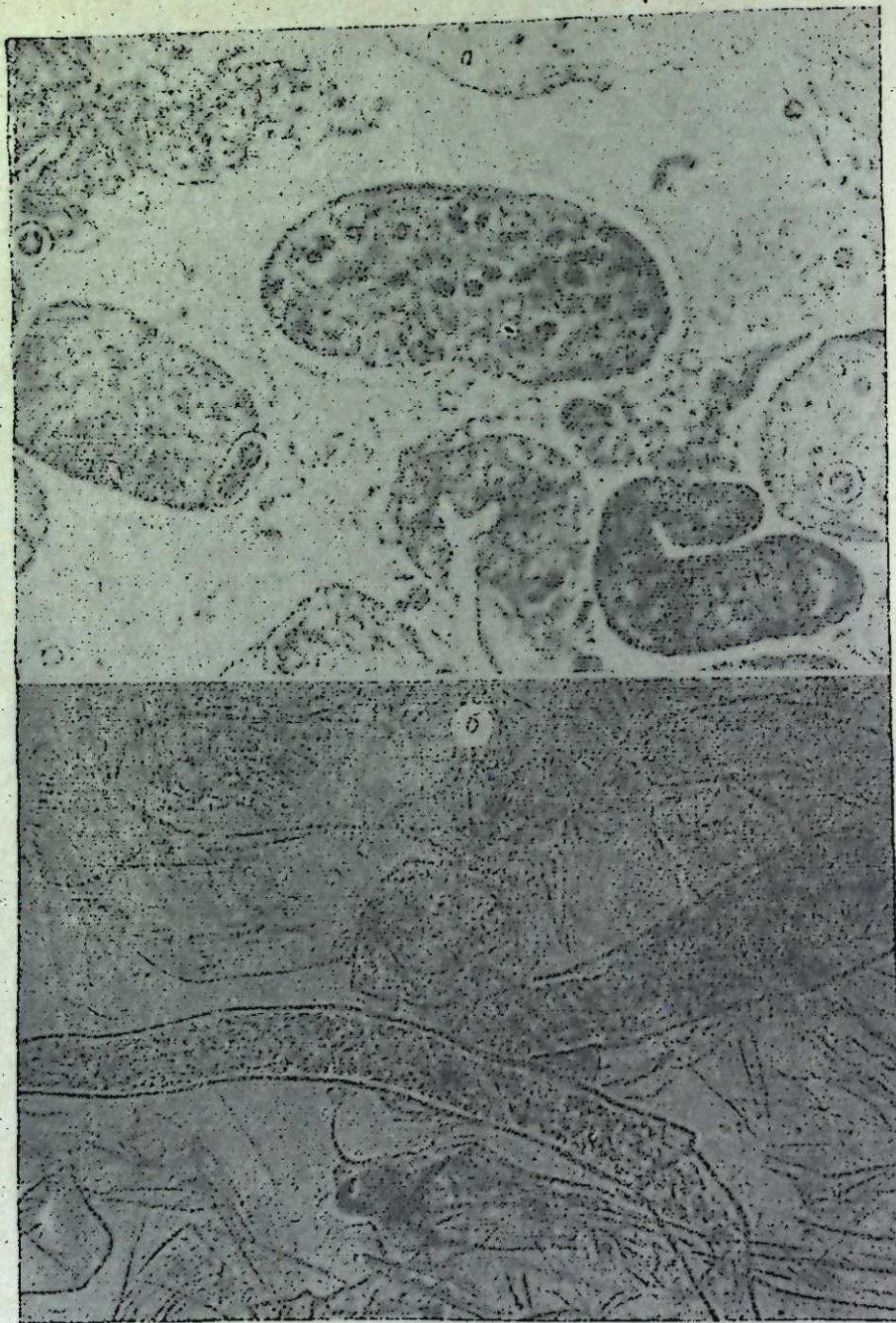


Рис. 4. Форма клеток каллюсов клена:  
а) на базальном конце, б) на апикальном конце.

В табл. 1 приведены результаты взвешивания каллюсов. Видно, что некоторые мутанты превосходят норму по скорости роста каллюса. Особенностью мутантов по сравнению с контролем было изменение соотношения веса каллюсов, выросших на верхнем и нижнем отрезках. В контроле это соотношение приближалось к единице. У тетраплоида оно резко изменилось в сторону увеличения веса каллюсов на базальном конце (в 4 раза), а у хлорофильного мутанта, наоборот, уменьшилось более чем в шесть раз (рис. 5). Таким образом, у исследованных форм наблюдались различия и на уровне культуры ткани.

Далее было изучено влияние фитогормонов на скорость роста каллюсов исследуемых мутантов. Из данных, представленных в табл. 2, видно, что на среде без регуляторов роста каллюс у тетраплоида и мутанта с гофрированными листьями весил больше, чем у нормального растения. Добавление в среду АНУ и кинетин

увеличивало каллюсообразование у всех растений, причем у карликового мутанта кинетин вызывал значительно больший прирост, чем в норме.

Различная реакция мутантов на фитогормоны проявилась также в способности каллюсов дифференцироваться в корешки. Так, после двухмесячного выращивания каллюсов в контрольном варианте корешки образовали 22% отрезков, у тетраплоида — 13, у узколистного — 20, у гофрированнолистного — 65%, а у каллюсов карлика корешки не сфор-

Таблица 1

Образование каллюса у мутантов (вес в мг)

Мутант	На верхнем конце	На нижнем конце	Суммарный
Контроль . . . . .	90±7	80±9	170±11
Гофрированнолистный . . . . .	120±9	90±8	210±12
Тетраплоид . . . . .	260±14	60±5	320±15
Хлорофильный . . . . .	30±2	190±12	220±12
Узколистный . . . . .	80±9	50±7	130±11

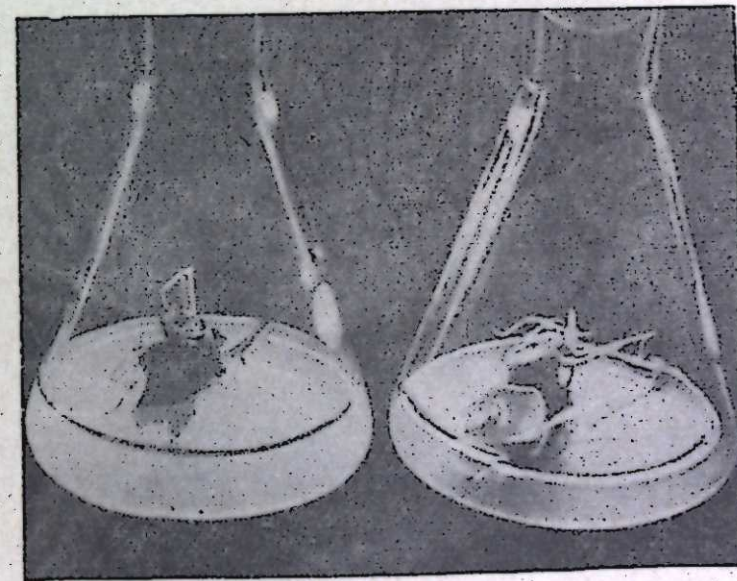


Рис. 5. Формирование корешков из каллюсов у мутантов:  
слева — карлик, справа — гофрированнолистный мутант.

мировались совсем (рис. 5). На кусочках побегов гофрированнолистного мутанта дифференциация корешков наблюдалась уже через 20—25 дней после посадки, в то время как на каллюсах нормального контрольного растения она начиналась через 32—37 дней. Число корешков на одном кусочке стебля в среднем (было взято по 50 кусочков в каждом варианте) к концу эксперимента у гофрированнолистного мутанта составило 3,7, что в два раза больше, чем в контроле [1, 8]. Различия с контролем у двух других мутантов по этому признаку оказались незначительными.

В процессе экспериментов было выявлено различие мутантов по пролиферативной способности разных тканей, из которых формируются каллюсы. Так, в контроле и у гофрированнолистного мутанта каллюсы

Таблица 2  
Влияние фитогормонов на рост каллуса у мутантов  
(вес в мг)

Мутант	Среды без регуляторов	Основа + АНУ	Основа + кинетин	Основа + АНУ + кинетин
Контроль	47 ± 5	131 ± 10	103 ± 7	168 ± 11
Тетраплоид	120 ± 9	265 ± 15	171 ± 12	314 ± 16
Узколистный	32 ± 3	76 ± 8	69 ± 8	97 ± 8
Гофрированно-листный	86 ± 7	178 ± 12	129 ± 11	262 ± 13
Карлик	24 ± 3	77 ± 6	142 ± 10	164 ± 12

том, что у изученных морфологических мутантов клена изменена система гормональной активности. Для установления корреляции между активностью фитогормонов в растении и морфологическим проявлением мутации необходимы дальнейшие исследования.



Рис. 6. Образование каллюсов у мутантов клена из разных тканей побегов. Слева направо: контроль, гофрированнолистный мутант, хлорофильный мутант, узколистный мутант.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
18/V 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. J. A. D. Zeevaart. Hormonal regulation of plant development. Intern. Lecture Course, Wageningen. North-Holland Publ. Comp. Amsterdam, 1966, 144.
2. M. H. Zenk. Ber. Dutsch Bot. ges., 83, 1971, n 7/8, 325.
3. К. З. Гамбург, В. Н. Маркович, Г. И. Кобыльский. Физиол. растений, 1965, 12, 146.
4. B. O. Phinney. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1956, 42, 4, 185.
5. R. G. Lockard, C. Grunwald, S. M. Niraz. Plant physiology, 1970, 46, suppl. p. 18.
6. Г. Ф. Привалов. Бюлл. Моск. общ. испытат. природы. Отд. биол., 1965, 1, 153.
7. Г. Ф. Привалов, Н. С. Шапов. Генетика, 1966, 4, 156.
8. Р. Г. Бутенко. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., «Наука», 1964.

формировались преимущественно из клеток флоэмы, у карлика — из клеток камбия, а у узколистного мутанта — из клеток сердцевин (рис. 6). Корреляции между морфологическими признаками мутантов (длина междоузлий, площадь листьев) и ростом каллуса in vitro не обнаружено.

Таким образом полученные данные позволяют сделать предположение о

9. K. Wolter, F. Skoog. Amer. J. Bot., 1966, 53, 3, 263.
10. S. Kuraishi, R. M. Muir. Science, 1962, 137, 760.
11. K. S. K. Sastry, R. M. Muir. Plant Physiol., 1965, 40, 2, 294.
12. J. G. Valdovinos, L. C. Eguest, E. W. Henry. Plant Physiol., 1967, 42, 12, 1803.
13. W. P. Jacobs, D. B. Case. Science, 1965, 148, 3678, 1729.
14. К. З. Гамбург. Фитогормоны и клетки. М., «Наука», 1970, стр. 76.
15. Ю. Г. Попов, Р. Г. Бутенко. Сельскохозяйственная биол., 1970, 5, 6, 853.

A. G. Babakishiev, G. F. Privalov

#### STUDY OF THE REACTION OF MAPLE MUTANTS TO PHYTOHORMONES; TREATMENT OF POINTS OF GROWTH OF SHOOTS AND TISSUE CULTURE

The response of maple mutants to the action of growth regulators in vivo and in vitro has been studied. It has been shown that mutants differ in their response to phytohormone treatment. In a dwarf mutant growth the normalization was observed under the effect of gibberellic acid. The mutants studied differed in their ability to form calluses on isolated small shoots in a nutritive medium containing growth regulators. It is suggested that some mutations with morphological changes affect the systems of hormonal regulation in plants.

УДК 633.21 : 581.163 : 519.27

Е. Я. МИРОШНИЧЕНКО, Э. Г. ГИНЗБУРГ, Н. Н. ЗАВАЛИШИН

#### ВЫДЕЛЕНИЕ И АНАЛИЗ КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД ПРИЗНАКОВ У АПОМИКТИЧНОГО *POA PRATENSIS* L.

В статье приводятся результаты применения метода корреляционных плеяд для изучения факультативного апомиксиса. Выделены три г-плеяды признаков *Poa pratensis* L., описывающие элементы стебля и соцветия, элементы колоска и зерновки, продуктивность генеративного побега. Разделение признаков на плеяды проходит только на высоких уровнях связи.

#### ВВЕДЕНИЕ И ОБОСНОВАНИЕ МЕТОДА

Факультативный апомиксис, характеризующий виды *Poa* L., обуславливает наследственную изменчивость его таксонов. Широкое распространение рода в умеренно холодной зоне и в горных районах тропиков, активная жизнедеятельность и высокая пластичность видов убедительно показывают важное значение факультативного апомиксиса в истории рода *Poa* L., его современном положении и дальнейшей эволюции. Изучение полиморфизма у *Poa pratensis* L. выявило наследственное варьирование морфологических и биологических признаков у растений биотипов из разных популяций. Серьезное изучение причин подобной изменчивости возможно при условии, что предметом изучения является комплексная вариабельность совокупностей признаков, характеризующих растения, исследуются степень их взаимосвязи и взаимообусловленности. Некоторой теоретико-эволюционной основой такого подхода являются следующие рассуждения.

Эволюцию организмов можно рассматривать как процесс последовательной автономизации отдельных наиболее жизненно важных систем организма от влияния внешней среды. Выделение этих систем заключается в том, что управление их формированием и функционированием осу-

шествуется в основном внутренними, генетическими, причинами и в меньшей степени воздействием внешней среды [1]. Следовательно, автономизация жизненно важных систем означает их средовую (экологическую) стабилизацию.

Обеспечение подобного физиологического гомеостаза возможно только при наличии сложных регуляционных механизмов, обеспечивающих защиту функциональных систем от внешних воздействий. Закладка, апробирование и отбор наилучших регуляционных механизмов — один из аспектов эволюционного развития организмов. Четкость работы регуляционных механизмов, степень точности их реакции на внешние воздействия — необходимое условие стабилизации функциональных систем в изменяющихся условиях среды. Следовательно, признаки, характеризующие регуляционные системы организма, должны показывать лабильность при изменении внешних условий. Таким образом, можно считать, что совокупность характеристических признаков организма относящихся как к функциональным системам, так и к регуляторным механизмам, должна быть представлена группами с разной степенью вариабельности в заданном диапазоне средовых изменений. Если характеризовать признаки, входящие в эти группы, коэффициентами вариации  $V = \sigma/M$ , то такие группы естественно называть вариационными плеядами или V-плеядами.

Успешное функционирование любой из систем организма определяется степенью согласованности, подогнанности в изменениях характеристик отдельных органов или тканей, входящих в систему. Это, естественно, должно приводить к определенным коррелятивным связям между признаками системы, будь эта система функциональной, одной из жизненно важных, защищаемых гомеостатическими механизмами, или регулирующей, создающей гомеостазис. С этой точки зрения совокупность характеристических признаков организма должна разбиваться на группы признаков, корреляционные связи между которыми внутри группы значительно больше, чем между признаками разных групп. Такие группы признаков естественно называть корреляционными плеядами или г-плеядами [2, 3].

Имея в виду значительную важность изучения вариационных и корреляционных плеяд [4], позволяющих получить информацию об изучаемом объекте как морфофизиологического, так и филогенетического характера, отметим, что в процессе такого изучения можно указать три этапа.

1. Построение F-плеяд [2, 3] — разбиение совокупности признаков организма на группы, взаимосвязь и взаимосогласованность которых основана на хорошо известных биологических фактах.

2. Построение V-плеяд, позволяющих выделять группы признаков по степени их стабилизации.

3. Построение г-плеяд, дающих информацию о степени согласованности взаимной изменчивости признаков, описывающих одну систему.

Такого рода изучения на *Poa L.* представляют особый интерес, поскольку широкий ареал распространения рода и гипотетическая смена апомиктичного и амфиктичного способов размножения должны создать определенную специфику как в степени стабилизации отдельных функционирующих систем, так и в степени согласованности их частей.

#### МАТЕРИАЛ И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ

Материалом для настоящего исследования служили представители дикорастущей популяции *Poa pratensis L.* из окрестностей Новосибирска (Академгородок). Измерения изучаемых признаков проводились на генеративных побегах 200 растений. На каждом побеге было измерено

40 признаков, список которых приводится ниже. Выбор именно этих признаков объясняется желанием авторов дать наиболее полное морфофизиологическое описание генеративного побега.

№	Признаки	V
1	Число узлов на стебле	0,25
2	Длина стебля с соцветием-метелкой, см	0,14
3	Длина стебля, см	0,15
4	Длина 1-го сверху вниз междоузлия, см	0,20
5	Длина 2-го сверху вниз междоузлия, см	0,21
6	Длина влагалища 1-го сверху листа, см	0,20
7	Длина влагалища 2-го сверху листа, см	0,21
8	Длина 1-й сверху листовой пластинки, см	0,43
9	Длина 2-й сверху листовой пластинки, см	0,30
10	Толщина стебля под 1-м сверху узлом, мм	0,24
11	Толщина стебля под 2-м сверху узлом, мм	0,21
12	Толщина стебля под 3-м сверху узлом, мм	0,21
13	Длина соцветия-метелки, см	0,25
14	Площадь соцветия	0,49
15	Объем соцветия	0,78
16	Средняя длина веточек 2-го яруса, см	0,27
17	Число ярусов в соцветии	0,20
18	Число веточек по 2-м снизу ярусе соцветия	0,15
19	Число веточек в нижнем ярусе соцветия	0,20
20	Средняя длина веточек 2-го яруса, см	0,22
21	Пирамидальность соцветия $X_{21} = X_{13} : X_{16}$	0,21
22	Средняя длина меньшей колосковой чешуи, мм	0,09
23	Средняя длина большей колосковой чешуи, мм	0,09
24	Степень вытянутости зерновки $X_{24} = X_{25} : X_{29}$	0,08
25	Средняя длина зерновки, мм	0,08
26	Средняя длина колоска, мм	0,09
27	Средняя длина голой зерновки, мм	0,15
28	Степень вытянутости голой зерновки $X_{28} = X_{27} : X_{30}$	0,14
29	Средняя ширина зерновки, мм	0,05
30	Средняя ширина голой зерновки, мм	0,08
31	Неравномерность колосковых чешуй $X_{31} = X_{23} : X_{22}$	0,04
32	Расстояние от верхушки цв. чш. до начала зоны роста полосков, мм	0,17
33	Число колосков в нижнем ярусе соцветия-метелки	0,51
34	Число колосков во втором снизу ярусе	0,45
35	Число колосков в верхушечной части соцветия-метелки	0,51
36	Общее число колосков метелки	0,48
37	Общее число зерновок метелки	0,49
38	Число колосков на ед. длины соцветия-метелки $X_{38} = X_{36} : X_{13}$	0,39
39	Число колосков на одну веточку 2-го яруса метелки	0,43
40	Число колосков на единицу площади соцветия-метелки $X_{40} = X_{36} : X_{14}$	0,45

Предварительный анализ материала [5, 6] привел к следующему. Изучаемые 40 признаков *P. pratensis L.* были разбиты на четыре F-плеяды. В первую F-плеяду входили признаки, характеризующие колосок: размеры колосковых чешуй, колосков, зерновок, голых зерновок и т. п. В списке это признаки 22—32. Во вторую F-плеяду были включены признаки, характеризующие строение соцветия-метелки, ее размеры и форму, 13—21. Третья плеяда содержала признаки, описывающие стебель: его размеры, число узлов, длину междоузлий, размеры листовых пластинок и т. д., 1—12. К четвертой плеяде относились признаки, характеризующие семенную продуктивность побега: озерненность, удельная озерненность и т. д., 33—40. Подсчет коэффициентов вариации этих признаков позволил провести выделение V-плеяд, которые совпали с F-плеядами за исключением некоторых признаков. Коэффициенты вариации всех 40 признаков приведены в списке.

Достаточно четко выделялись плеяда колоска с коэффициентами вариации в пределах 0,03—0,08 и плеяда озерненности с коэффициентами вариации в пределах 0,39—0,51. Что касается плеяды соцветия-метелки и плеяды стебля, то по коэффициентам вариации их разделить не удалось: коэффициенты вариации для второй плеяды 0,13—0,20, для треть-

ей — 0,12—0,28. Подобная трансгрессия указывает, во-первых, на необходимость пересмотра принципов, на основании которых признаки, описывающие размеры и форму соцветия, рассматривались отдельно от признаков, описывающих размеры и форму стебля генеративного побега; во-вторых, на необходимость учета некоторой неоднородности признаков, входящих в одну из этих двух V-плеяд. Так, размеры стебля и листьев могут быть связаны с размерами соцветия. Их биологическая природа в то же время может существенно отличаться от таких признаков, как число узлов на стебле или число ярусов соцветия. Более глубокий анализ возможен при построении г-плеяд.

#### КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ ПЛЕАДЫ. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На том же материале нами были оценены коэффициенты корреляции между изучаемыми признаками. Разбиение признаков на г-плеяды проведено по методике, рекомендованной П. В. Терентьевым [7].

Коррелятивные связи для 40 признаков *Poa pratensis* показаны на рисунке для случаев, когда учитываются коэффициенты корреляции большие, чем 0,60, т. е. высокие уровни связи (рис., а); для уровней связи от 0,55 до 0,60 (рис., б) и для более низких уровней  $0,50 \leq r < 0,55$  (рис., в).

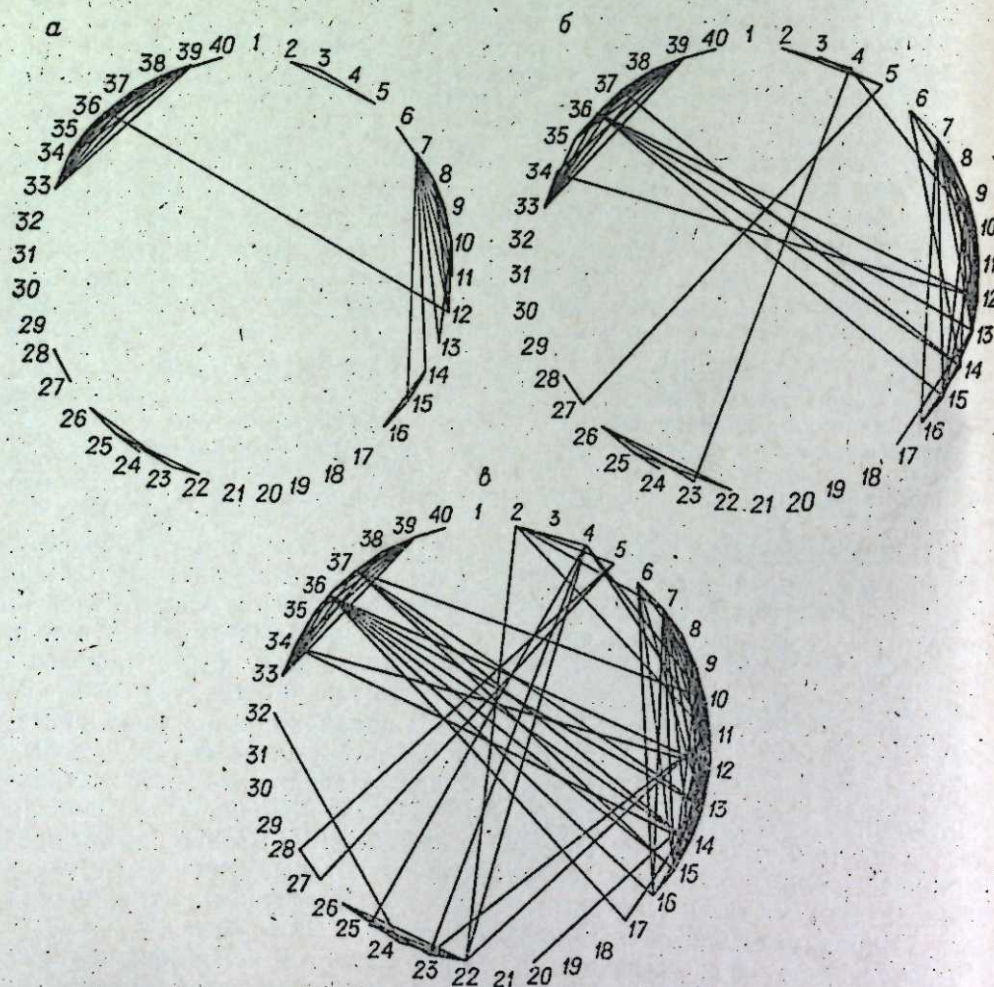


Рис. Корреляционные связи между признаками, характеризующими генеративный побег *Poa pratensis* L.  
а —  $r > 0,6$ ; б —  $0,6 > r > 0,55$ ; в —  $0,55 > r > 0,50$ .

Рассматривать коррелятивные связи с коэффициентами ниже 0,50 нецелесообразно, учитывая выборочные ошибки при оценках. Корреляционная матрица здесь не приводится, сведения из нее, необходимые для анализа, даны в тексте. Полученные данные показали следующее.

1. Корреляционные связи подтверждают правильность выделения группы признаков, описывающих семенную продуктивность генеративного побега в одну плеяду. Действительно, если считать существенными только связи с коэффициентами корреляции не ниже 0,60, то, как видно из (рис., а), признаки с номерами 33—40 представляют достаточно связанную и достаточно сепаратную группу. Однако учет несколько меньших коэффициентов корреляции (рис., б) приводит к необходимости анализировать связи таких признаков семенной продуктивности, как число колосков во втором ярусе (34), общее число колосков (36) и общее число зерновок (37) с толщиной стебля (12), длиной, площадью и объемом метелки (13, 14, 15). Объяснение последних трех связей, видимо, тривиально; влияние же толщины стебля на признаки семенной продуктивности можно объяснить корреляциями по режиму питания [8]. Такого типа связи не являются необычными. Так Г. П. Серой [9] отмечается, что «изменение семенной продуктивности мятлика лугового связано с изменением количества и мощности метамеров вегетативных и генеративных побегов в зависимости от условий выращивания». Если учесть корреляции еще более слабые (рис., в), то оказывается, что число признаков метелки и стебля, связанных с семенной продуктивностью, увеличивается.

2. Те же результаты позволяют утверждать, что признаки, описывающие размеры и форму колоска и зерновок и показывающие высокую степень стабилизации (коэффициенты вариации 0,03—0,08), можно рассматривать как некоторую плеяду, если учитывать только высокие уровни связи ( $r > 0,60$ ). Однако необходимо отметить гораздо меньшую, чем в рассмотренной выше плеяде семенной продуктивности, взаимосвязь в изменчивости отдельных признаков.

Учет более слабых коррелятивных связей показывает, что многие признаки колоска связаны с признаками стеблевыми (длина стебля, длина междоузлий, толщина стебля). Особенно интересна связь со стеблевыми признаками размеров колосковых чешуй, выполняющих роль посредника между материнским растением и семенным поколением. С одной стороны, они являются частью взрослого побега, относясь к одному из пяти типов листьев злакового растения. Колосковые и наружная цветочная чешуи происходят из дерматогена и гиподермы путем периклиналильных делений, развиваясь из конуса нарастания колоска. Способ их возникновения подобен способу возникновения настоящих листьев [10]. Этим, очевидно, объясняется их связь со стеблевыми признаками, поскольку отсутствие специфической энтомофилии не приводит к автономизации цветковых признаков от других характеристик растения [11]. С другой стороны, колосковые чешуи, как цветочные чешуи, выполняют важные функции в жизнедеятельности колоска, осуществляя процессы ассимиляции, регулирования водного обмена в колоске, защищая его от неблагоприятных условий внешней среды, и т. п. [12]. Этим можно объяснить корреляцию колосковых чешуй с размерами зерновок.

Привлекает внимание неравномерность колосковых чешуй. Показательна наивысшая степень стабилизации этого признака ( $V=0,04$ ) среди признаков данной плеяды, а также максимальная автономизация: коэффициент корреляции этого признака со всеми другими не превышает 0,23.

Продольные размеры зерновки и голой зерновки (признаки 25, 27, 28) коррелируют с продольными размерами стебля (признаки 4 и 5). Разбиение признаков, описывающих размеры стебля и соцветия-метелки,



на две разные плеяды, сделанное на основе предварительного анализа очевидно, следует признать неправильным. Как видно из рисунка, длина метелки, ее площадь и объем, средняя длина веточек значимо коррелируют с такими стеблевыми признаками, как длина листовых пластинок, длина влагалищ листьев, толщина стебля. Это свидетельствует о том, что условия, влияющие на вегетацию стебля, одновременно затрагивают размеры и форму соцветия. В то же время такой признак, как число узлов, на генеративном побеге (1) оказывается достаточно сепаратным от остальных стеблевых признаков: слабая отрицательная корреляция ( $r = -0,35$ ) наблюдается только с длиной верхнего междоузлия.

Поскольку количество узлов на стебле определяет его прочность, можно предположить, что этот признак детерминруется в значительной степени генетически. Что касается влияния среды, то кажется, что здесь основную роль должен играть минерально-солевой состав питания и, в гораздо меньшей степени, световой режим, являющийся одним из основных факторов, влияющих на вегетацию. Этим можно объяснить, что при достаточной вариабельности ( $V = 0,25$ ) данный признак слабо коррелирует с остальными. Похожий факт следует отметить и для таких признаков соцветия-метелки, как число веточек в ярусе, число ярусов (17, 18, 19). Можно предположить, что эти признаки также детерминируются в основном генетически и поэтому показывают слабые корреляции с другими характеристиками соцветия.

Таким образом, признаки, характеризующие строение генеративного побега (размеры и форма элементов стебля и метелки), не следует отделять друг от друга и естественно рассматривать их совместную вариабельность, причем следует подразделить эти признаки на 3 подгруппы: а) признаки, описывающие продольные размеры стебля (1—5), их вариабельность, вероятно, в значительной степени определяется световым режимом роста растения; б) признаки, характеризующие мощность развития генеративного побега, — размеры листовых пластинок (интенсивность фотосинтеза), толщина стебля (интенсивность питания) и связанные с ними признаки, описывающие развитие метелки (13—16); в) признаки, описывающие структуру метелки (17, 18, 19).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Учет только значительных ( $r > 0,60$ ) связей между признаками приводит к разделению всех характеристических признаков на некоторые отдельные группы — корреляционные плеяды. Это позволяет говорить о наличии в процессе филогенеза некоторых не полностью транспрессирующих средовых условий, определяющих направление отбора для данной группы признаков, для данной организменной системы. Такие разделения факторов отбора естественно связать с онтогенетической последовательностью процесса закладки и формирования отдельных органов и их систем. Соответственно трем выделенным плеядам признаков можно указать три онтогенетических этапа — этап роста и формирования генеративного побега, этап цветения, определяющий семенную продуктивность, и этап созревания семян.

Подобная хронологическая этапизация разделяет факторы отбора и приводит к эволюционному обоснованию полученного разделения признаков на плеяды.

2. Разделение признаков на плеяды проходит только на высоких уровнях связи, на низких уровнях наблюдается коррелятивная связь многих признаков, входящих в разные плеяды. Это свидетельствует о том, что, с одной стороны, указанная выше временная этапизация, видимо, является не достаточно жесткой, т. е. наблюдается перекрытие

во времени закладки и формирования органов, относящихся к разным системам. С другой стороны, можно предположить некоторую преемственность формирования, так что процесс формирования следующей плеяды определяется результатами предыдущей. Так можно, например, объяснить корреляцию размеров чешуек с размерами стебля, так можно объяснить корреляцию общей семенной продуктивности с толщиной стебля и формой метелки.

Таким образом, несмотря на то, что строго специальных форм отбора (как, например, у специфических антомофилов) у *Poa pratensis* нет, образование плеяд все же происходит, хотя только на высоких уровнях.

3. Следующий вопрос — это вопрос о том, чем обусловлены определенные коррелятивные связи. Насколько генетическая детерминация взаимосогласованности изменения признаков обусловлена эволюцией, настолько связь изменчивости признаков вызывается средовыми эффектами и т. д. Все эти вопросы можно разрешить только при условии разделения генетических корреляций и корреляций средовых.

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/V 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Р. Л. Берг. Стабилизирующий отбор в эволюции размеров цветков и семян травянистых растений. Автореф. докт. дисс., Л., 1964.
2. E. C. Olson. J. Geol., 1951, 77.
3. E. C. Olson. J. Geol., 1957, 65.
4. П. В. Терентьев. Русский гидробиол. ж., 1928, 7, № 3—4.
5. Е. Я. Мирошниченко, Э. Х. Гинзбург. Полиморфизм и морфологическая диагностика апомиктического *Poa pratensis* L. Тез. докл. совещ. по пробл. апомиксиса у животных и раст. Новосибирск, «Наука», 1968.
6. Е. Я. Мирошниченко, Э. Х. Гинзбург. В кн.: Проблемы апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, «Наука», 1973.
7. П. В. Терентьев. «Вестн. ЛГУ», 1959, № 9.
8. Э. Синнот. Морфогенез растений (пер. с англ.). М., Изд-во иностр. лит., 1963.
9. Г. П. Серая. Особенности морфогенеза вегетативных органов мятлика лугового и полевицы белой в зависимости от условий выращивания растений. Автореф. канд. дисс., Свердловск, 1968.
10. Л. Р. Петрова. В кн.: Морфология и анатомия растений, вып. V. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
11. Л. Д. Колосова. Ж. общ. биол., 1971, № 32, вып. 4.
12. Т. Г. Пополна. В кн.: Морфология и анатомия растений, вып. V. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.

H. Yu. Miroshnichenko, E. H. Ginzburg, N. N. Zavalishin

#### DISTINGUISHING AND ANALYTIC CORRELATION GROUP OF THE SIGN OF APOMICTIC *POA PRATENSIS* L.

The results of correlation group method used for study of partial apomixis have been described. Three r-groups of apomictic signs of *Poa pratensis* have been distinguished; 1) stem and panicle elements, 2) ear and grain elements, 3) productivity of the generative sprouts. Division of the sign group occurs at high connection level.

Б. Ф. ЮДИН, Л. А. ЛУКИНА

## ДВА ПОКОЛЕНИЯ АУТОМИКТИЧЕСКОГО ПАРТЕНОГЕНЕЗА У КУКУРУЗЫ

Сообщается о получении у диплоидной кукурузы двух последовательных поколений диплоидного аутомиктического партеногенеза, для чего использован рецессивный фактор *elongate*, вызывающий перасхождение хромосом во втором делении мейоза. Частота встречаемости партеногенетических диплоидов в среднем после опыления тетраплоидом составила у исходной популяции в среднем 1:270; у партеногенетических диплоидов — 1:66 от общего числа семян, выращенных из крупных зерновок.

Показана зависимость частоты партеногенеза от условий выращивания растений родительских форм.

Формы с регулярным диплоидным партеногенезом у кукурузы неизвестны.

О случаях спонтанного образования диплоидных растений материнского типа, выявленных среди потомства от скрещивания диплоидных форм, сообщалось рядом исследователей [1—7]. Как на более вероятную причину этого явления некоторые авторы указывают на диплоидный партеногенез. Особого внимания заслуживают исследования Саркара и Коу [7], выводы которых основываются на генетическом анализе потомства по целому ряду независимых маркерных генов; частота спонтанного формирования партеногенетических диплоидов оказалась весьма низкой — 3—4 на 50 тыс. семян.

Рецессивный ген *elongate* (*el*), выделенный Родсом у кукурузы, обуславливает в гомозиготном состоянии выпадение второго деления мейоза и образование нередуцированных ядер у части мегаспор. Менее вероятно, хотя и не исключается полностью, несколько иной механизм действия этого фактора — дополнительная репликация хромосом в интерфазный период между первым и вторым делениями мейоза [8, 9]. Генетические последствия мейоза в обоих случаях схожи и заключаются в объединении в одном ядре двух генетически близких геномов.

Исследованиями лаборатории цитологии и апомиксиса ранее показано, что автотетраплоидизация кукурузы существенно увеличивает частоту редуцированного партеногенеза [4]. Очевидно, что если использовать гомозиготные по *el* растения в качестве семенной родительской формы и применить в качестве опылителя тетраплоид, то для партеногенетического развития яйцеклеток создается в значительной мере сходная ситуация. Если при этом учесть, что возникающие партеногенетические диплоиды будут способны к дальнейшему частичному формированию нередуцированных яйцеклеток, то это создает некоторые предпосылки к получению более чем одного поколения диплоидного партеногенеза.

Настоящее сообщение излагает опыт получения у кукурузы двух последовательных поколений диплоидного аутомиктического партеногенеза. Исследование начато в 1968 г., о его предварительных результатах сообщалось [10].

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выделение партеногенетических растений проведено по общепринятой методике, основанной на использовании маркерных генов у растений родительских форм. Поскольку полученный из ВИРа образец с фактором *elongate* не имел хорошо различимых маркерных признаков, была проведена серия скрещиваний и самоопылений, в итоге которых получена

генетически пестрая популяция, в происхождении которой в той или иной мере участвовали позднеспелая зубовидная форма (с фактором *el*), Безлигульный тестер и раннеопелый отечественный сорт Пионерка Севера. Полученные от самоопыления семена высевались. Для дальнейшей работы были отобраны сеянцы, лишённые антоциановой окраски и лигулы (*a a lg lg*), а также растения, лишённые только антоциана; среди последних, как ожидалось, некоторая часть представляла *Lg lg*, т. е. имела признак безлигульности в скрытом состоянии.

Растения с двумя и с одним хорошо различимыми рецессивами использованы в двух сериях скрещиваний. Опылитель — тетраплоидная форма Пурпурового тестера (*A B P1 R C Lg*).

Для учета и проращивания взяты крупные, окрашенные антоцианом, зерновки. Сеянцы, имевшие рецессивные признаки семенного (материнского) родителя, выделялись как предполагаемые партеногенетические. Часть их была самоопылена, а другая часть опылялась тетраплоидным Пурпуровым тестером. Формирование при этих операциях зерен двух типов (крупные диплоидные и щуплые триплоидные — при самоопылении, крупные тетраплоидные и щуплые триплоидные — при опылении тетраплоидом) свидетельствовало бы о гомозиготности растений по рецессиву *el* и могло служить дополнительным доказательством их партеногенетического (аутомиктического) происхождения.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Опыление исходной популяции пылью тетраплоида привело к завызыванию на початках подавляющего числа растений щуплых триплоидных семян. Одновременно было получено некоторое количество початков, на которых, наряду с щуплыми триплоидными, встречались крупные тетраплоидные зерновки; соотношение тех и других сильно варьировало.

Среди сеянцев, полученных от проращивания крупных зерновок, найдено 18 матроклинных растений. Данные по частоте их встречаемости приведены в табл. 1.

Из 14 найденных матроклинных диплоидов, кроме уже названного полностью стерильного растения, было выделено 2 диплоида с полной мужской стерильностью, выразившейся в отсутствии появления пыльников при наличии колосков. Шесть растений было самоопылено. Из них два оказались бесплодными, а четыре завязали зерна обоого типа (крупные диплоидные и щуплые триплоидные), лишённые антоциановой

Таблица 1

Встречаемость сеянцев материнского типа в потомстве содержащей *el* популяции после опыления тетраплоидной кукурузой

Серия опылений	Фенотип растений семенного родителя	Получено сеянцев					Частота встречаемости матроклинных диплоидов
		всего	в том числе				
			гибридных	матроклинных			
				всего	гаплоиды	диплоиды	
I	Неокрашен., безлиг.	2299	2288	11	3	8	1:287
II	Неокрашен., лигульн.	1525	1518	7	1	6	1:254

Примечание. В числе матроклинных диплоидов, полученных во второй серии опылений, выделено растение, лишённое антоциановой окраски и лигулы (*a a lg lg*), полностью стерильное.

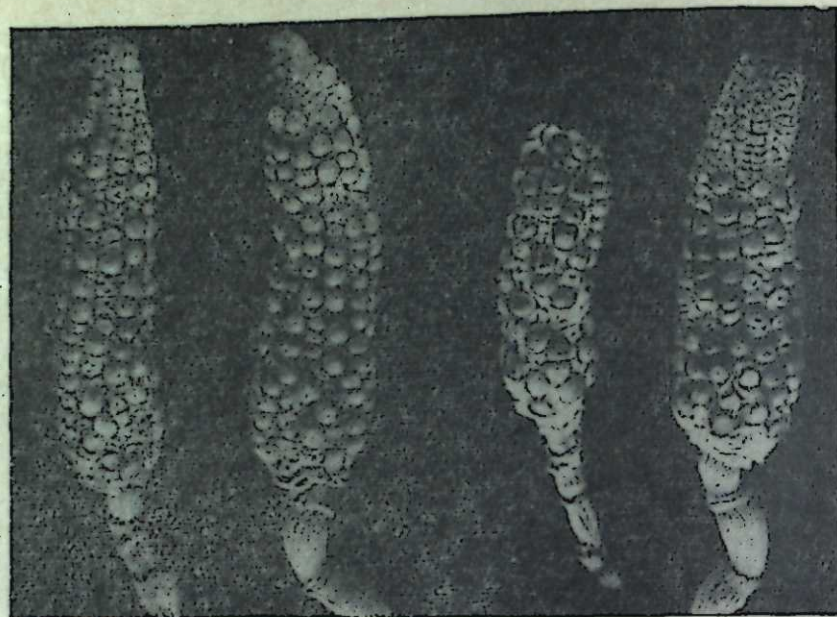


Рис. 1. Початки на растениях первого поколения аутомиксиса. Слева два — после самоопыления, справа — после опыления тетраплоидом.

окраски. Пять матроклиных диплоидов были опылены тетраплоидным Пурпуровым тестером, что также привело к завязыванию на початках зерен двух типов — щуплых триплоидных и крупных тетраплоидных (рис. 1).

Завязавшиеся от опыления матроклиных диплоидов крупные окрашенные антоцианом зерновки были пророщены весной 1972 г. Получено всего 393 сеянца, в том числе 387 гибридных по фенотипу и 6 матрокли-

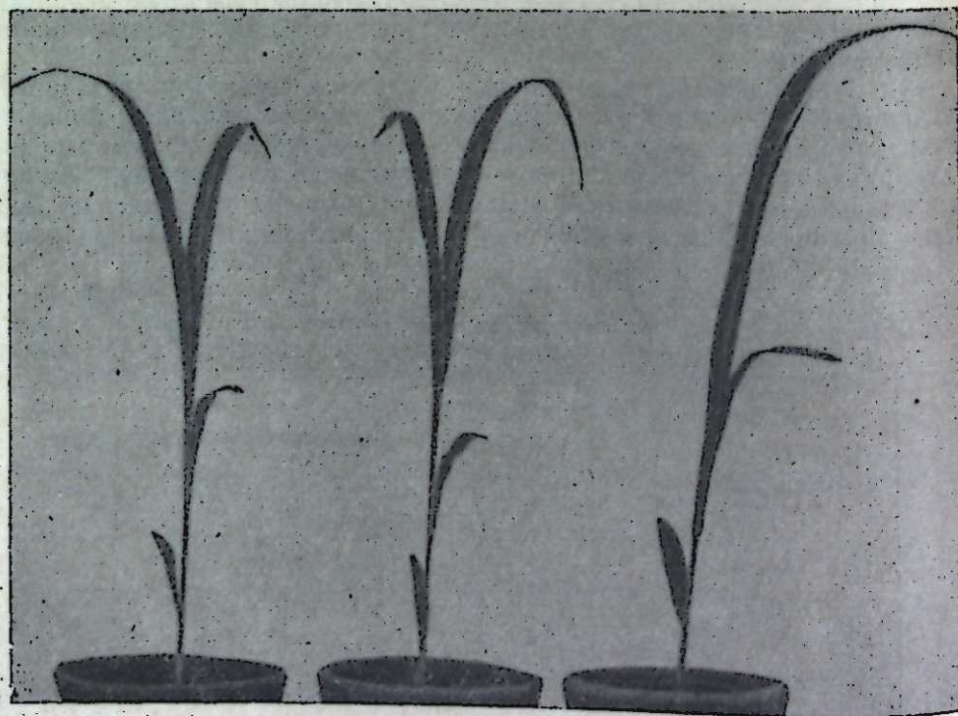


Рис. 2. Одновозрастные растения: парthenогенетические диплоиды второго поколения аутомиксиса (слева два — безлигульные) и гибридный тетраплоид.

Таблица 2

Частота аутомиктического партеногенеза в потомстве гомозиготных по *el* популяций при выращивании родительских форм в разных условиях

Семенная родительская форма	Условия выращивания	Опылено растений	Выделено сеянцев из крупных зерновок			Частота диплоидного партеногенеза
			всего	в том числе		
				гибрид. тетрап.	партен. диплоиды	
Популяция А	Полевой участок	20	561	555	6	1:93
Популяция А	Теплица	8	476	465	11	1:43
Популяция Б	Полевой участок	32	1020	1012	8	1:127
Популяция Б	Теплица	7	520	510	10	1:52

ных диплоидов. Цитологическая проверка некоторых из гибридных растений показала, что все они имели в соматических клетках по 40 хромосом.

Из шести матроклиных диплоидов четыре хотя и имели нормальный рост и развитие и не отставали в росте от своих одновозрастных сибсов — тетраплоидных гибридов (рис. 2), однако при опылении тетраплоидом два из них показали полную стерильность. На двух растениях завязалось 82 крупные зерновки, оказавшиеся после проращивания тетраплоидными гибридами. Два матроклиных диплоида выглядели карликовыми абберантами, из которых один показал полную стерильность, а второй погиб еще до начала цветения. В соматических клетках наиболее угнетенного из абберантов одна из хромосом была очень короткой (по-видимому, фрагмент); кроме того, найдена метафазная пластинка с укороченными хромосомами X-образной формы, — картина, сильно напоминающая K-митоз.

Если оставить в стороне случаи стерильности и бесплодия при самоопылениях некоторых матроклиных диплоидов (о причинах чего можно лишь выдвигать различные предположения), то рецессивный фенотип выделенных диплоидов, включая отсутствие антоциана у зерновок самоопыленных растений, одновременное формирование на початках двух типов зерен (крупных диплоидных и щуплых триплоидных при самоопылениях, крупных тетраплоидных и щуплых триплоидных при опылении тетраплоидом), наконец, выявление диплоидного сеянца с двумя рецессивами в потомстве во второй серии скрещиваний — все это практически не оставляет сомнений, что выделенные матроклиные диплоиды обязаны своим происхождением аутомиктическому партеногенезу, один из элементов которого — нередукция числа хромосом — был осуществлен благодаря гомозиготности части растений семенной родительской формы по фактору *elongate*.

Опыление некоторых аутомиктических сеянцев пыльцой тетраплоида привело к повторному получению в потомстве ряда матроклиных диплоидов, которые следует рассматривать как второе поколение партеногенеза. Однако зарегистрированное в этом случае возрастание частоты партеногенеза не компенсировало в дальнейшем бесплодие большинства и пониженную фертильность остальных аутомиктов второго поколения, что и положило конец дальнейшему выделению партеногенетических сеянцев в следующем поколении.

Данные табл. 2 указывают на очевидную связь показателя частоты аутомиктического партеногенеза с условиями внешней среды; условия полевого участка оказались менее благоприятными для формирования партеногенетических зародышей, чем условия теплицы. В качестве семенных родительских форм в этом случае взяты популяции А и Б — ди-

Л. С. САНКИН, А. В. РЫЖОВ

## ГАПЛОИДНАЯ ФОРМА ДЫНИ

В статье дается описание впервые выделенной спонтанной гапloidной формы дыни и приводятся результаты работы по ее полиплоидизации.

Явление гапloidности имеет значение для ускоренного создания гомозиготных линий и представляет интерес для генетических исследований [1—5]. Спонтанные и индуцированные различными приемами (облучение, отдаленная гибридизация, тепловая обработка, обработка физиологически активными веществами и др.) гапloidны к настоящему времени получены у многих культур, однако случаи гапloidности у дыни еще не зарегистрированы [6—8].

В лаборатории цитологии и апомиксиса Биологического института СО АН СССР в 1972 г. среди 41 810 пророщенных семян скороспелого сорта дыни Горьковская 310, предназначенных для выращивания рассады, были найдены два семечка, образовавших при прорастании по два первичных корешка. При сбрасывании семенной кожуры из каждого семечка получено по два проростка. Проростки были пересажены в горшечные горшки, а затем в фазе 3—4 настоящих листьев высажены на постоянное место на стеллаже теплицы (на расстоянии  $1 \times 1,5$  м).

В обеих парах сеянцы различались размерами семядолей и темпами первоначального роста. Растения одной пары по развитию довольно быстро выровнялись, и к моменту цветения между ними уже не наблюдалось существенных различий. Оба растения были обычного типа. Подсчеты хромосом на временных препаратах, полученных путем фиксации корешков смесью Карнуа и окраски железным гематоксилином, показали, что у обоих растений диплоидный набор хромосом ( $2n=24$ ). У второй пары сеянцев различие по габитусу и особенностям развития сохранилось в течение всего вегетационного периода. Одно растение имело обычный вид и не отличалось от других растений дыни, а второе было слабым, отстающим по росту, с меньшими размерами вегетативных и репродуктивных органов. Цитологический анализ показал, что первое растение было диплоидом ( $2n=24$ ), а второе — гапloidом ( $2n=12$ ).

Дальнейшие наблюдения были сосредоточены на второй паре близнецов диплоид — гапloid. В различные периоды вегетации проводилось их сравнительное описание. К моменту появления мужских бутонов и цветков (9 июля) диплоидное растение имело, по сравнению

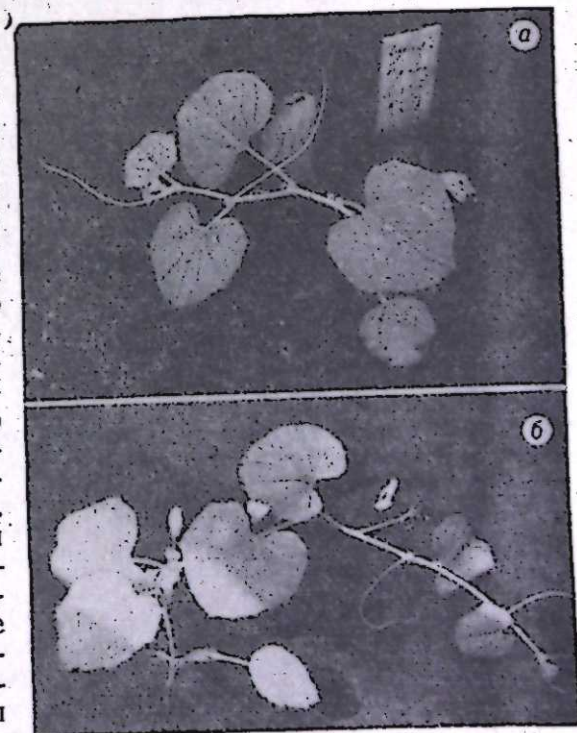


Рис. 1. Сравнительное развитие гапloidного (а) и диплоидного (б) растений дыни.

плоидное потомство, полученное от самоопыления двух «первичных» аутомиктов. Следует отметить низкую завязываемость зерновок в полевом варианте опыта, возможно, обусловленную прохладной и дождливой погодой летом 1972 г.

Кроме указанных в табл. 2 партеногенетических диплоидов в числе растений материнского типа найдены также один тетраплоид и одно химерное растение, ядра в клетках которого имели 20 и 40 хромосом. Кроме того, в соматических клетках ряда аутомиктов выявлены фигуры деления хромосом, сходные с метафазами при К-митозах (подобно случаю, описанному выше для растения второго поколения партеногенеза).

Все эти факты можно объяснить повторным удвоением чисел хромосом, происходящим под влиянием е<sub>1</sub> в яйцеклетке или непосредственно в соматических клетках. Это предположение требует дальнейшего экспериментального изучения.

## ВЫВОДЫ

На основе маркированных скрещиваний, включающих использование семенного родителя с тремя рецессивами, и в их числе elongate (el) — фактора, вызывающего удвоение числа хромосом в мейозе, получено два последовательных поколения партеногенетических (аутомиктических) диплоидов кукурузы. Препятствием к получению третьего поколения партеногенеза явились пониженная фертильность и бесплодие аутомиктов второго поколения.

Самоопылением растений — «первичных» аутомиктов — созданы популяции е<sub>1</sub> е<sub>1</sub> с повышенной склонностью к диплоидному партеногенезу. При выращивании растений родительских форм в различных условиях выявлена зависимость частоты партеногенеза от условий внешней среды.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
17/IX 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ш. Чейз. В сб.: Гибридная кукуруза. М., Изд-во иностр. лит., 1955.
2. I. M. Greenblatt, M. Bock. J. Heredity, 1967, 58, p. 9.
3. Б. Ф. Юдин. Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1967, № 15, вып. 3.
4. Б. Ф. Юдин. В кн.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1972.
5. В. С. Тырнов, Н. И. Давоян, А. С. Селиванов. Симпозиум по апомиксису растений. Тез. докл. Тбилиси, 1971, стр. 39.
6. М. В. Чумаков. Симпозиум по апомиксису растений. Тез. докл. Тбилиси, 1971, стр. 44.
7. K. R. Sarkar, E. H. Coe. Crop. Science, 1971, 11, № 4, p. 543.
8. M. M. Rhoades. Maize genetics cooperation news letter, 1956, 30, p. 38.
9. M. M. Rhoades, E. Dempsey. Genetics, 1966, 54, № 2.
10. Б. Ф. Юдин. Симпозиум по апомиксису растений. Тез. докл. Тбилиси, 1971, стр. 47.

B. F. Yudin, L. A. Lukina

TWO GENERATIONS  
OF AUTOMICTIC PARTHENOGENESIS IN MAIZE

The paper reports on the receiving two successive generations of diploid — automictic parthenogenesis in diploid maize. For this a recessive factor "elongate" has been used causing nondisjunction of chromosomes in the second division of meiosis. The frequency of the appearance of parthenogenetic diploids in the progeny of primary populations after the pollination by a tetraploid was, on average, 1 : 270; in the progeny of parthenogenetic diploids — 1 : 66 of the total number of seedlings grown from large kernels.

Dependence of the frequency of diploid parathenogenesis from environmental conditions has been shown.

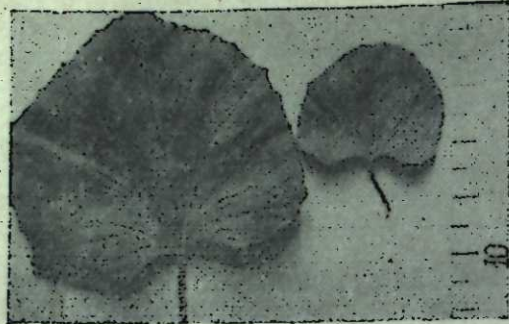


Рис. 2. Листья диплоидной (слева) и гаплоидной (справа) дыни.



Рис. 3. Женские цветки диплоидного (слева) и гаплоидного (справа) растений.

с гаплоидным, листьев больше на 40%, длину главного стебля и боковых плетей большую в 3,5 и 4,0 раза. Главный стебель был толще на 40%, а черешки листьев — в 2 раза (рис. 1). Такие большие различия сохранились и в последующее время. У гаплоидного растения женские и мужские цветки были меньше в 1,5 раза, листовые пластинки — в 2 раза (рис. 2, 3), а общая длина всех плетей в конце сезона — меньше 2,3 раза. Устьица были меньше по длине на 40%, листовые пластинки по толщине — на 1/3.

Особенность репродуктивного развития гаплоида состояла в том, что в течение продолжительного времени все появившиеся на растении мужские бутоны желтели и отмирали. Нормально развитые мужские цветки появились только через месяц от начала образования первых бутонов. Исследование под микроскопом показало, что пыльцы в этих цветках очень мало, в поле зрения микроскопа наблюдались лишь единичные пыльцевые зерна. При этом от 1/3 до 1/2 всех зерен были стерильными. У диплоидного растения в этих же условиях в пыльниках отмечено обилие пыльцы, количество фертильных (окрашивающихся в ацетокармине) зерен составляло 98—99%. Средний размер пыльцевых зерен у гаплоида был меньше в сравнении с диплоидом на 1/3. С учетом всего изложенного становится понятным, почему попытки опыления женских цветков гаплоида своими мужскими цветками не дали результатов. Безуспешным оказалось также опыление этих цветков пыльцой мужских цветков диплоидных растений. Во всех случаях женские цветки гаплоида не образовали завязей.

В период ветвления гаплоидного растения была предпринята попытка удвоения числа хромосом на побегах воздействием паров аценафтена. С этой целью верхушки боковых побегов плотно прикрывали химическими стаканами и помещали под них небольшие порции порошкообразного аценафтена. Время выдерживания побегов в таких условиях от 3 до 8 суток. У некоторых побегов после обработки наблюдались видимые морфологические изменения: в верхушечной части их появились грубые и морщинистые листья, часто с более темной окраской. Однако по мере дальнейшего роста побеги приобретали обычный для гаплоидного растения вид.

Характерное и стойкое изменение морфологического типа обнаружено только у одного побега, находившегося под воздействием паров аценафтена в течение 8 суток. После некоторой задержки роста в верхушечной части этого побега появился новый прирост из темно-зеленых кожистых листочков и очень коротких междоузлий. Стебелек и листовые черешки у вновь появившегося побега оказались в 2 раза толще по сравнению с гаплоидными побегами. В пазухах его листьев образовались

мужские бутоны, более крупные в сравнении с одновозрастными бутонами соседних побегов. Развившиеся из крупных цветков гаплоидного растения. Лепестки у них в 2 раза шире, пыльники в 1,5 раза крупнее. В целом они были похожи на мелкие цветки обычных диплоидных растений. Пыльцы в этих цветках было много (хотя и меньше, чем у диплоидных растений), показатель выполненности пыльцы довольно высокий — 86%. Пыльцевые зерна в 2 раза крупнее по сравнению с пыльцой гаплоидных цветков и на 25% крупнее по сравнению с пыльцой цветков диплоидных растений. Устьица на нижнем эпидермисе листьев измененного побега, измеренные с помощью окуляр-микрометра, оказались крупнее устьиц диплоидных и гаплоидных листьев в 1,4—2,2 раза по длине, в 1,2—2,1 раза по ширине соответственно. Среднее количество устьиц в поле зрения микроскопа в 4,1—4,6 раза меньше по сравнению с гаплоидными и диплоидными листьями.

По аналогии с другими исследованиями изменчивости анатомо-морфологических признаков дыни под влиянием полиплоидизации [9] отмеченное изменение морфологических признаков у обработанного аценафеном гаплоидного побега позволяет предположить, что у него произошло удвоение числа хромосом. Наиболее важным следствием этого было образование доброкачественной пыльцы. Результат этот согласуется с данными, полученными при полиплоидизации гаплоидных растений кукурузы [4].

Сделать подсчеты хромосом у обработанного аценафеном гаплоидного побега дыни нам, к сожалению, не удалось.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск.

Поступила в редакцию  
25/IV 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Ф. Юдин, М. Н. Хватова. Генетика, 1965, № 4.
2. Б. Ф. Юдин, М. Н. Хватова. Генетика, 1966, № 3.
3. М. Н. Хватова. Получение и изучение матроклинных гаплоидов у кукурузы и гомозиготных линий из них. Автореф. канд. дисс. Томск, 1968.
4. М. Н. Хватова. В сб.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1967.
5. А. Г. Дворячкина. Гаплоидия у клешиины как метод создания гомозиготных форм в целях селекции. Автореф. канд. дисс. Краснодар, 1972.
6. L. Ford. Agronom. J., 1954, 46, 1.
7. С. С. Хохлов, Е. В. Гришина, М. И. Зайцева, В. С. Тырнов, Н. А. Малышева-Шикинская. Гаплоидия у покрытосеменных растений. Изд-во Саратовского ун-та, 1970.
8. S. S. Chase. The botanical review, 1969, 35, 2.
9. Л. С. Санкин. В сб.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск, 1967.

L. S. Sankin, A. V. Ryzhov  
HAPLOID FORM OF THE MELON

The paper gives the description of spontaneous haploid form of the melon, the results of its polyploidization are summarized.

Н. С. РОДЫНОК

## СЕРОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СИМБИОТИЧЕСКИХ БАКТЕРИЙ НЕБОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Изучали серологические свойства бактерий, выделенных из корневых клубеньков осоки (*Carex enervis* С. А. М.), вейника (*Calamagrostis macielenta* Litw.) и мятлика (*Poa tibetica* L.) в реакциях жгутиковой и соматической агглютинации. Установлено серологическое родство по высоким титрам агглютинации (1:1600—1:3200) у симбиотических бактерий различных растений. В антигенной структуре их обнаружены общие антигены с *Rhizobium*. На основании установленного родства делается вывод о существовании специализированной группы микроорганизмов, ответственных за образование клубеньков на корнях высших растений.

Серологические свойства микроорганизмов очень специфичны и стабильны. Эти факты лежат в основе применения серологического метода для выяснения родственных связей микроорганизмов.

В корневых клубеньках небобовых травянистых растений обнаружены микробные ассоциации, состоящие из 2—3 видов микроорганизмов. В результате изучения морфологических, культуральных и физиологических свойств этих микроорганизмов среди них идентифицированы бактерии, близкие к типичным клубеньковым бактериям [1—3]. Для некоторых штаммов этих бактерий получено подтверждение их родства к *Rhizobium* в серологических реакциях [2, 4].

Однако у большинства бактерий, выделенных из клубеньков небобовых травянистых растений (в дальнейшем изложении они условно названы симбиотическими бактериями), серологические свойства совершенно не изучены. Знание этих свойств позволит установить как родственные связи в группе симбиотических бактерий, так и степень родства различных представителей этой группы к типичным клубеньковым бактериям.

В задачу настоящего исследования входило изучение серологических свойств микроорганизмов, выделенных из корневых клубеньков злаковых и осоковых растений.

### МЕТОДИКА

Изучали серологические свойства бактерий, выделенных из клубеньков *Carex enervis* С. А. М. (шт. 1075, 1076, 1077, 1084, 1087, 1091), *Calamagrostis macielenta* Litw. (шт. 1067, 1068, 1083) и *Poa tibetica* L. (шт. 1078).

Об антигенном родстве исследуемых микроорганизмов друг с другом и с типичными клубеньковыми бактериями судили по реакциям жгутиковой и соматической агглютинации. Реакции проводили как с гомологичными и гетерологичными сыворотками симбиотических бактерий, так и с сыворотками 6 штаммов *Rhizobium* (*R. lotus* шт. 476, *R. leguminosarum* шт. 227a, *R. meliloti* шт. 444, *R. trifolii* шт. 327a, *R. phaseoli* шт. 676, *R. lupini* шт. 361a). Штаммы клубеньковых бактерий получены из Всесоюзного научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии.

Для приготовления сывороток иммунизации подвергались кролики весом 2,5—3 кг. Антигены для инъекций готовились из 2-суточных культур симбиотических бактерий, выращенных на матрасах со средой Фреда. Бактерии убивались парами формалина и из мунизировались по схеме, предложенной Керн [5]. Полученные сыворотки консервировались дважды перекристаллизованной борной кислотой.

Антигены для жгутиковой агглютинации готовили путем осторожного смыва физиологическим раствором 2-суточных культур бактерий на агаризованной среде Фреда. С целью получения антигенов для соматической агглютинации бактериальную суспензию прогревали на водяной бане при температуре 75—80° в течение 30 мин. В качестве антигена использовали надосадочную жидкость.

При проведении реакций агглютинации сыворотки разбавляли при помощи метода последовательных разведений. Результаты реакций учитывали через 2 ч после помещения

пробирок в термостат при 37° С, а также через сутки. Отмечали последнее разведение, при котором обнаруживалась реакция. Наличие у бактерий соответствующего антигена считалось доказанным, если положительная реакция наблюдалась при разведении сыворотки не менее, чем в 800 раз.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Путем перекрестной жгутиковой и соматической агглютинации выявлены антигены и серологические группы у исследуемых штаммов симбиотических бактерий. Результаты реакций гомологичных и гетерологичных сывороток со жгутиковыми антигенами в виде предельных разведений сывороток, агглютинирующих бактерии, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Н-антигены симбиотических бактерий небобовых растений

Штаммы	Антисыворотки										Антигены	Серологические группы
	1067	1068	1083	1078	1075	1076	1077	1084	1087	1091		
1067	1/3200			1/3200		1/1600			1/3200		a	I
1068		1/1600									b	II
1083			1/1600								c	III
1078	1/1600			1/3200							d, a	IV
1075					1/3200						e	V
1076	1/800					1/800					f, a	VI
1077					1/1600	1/1600	1/800	1/800		1/800	g, e, f	VII
1084						1/800		1/800			h, f, g	VIII
1087									1/1600		k, a	IX
1091						1/800				1/3200	l, f, g	X

Исследуемые штаммы имеют минимум 10 жгутиковых антигенов и их можно отнести к 10 серологическим группам.

Рассматривая серологические свойства симбиотических бактерий, выделенных из клубеньков одного вида растений, следует прежде всего отметить их антигенную гетерогенность. Так, в антигенной структуре симбиотических бактерий вейника не обнаружены общие антигены. В группу симбиотических бактерий осоки входят шт. 1075 и 1087, также не имеющие антигенов с другими представителями этой группы. Однако у остальных штаммов симбиотических бактерий осоки обнаружены общие антигены.

Перекрестная жгутиковая агглютинация между штаммами симбиотических бактерий, выделенных из клубеньков разных растений, показала, что некоторые штаммы этих бактерий имеют общие антигены. Антиген a был обнаружен у штаммов, населяющих клубеньки вейника, мятлика и осоки (шт. 1067, 1078, 1076, 1087). При этом пары шт. 1067 и 1078, 1067 и 1076 перекрестно агглютинировались соответствующими сыво-

Таблица 2

## О-антигены симбиотических бактерий небобовых растений

Штаммы	Антисыворотки										Антигены	Серологические группы	
	1067	1068	1083	1078	1075	1076	1077	1084	1087	1091			
1067	1/1600			1/800		1/1600						a	I
1068		1/3200										b	II
1083			1/3200					1/800	1/1600			c	III
1078	1/800			1/1600								d, a	IV
1075			1/800		1/1600							e, c	V
1076						1/800				1/800		f, a	VI
1077				1/1600			1/1600					g, d	VII
1084								1/800				h, c	VIII
1087				1/800					1/1600			k, c, d	IX
1091				1/800						1/1600		l, d, f	X

Таблица 3

Серологическое родство симбиотических бактерий небобовых растений и *Rhizobium*

Штаммы симбиотических бактерий	Антисыворотки											
	Н-агглютинация						О-агглютинация					
	<i>R. lotus</i>	<i>R. leguminosarum</i>	<i>R. meliloti</i>	<i>R. trifolii</i>	<i>R. phaseoli</i>	<i>R. lupini</i>	<i>R. lotus</i>	<i>R. leguminosarum</i>	<i>R. meliloti</i>	<i>R. trifolii</i>	<i>R. phaseoli</i>	<i>R. lupini</i>
1067							1/800	1/800				
1068							1/800	1/1600				
1083								1/1600	1/800			
1078										1/800		
1075								1/1600				
1076							1/800	1/800				
1077			1/3200						1/800			
1084	1/1600						1/800	1/800				
1087		1/1600										
1091		1/3200						1/800				

ротками. Антиген шт. 1067 реагировал с сывороткой шт. 1087, а обратной реакции не наблюдалось. Очевидно, антиген *a* в шт. 1087 расположен глубже и поэтому не реагирует с упомянутой сывороткой. Высказанное предположение подтверждается тем, что этот антиген не реагировал также с сывороткой шт. 1078, для которого показано наличие антигена *a* в перекрестной агглютинации со шт. 1067.

Проведение реакций соматической агглютинации (табл. 2) подтвердило серологическую неоднородность изучаемых симбиотических бактерий: наличие 10 серологических групп и минимум 10 соматических антигенов. Сократилось до 2 число штаммов, имеющих общие антигены в группе симбиотических бактерий осоки.

В то же время в реакциях соматической агглютинации почти у всех штаммов бактерий, выделенных из разных растений, обнаружены общие антигены. Из всех изучаемых микроорганизмов только шт. 1068 оказался в числе не имеющих общих антигенов с другими штаммами. Остальные бактерии в своей антигенной структуре имели различные общие антигены, что свидетельствует о серологическом родстве этих микроорганизмов.

Чтобы выяснить степень родства симбиотических бактерий небобовых растений к типичным клубеньковым бактериям, жгутиковые и соматические антигены их обрабатывались сыворотками различных штаммов *Rhizobium*. Результаты этих серологических реакций приведены в табл. 3. В реакциях жгутиковой агглютинации только 4 штамма симбиотических бактерий осоки обнаружили антигенное сходство с типичными клубеньковыми бактериями: шт. 1087 и 1091 имеют общие антигены с *R. leguminosarum*, а шт. 1077 и 1084 — с *R. lotus*. В реакциях соматической агглютинации между антигенами симбиотических бактерий и сыворотками *Rhizobium* так же, как в случае взаимодействия этих антигенов с гетерологичными сыворотками симбиотических бактерий, выявлено гораздо больше общих антигенов, чем в реакциях жгутиковой агглютинации. Соматические антигены всех исследуемых симбиотических бактерий реагировали с сывороткой того или иного вида *Rhizobium*. При этом половина штаммов обнаруживала родство только с каким-нибудь одним видом клубеньковых бактерий. Остальные штаммы имели общие антигены с двумя штаммами *Rhizobium*.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/XII 1973

## ЛИТЕРАТУРА

- И. Л. Клевенская, Т. Е. Дударева. В сб. Микроорганизмы и зеленое растение. Новосибирск, 1967, 52.
- И. Л. Клевенская. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1969, № 5, вып. 1, 17.
- И. С. Родынюк, И. Л. Клевенская. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., 1971, № 10, вып. 2, 43.
- И. Л. Клевенская. В сб. Новое в изучении биологической фиксации азота. М., 1971, 100.
- H. Kern. Archiv für Mikrobiologie, 1965, Bd. 52, H. 3.

I. S. Rodinyuk  
SEROLOGICAL PROPERTIES OF SYMBIOTIC BACTERIA  
OF THE NON-LEGUMES

Serological properties of bacteria have been studied isolated from the root-nodules of *Carex enervis*, *Calamagrostis macielenta*, *Poa tibetica* in reactions of H-agglutination and O-agglutination. Serological relationship of symbiotic bacteria of different plants have been determined by high agglutination titre (1:1600—1:3200). In their antigene structure the antigens have been determined similar to those of the *Rhizobium*. On the basis of the relationship obtained a conclusion has been drawn about the existence of the specialized group of the microorganisms, responsible for the nodule formation on roots of the higher plants.

УДК 595.733(591.9)

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СООТНОШЕНИЯ  
В ОДОНАТОФАУНЕ (*ODONATA, INSECTA*)  
ТРОПИЧЕСКОЙ АФРИКИ\*

Существующие схемы зоогеографического деления Эфиопской области не удовлетворяют одонатологов-зоогеографов. К таким неудовлетворительным моментам относятся выделение Сейшельской подобласти и Мадагаскарской области; расширение Восточной подобласти до берегов Атлантического океана, что мы находим и на общезоогеографических и на одонатологических картах, монолитность всей тропической Африки, выделяемой на положении одной Экваториальной подобласти, противопоставляемой лишь Капской на континенте.

Анализ одонатофауны Эфиопской фаунистической области указывает на возможность разделения исследуемой области на 4 подобласти: Гвинейскую, Восточную, Капскую и Мадагаскарскую.

Такое деление четко характеризуется фаунистическими комплексами, но границы их распространения недостаточно ясны и даны на прилагаемой карте в виде принципиальной схемы.

В одной из предыдущих зоогеографических работ [1] мы показали, что эфиопская и ориентальная (индийская) фауны близки по своему современному составу и по своим историческим корням. Позже мы отметили резкую разобщенность Эфиопской и Неотропической областей, выделив вторую на положении подцарства, т. е. противопоставив ее всем остальным фаунистическим областям, находящимся на территориях, образовавшихся в результате развала суперматерика Гондваны [2].

Е. Пинхей [3] разделил Эфиопскую область на 5 подобластей: Экваториальную, Капскую, Мадагаскарскую и Сейшельскую. Это деление, хотя и несколько исправило схему Д. Карпентера [4], но не соответствует принятому у зоогеографов делению, согласно которому Эфиопская область делится на Западную, Восточную, Капскую и Мадагаскарскую подобласти.

К сожалению, Е. Пинхей не привел фактических данных для обоснования своего деления области. Это и естественно, так как автор — первоклассный систематик и морфолог, но не зоогеограф. Очевидно, в ряде случаев он учитывал не столько распространение фауны, сколько общие ландшафтно-экологические и географические условия.

\* Эта работа является продолжением серии «Фрагменты к зоогеографии стрекоз Мира».

Пользуясь данными сводной работы Е. Пинхей [3], мы проанализировали фактический материал, рассмотрев его с точки зрения зоогеографа, в едином плане с предыдущими исследованиями, поскольку эта работа — лишь часть общего обзора по зоогеографии стрекоз Мира. Задача не легкая, так как Африка исследована очень неравномерно и часто чувствуется, что на той или другой территории вид не отсутствует, а просто еще не найден.

Наши исследования [1, 5] зоогеографического положения одонатофауны Южной Африки, Мадагаскара и Сейшельских островов подтвердили правоту взгляда Е. Пинхей на возможность выделения Капской и Мадагаскарской подобластей, но не позволили назвать Сейшельские острова подобластью — они должны быть включены в Мадагаскарскую подобласть. Выделение Капской и Мадагаскарской подобластей вполне соответствует и общим зоогеографическим подразделениям. Но громадная Экваториальная подобласть, занимающая основную часть Эфиопской области, вызывает сомнение как единое целое. Спорно и ее подразделение на провинции. Мы, конечно, далеки от желания отрицать это построение, но отсутствие солидной мотивировки в такой схеме позволяет нам пересмотреть все построение, что мы и делаем в настоящей работе. В ее основу положены данные из работы Е. Пинхей [3] с дополнениями из многих других работ, главным образом этого же автора, которые мы не цитируем, так как сведения из них вошли только в построение ареалов родов на рабочих картах.

В пределах Экваториальной Африки, т. е. на территории, заключенной примерно между 20° с. ш. и 15° ю. ш., мы находим 14 семейств: *Perilestidae*, *Lestidae*, *Megapodagriidae*, *Protoneuridae*, *Platycnemidae*, *Agrionidae*, *Calopterygidae*, *Chlorocyphidae*, *Amphipterygidae*, *Gomphidae*, *Aeschnidae*, *Corduliidae*, *Libellulidae*, *Macrodiplactidae*. Прежде всего бросается в глаза, что в этом перечне нет ни одного эндемичного для Африки семейства. Часть их с космополитическим или близким к нему распространением: *Lestidae*, *Agrionidae*, *Calopterygidae*, *Gomphidae*, *Aeschnidae*, *Corduliidae*, *Libellulidae*, *Macrodiplactidae*. Другие распространены менее широко, но выходят далеко за пределы Эфиопской области. Только два семейства заслуживают, с точки зрения зоогеографа, внимания — *Perilestidae* и *Amphipterygidae*. Оба они представлены монотипными родами; оба реликты с очень локальным распространением и только в пределах Меридионального царства; оба в Эфиопской области найдены только в Камеруне, т. е. в центре развития дождевых тропических лесов. Это заслуживает внимания, но объяснения пока не имеет. Можно лишь предположить, что они сохранились в центре развития эфиопской фауны, возникшей в конце мезозойского времени, т. е. еще до полного отделения Южной Америки от других стран Гондваны.

На юге материка, но уже за пределами Экваториальной подобласти, встречается еще одно реликтовое семейство — *Chlorolestidae* (= *Synlestidae*).

Таким образом, анализ фауны Экваториальной подобласти, проведенный на уровне семейств, почти не дает результатов — все семейства, кроме двух, распространены почти по всей территории. Но если *Perilestidae* и *Amphipterygidae* как-то характеризуют Западную Африку, то *Megapodagriidae*, *Protoneuridae*, *Platycnemidae*, *Calopterygidae*, *Chlorocyphidae* отрицательно характеризуют северо-восток области, хотя присутствие в Эфиопии и Судане, например, таких семейств, как *Platycnemidae* и *Calopterygidae*, настораживает. Возможно, мы имеем пробелы в исследованиях, тем более, что почти все приведенные семейства широко распространены и в Ориентальной области, к которой наиболее близко расположена северо-восточная часть Эфиопской области. Таким образом, придавать особое значение отсутствию этих семейств в северо-восточной части Экваториальной Африки пока нельзя.



Проведем аналогичный анализ одонатофауны на уровне родов. В Экваториальной подобласти Е. Пинхей зарегистрировано 94 рода. Из этого количества 32 рода распространены по всей исследуемой территории и из анализа в силу этого исключаются *Lestes* Leach (*Lestidae*); *Ceragrion* Selys, *Pseudagrion* Selys, *Enallagma* Charp., *Ischnura* Charp., *Agrionemis* Selys (*Agrionidae*); *Phaon* Selys (*Calopterygidae*); *Paragomphus* Cowl., *Onychogomphus* Selys (*Gomphidae*); *Anaciaeschna* Selys, *Hemianax* Selys, *Anax* Leach (*Aeschnidae*); *Macromia* Ramb. (*Corduliidae*); *Tetrathemis* Brauer, *Orthetrum* Newm., *Nesciothemis* Longf., *Palpopleura* Ramb., *Acisoma* Ramb., *Diplacodes* Kirby, *Crocothemis* Brauer, *Bradinopyga* Kirby, *Brachithemis* Brauer, *Sympetrum* Newm., *Philonomus* Fors., *Trithemis* Brauer, *Zygonyx* Hag. — Selys, *Olpogastra* Karsch, *Rhyothemis* Hag., *Tholymis* Hag., *Pantala* Hag., *Trapezostigma* Hag. (*Libellulidae*); *Urothemis* Brauer (*Macrodiplactidae*).

Из числа подлежащих анализу родов выделим прежде всего группу моно- и дитипных, которых насчитываем 35. Из них 23 рода с более или менее локальным распространением, представляют для зоогеографа особый интерес. Они могут быть подразделены на следующие две географические группы: 1. Роды, сосредоточенные в области Гвинейского залива, т. е. в бассейнах рек Нигер и Конго и вдоль побережья залива, на восток они доходят до оз. Виктория. К этой группе мы относим 19 родов: *Nubiolestes* Fras. (*Perilestidae*); *Neurolestes* Selys (*Megapodagriidae*); *Isomecnemis* Cowl., *Prodiasineura* Cowl. (*Protoneuridae*); *Paulianagrion* Fras., *Stenocnemis* Karsch (*Platycnemidae*); *Argiagrion* Selys, *Mortonagrion* Fras. (*Agrionidae*); *Pentaphlobia* Foer. (*Amphipterygidae*); *Africogomphus* Fras., *Tragomphus* Sjost. (*Gomphidae*); *Neophya* Selys, *Idomacromia* Karsch (*Corduliidae*); *Eothemis* Ris, *Sleuthemis* Fras., *Oxythemis* Ris, *Congothemis* Fras., *Anectothemis* Fras., *Cyanothemis* Ris, (*Libellulidae*). 2. Роды, сосредоточенные в Восточной Африке, их только 4: *Coryphagrion* Mart. (*Megapodagriidae*); *Erythromma* Charp. (*Agrionidae*); *Nepogomphus* Fras. (*Gomphidae*); *Lokithemis* Pinhey (*Libellulidae*).

Теперь остановимся на моно- и дитипных родах, которые распространены довольно широко, их 9. Географически они распределяются в три группы. 1. Восточная, имеющая всего один род — *Atoconeura* (*Libellulidae*). 2. Западная, или гвинейская, объединяющая три рода: *Porrax* Karsch, *Parazyxomma* Pinhey, *Zyxomma* Ramb. (*Libellulidae*). Но следует учесть, что *Zyxomma* Ramb. кроме Западной Африки встречается и на Сейшельских островах, попав сюда, очевидно, из Азии; здесь он представлен особым видом. 3. Самая большая группа, объединяющая 5 родов: *Lestinogomphus* Mart. (*Gomphidae*); *Noliothemis* Ris, *Porracithemis* Fras., *Eleuthemis* Ris (*Libellulidae*); *Aethriamanta* Kirby (*Macrodiplactidae*), которые занимают почти всю исследуемую территорию, исключая северо-восток, т. е. отсутствуют в Судане, Эфиопии и частично в Сомали, но обычно встречаются в Кении.

Рассмотрим распространение политипных родов, которые занимают не всю исследуемую территорию, а только какую-то ее часть, обычно довольно значительную. Таких родов 27. Тут можно выделить четыре географических группы. 1. Западная, или гвинейская, группа, включающая 5 родов: *Sapho* Selys, 8\* (*Calopterygidae*); *Phyllogomphus* Selys, 9 (*Gomphidae*); *Allorhizucha* Karsch, 3, *Micromacromia* Karsch, 3, *Lokia* Ris, 6 (*Libellulidae*). Все эти роды сосредоточены по Гвинейскому побережью и в бассейне р. Конго, доходя на восток обычно не далее оз. Виктория. Изолированное нахождение *Lokia* Ris на Мадагаскаре непонятно. 2. Восточная группа, насчитывающая также 5 родов. В некоторых случаях отдельные роды проникают на запад вплоть до побережья Гвинейского залива, а большая часть заходит в бассейн р. Конго. Два рода

\* Цифры обозначают количество видов.

имеют странные ареалы — Мадагаскар и локально в центральной части страны. К этой группе принадлежат *Notogomphus* Selys, 20, *Crenigomphus* Selys, 6 (*Comphidae*); *Aeschna* Fabr., 6 (*Aeschnidae*); *Hemicordulia* Selys, 3 (*Corduliidae*); *Neudythemis* Karsch, 5 (*Libellulidae*). 3. Промежуточная группа, куда включаются экваториальные роды, встречающиеся и в восточной, и в западной частях страны, обычно населяющие и северо-запад, но, как правило, отсутствующие на северо-востоке, т. е. в Судане, Эфиопии и Сомали, или только немного заходящие в эти страны. К этой группе принадлежит 11 родов: *Chlorocnemis* Selys, 11, *Ellatoneura* Cowl., 11 (*Protoneuridae*); *Umma* Kirby, 10 (*Calopterygidae*); *Chlorocypha* Fras., 26 (*Chlorocyphidae*); *Ictinogomphus* Cowl., 4, *Diaslotoma* Burm., 2, *Gomphidia* Selys, 5, *Microgomphus* Selys, 3 (*Comphidae*); *Heliaeschna* Selys, 7 (*Aeschnidae*); *Hadrothemis* Karsch, 7, *Aethiothemis* Ris, 8 (*Libellulidae*). Некоторые роды явно западного происхождения — *Chlorocypha* Fras. и *Hadrothemis* Karsch, а некоторые восточного — *Aethiothemis* Ris, но расширившие свои ареалы, заселив большую часть Экваториальной Африки. 4. К этой группе относятся роды с неопределенными ареалами по сравнению с предыдущими, которые могут быть вытянуты либо в широтном, либо в долготном направлении, но с явным центром их развития в приэкваториальной части страны. В эту группу мы включаем 5 родов: *Metacnemis* Selys, 3, *Platycnemis* Charp., 18 (*Platycnemidae*); *Aciagrion* Selys, 7 (*Agrionidae*); *Platycypha* Fras., 6 (*Chlorocyphidae*); *Neurogomphus* Karsch, 7 (*Gomphidae*).

Конечно, среди родов, которые мы исключили из анализа из-за их широкого распространения, имеются и западные, но широко распространенные на восток, и восточные, далеко ушедшие на запад. Выяснение этого вопроса потребовало бы анализа фауны на уровне видов, что сделать в журнальной статье невозможно.

Перейдем к выводам. Все приведенные выше данные в совокупности с теми, которые получены в предыдущих наших работах [1, 2, 5], позволяют считать, что Эфиопская область четко делится на 4 подобласти.

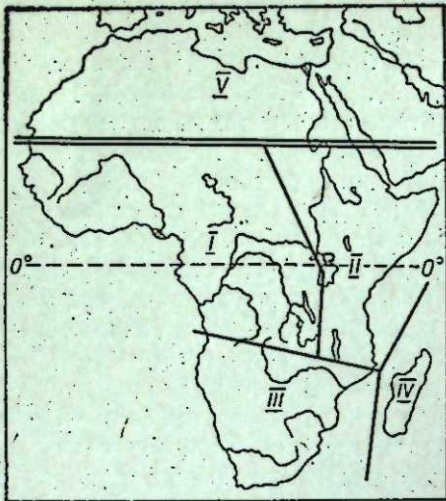
1. Гвинейская, занимающая бассейны рек Сенегал, Нигер и Конго и простирающаяся на восток до оз. Виктория. Эта подобласть характеризуется очень богатой фауной с двумя эндемичными для области семействами и 25 (или несколько больше) эндемичными родами. По количеству видов эта подобласть занимает первое место среди других подобластей.

2. Восточная, занимающая территорию к востоку от предыдущей и простирающаяся на север до пределов области, а на юг до оз. Ньяса. Эта подобласть не имеет резких специфических черт, фауна ее значительно беднее, чем в предыдущей подобласти. Тут нет ни одного эндемичного семейства и всего 5 эндемичных родов.

3. Капская, занимающая юг материка и простирающаяся на север примерно до оз. Ньяса и средней части Анголы. Эта подобласть характеризуется эндемичным в пределах области семейством *Chlorolestidae* (= *Synlestidae*), несколькими эндемичными родами и резко обедненной фауной, что связано, очевидно, не столько с южным положением страны, сколько с засушливостью территории, т. е. более всего зависит от современных экологических условий. Но следует помнить и то, что тут имеется своя эндемичная фауна — от семейств до видов.

4. Мадагаскарская, включающая и прилегающие острова — Амиратские, Сейшельские, Маскаренские, Коморские и др. Эта подобласть характеризуется удивительно большим числом эндемичных видов — их 71%. Родовой эндемизм также достаточно высок — 21%. Но эндемичных семейств нет.

Такова принципиальная схема зоогеографического деления Эфиопской области на основании распространения стрекоз и общая характеристика подобластей. Мы не приводим перечня родов для той или другой



Принципиальная схема деления Эфиопской области Меридионального фаунистического царства на подобласти на основании распространения стрекоз: I — Гвинейская, II — Восточная, III — Капская, IV — Мадагаскарская, V — Субголарктическая область Бореального царства.

зоогеографических, построенных на данных распространения стенобионтных позвоночных животных, и от схем одонатологов [3, 4], устраняя ряд несоответствий, которые усматриваются зоогеографом-одонатологом на той или другой схеме: Сейшельская подобласть [3], Мадагаскарская область [4], распространение Восточной подобласти на севере и на юге до берегов Атлантического океана, что мы находим у зоогеографов-позвоночников.

Необходимо было обратить внимание не только на фаунистический состав на той или другой территории, но и на эврибионтность стрекоз на землях, богатых водоемами, и на их стенобионтность на площадях с малым количеством водоемов. В результате такого подхода, например, часть Западной Сахары вошла в состав очень влажной Гвинейской подобласти, как пустая ее окраина, не имеющая не только специфической фауны, но почти лишенная стрекоз из-за отсутствия водоемов. Это аналогично включению, например, Исландии в Голарктику, хотя на этом острове стрекоз нет.

Зоогеографическое деление Эфиопской области на основании распространения стрекоз стоит значительно ближе к общим зоогеографическим схемам, чем, например, в Бореальном царстве. Это и понятно, изучаемая территория в Кайнозой не подвергалась таким глубоким перестройкам в ландшафтно-экологическом отношении, какие происходили на территориях бывшего суперконтинента Лавразии.

Для видов, склонных к расселению, тут, очевидно, не было непроходимых экологических барьеров, а для видов, склонных к оседлости, не было причин, вынуждающих к миграциям. Этим и объясняется то, что наряду с обилием широко распространенных родов мы сталкиваемся и со множеством узколокальных или наряду с крайне политипными родами имеем множество монотипных с почти «точечными» ареалами.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
25/VIII 1972

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Ф. Белишев. *Annal. Zool. (Warszawa)*, 1969, XXVII, № 1.
2. Б. Ф. Белишев. *Зоол. ж.*, 1973, 52, вып. 7.
3. E. Pinhey. *A Descriptive Catalogue of the Odonata of the African Continent: Part I—II*. Lisboa, 1962.
4. G. H. Carpenter. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. (Dublin)*, 1898, n. s., VIII.
5. Б. Ф. Белишев. *Annal. Zool. (Warszawa)*, 1971, XXVIII, № 14.

B. F. Belyshev

### ZOOGEOGRAPHICAL CORRELATIONS IN ODONATOFAUNA (ODONATA, INSECTA) OF EQUATORIAL AFRICA

Present schemes of zoogeographical division of Ethiopia region can't satisfy odonatologist-zoogeographer. It is because of the next factors: isolation of Seishelskaya subregion and Madagascar region; broadening of East Equatorial subregion up to the coast of Atlantic Ocean. All this we find also in general zoogeographical maps of odonatologists; solidity of all tropical Africa; isolated as one Equatorial subregion which is opposed only to Capscay one.

In present and previous our works an analysis of odonatofauna of Ethiopskaya faunistic region has been carried out (1, 2, 5). It indicates on the possibility of deviding of investigated region into 4 subregions: Guineiskaya, Eastern, Capskaya and Madagascarskaya.

If such a deviation is clear characterized by faunistic complexes, the borders of their spreading are unsufficiently distinct yet and they are showed as principal schemes on subjoined map.

B. E. СЕРГЕЕВ

### ПОВЕДЕНИЕ ЗЕМЛЕРОЕК ПРИ ПОДЪЕМЕ ПАВОДКОВЫХ ВОД

Проведены наблюдения за поведением землероек при искусственно создаваемом половодье. Описывается восприятие землеройками окружающей среды. Приводится характеристика их внутривидовых и межвидовых отношений. Обсуждаются вопросы, связанные с возможностью переживания землеройками весенне-летних половодий.

В поймах крупных рек большое влияние на условия существования и численность обитателей оказывает гидрологический режим. Переживание животными периодически повторяющихся весенне-летних разливов во многом зависит от особенностей и направления приспособительных эколого-физиологических реакций, закрепленных в процессе эволюции. На это указывают исследователи, характеризующие отдельные стороны поведения различных животных, в основном грызунов, в период половодья [1—5].

Наблюдения за землеройками, ведущими открытый образ жизни, в естественных условиях при подъеме паводковых вод провести трудно. Выяснить характер восприятия землеройками окружающей среды, а также особенности их поведения при избыточном увлажнении представлялось возможным экспериментальным путем, искусственно создавая картину половодья.

Наблюдения проводились летом 1971 г. в пойме р. Оби на территории Томской области. В естественном пойменном водоеме, на расстоянии до берега 25 м устанавливался плавучий остров размером 80×100 см, который с помощью системы блоков и тросов можно было затоплять. На острове создавалась обстановка, близкая к естественной: слой почвы и дернины с травянистой растительностью, древесные ветви и корни, ветошь. Центральная, наиболее высокая точка острова возвышалась над поверхностью воды примерно на 30 см. Корм (мясо полевок, лягушки, рыба, черви) давался землеройкам в избытке.

Заглубление острова осуществлялось постепенно, обычно в 3—4 этапа. Промежутки между этапами составляли от 10 до 30 мин. Наблюдения за поведением помещенных на остров землероек велись с применением зрительной трубы 30- и 60-кратного увеличения. В каждом опыте на остров помещали не более трех зверьков, обычно разных видов. Общее количество используемых в опытах землероек составило 26 экз., в том числе по видам: *Neomys foliens* Papp.—9; *Sorex araneus* L.—12; *S. caecutiens* Laxm.—3; *S. minutus* L. и *S. daphaehodon* Thom.— по одному<sup>1</sup>. Всего проведено 10 опытов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИИ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение первых 7—10 мин землеройкам, выпущенным на остров, свойственна повышенная активность: они знакомятся с территорией, ищут места для убежищ. Быстрые перемещения чередуются с кратковременными остановками. Замирая на несколько секунд, землеройки прислушиваются, поднимая голову и энергично двигая хоботком, или осматриваются, вставая на задние лапы. С осмотром местности связаны посещения наиболее высоких точек острова и стремление подняться вверх по ветвям и корням растений. Землеройки часто подходят к воде, иногда пытаются плыть, но, как правило, возвращаются обратно. Лишь в одном случае обыкновенная бурозубка покинула остров.

Последующий период характеризуется снижением активности. Особенно заметен спад активности у обыкновенных бурозубок, которые почти не выходят из своих убежищ. Значительно активнее малая и средняя бурозубки. Для куторы в этот период характерны интенсивная роющая деятельность, чередующаяся с периодами покоя, запасание корма.

Резко враждебных отношений между землеройками в период, предшествующий затоплению острова, не отмечено. Лишь в единичных случаях наблюдаются кратковременные стычки при встречах куторы и обыкновенной бурозубки. Это согласуется с данными П. Кроуcroftа [6] и И. Эйзенберга [7] о том, что в незнакомой местности землеройки мирно расходятся. По мнению Эйзенберга, такое поведение носит приспособительный характер.

Попыток покинуть остров не отмечено.

Наблюдения за помещенными на остров землеройками велись до наступления полной темноты. Максимальное время наблюдения составило 5,5 ч.

Первый этап затопления. Остров заглублен на 10—15 см. Сквозь деревянную основу проникает вода, заливающая пустоты в нижнем слое почвы или дернины. Активность бурозубок (*p. Sorex*), независимо от их вида, не меняется. Несколько активнее кутора, по-видимому, в связи с заливанием водой ее нор и подземных ходов. Попыток покинуть остров не наблюдалось.

Второй этап затопления. Последующее заглубление на 8—10 см, под водой лишь края острова. В этот период отмечена резко повышенная активность куторы. Ей свойственны те же особенности поведения, которые наблюдались при освоении территории, с той лишь

<sup>1</sup> Видовая принадлежность землероек установлена автором и проверена канд. биол. наук Б. С. Юдиным.

разницей, что скорость перемещений по острову становится заметно выше, а кратковременные остановки для ориентации следуют чаще.

Бурозубки в это время проводят основное время в траве. В поле зрения наблюдателя они появляются, совершая короткие и быстрые перемещения. Повышение активности бурозубок, очевидно, связано с поисками сухих участков, так как верхний слой почвы и подстилка в наиболее низких частях острова пропитаны водой.

В результате повышения активности землероек между ними значительно чаще регистрируются кратковременные стычки. Эти столкновения ни разу не сопровождались преследованием более слабых особей или изгнанием их с острова. Попыток покинуть остров у землероек не отмечено.

Третий этап затопления. Над водой лишь небольшой участок почвы размером 20×20 см. Остальная часть острова залита, и над поверхностью воды возвышаются только верхние части стеблей травянистых растений.

При погружении острова часть бурозубок уплывает. Покидают остров обыкновенная (4 экз.) и крупнозубая (1 экз.) бурозубки (в 4 опытах из 10).

Остальные подопытные животные собираются на сухом участке, проявляя друг к другу агрессивность. Зверьки пытаются подняться вверх по ветвям и корням растений, причем первых сталкивают поднимающиеся следом (даже обыкновенная бурозубка кутору). Землеройки пытаются плыть, но часто возвращаются обратно. В этих случаях им преграждают дорогу оставшиеся на острове зверьки, и пересев обычно остается на стороне последних. Повторных попыток вернуться на остров не отмечено.

Наибольшая агрессивность зарегистрирована между куторой и обыкновенной бурозубкой, причем кутора как более сильный зверек нередко изгоняет обыкновенную бурозубку с острова. Взаимоотношения этих видов с малой и средней бурозубками менее враждебны. Кроуcroft [6] считает, что это связано с более развитыми рецепторами и большей подвижностью последних, в результате чего они легко уклоняются от встреч с более крупными видами. Во всех опытах малая и средняя бурозубки ни разу не были изгнаны с острова, что соответствует взгляду Кроуcroftа [6].

Внутривидовые отношения установлены лишь для обыкновенной бурозубки. На данном этапе эксперимента у них наблюдаются резко враждебные отношения друг к другу, по-видимому, более слабые особи покидают остров в первую очередь. При наблюдении за особями одного вида (*S. araneus*), которые были помечены яркими красками, удалось установить, что перемещающиеся с затопленного участка в более высокие точки острова зверьки изгонялись с него другими особями этого вида, ранее построившими здесь свои убежища. Эти данные согласуются с имеющимися в литературе сведениями о том, что исход стычек между особями одного вида зависит от того, происходит она на территории «хозяйина» или нет [6, 8, 9].

Четвертый этап затопления. Над водой остались лишь верхушки стеблей травянистых растений, на плаву ветви и корни. Остров покидают обыкновенная бурозубка и кутора. Более мелкие виды землероек (*S. minutus*, *S. caecutiens*) оставляют остров в последнюю очередь, пытаются уцепиться за траву и ветви. Аналогичное поведение отмечено и для куторы (в 2 случаях из 10). При быстром уходе воды регистрировалось возвращение на остров куторы и средней бурозубки.

Таким образом, землеройки по-разному воспринимают изменения в окружающей среде, что обуславливается неодинаковой адаптацией их к существованию в своеобразных условиях поймы. Наиболее остро реагирует на приближающуюся опасность кутора, являющаяся, по определе-

нию И. С. Турова [4] и И. П. Лаптева [10], «эндемиком поймы». Первоначальная реакция на изменения окружающей среды у бурозубок (*p. Sorex*), эволюция которых не связана с поймой, наступает значительно позже. В естественных условиях они, очевидно, воспринимают приближающуюся опасность при непосредственном контакте с водой, заливающей их временные или постоянные убежища.

По мере подъема паводковых вод землеройки переселяются в более высокие, по абсолютным отметкам, и сухие участки (вершины грив и прирусловых валов). В этих местах численность землероек резко возрастает. Встречи между зверьками становятся более частыми, а отношения между особями агрессивными. Возникают конкурентные отношения из-за территории и пищи. При последующем подъеме воды возможность выживания землероек в период половодья определяется их способностью ориентироваться на воде и умению плавать.

Наименее адаптированы к воде малая и средняя бурозубки, которые особенно сильно привязаны к сухим местам и покидают их лишь в крайнем случае. Если учесть также значительно меньшую, по сравнению с другими видами, среднюю продолжительность плавания малой и средней бурозубок [11], то становится очевидным, что возможность успешного переживания ими весенне-летних разливов маловероятна. На это указывают, в частности, более резкие колебания численности этих видов в пойме р. Оби по сравнению с коренными берегами [12, 13].

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/III 1974.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Т. К. Адольф. Уч. зап. Моск. городск. пед. ин-та им. Потемкина, 1951, 18, вып. 1.
2. И. И. Барабаш-Никифоров. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1946, 51, вып. 6.
3. Л. П. Бородин. Зоол. ж., 1951, 30, вып. 6.
4. И. С. Туров. Науч. докл. высшей школы, 1958, № 2.
5. Н. П. Наумов. Экология животных. М., «Высшая школа», 1963.
6. P. Crowcroft. Behaviour, 1955, 8, 1.
7. J. F. Eisenberg. The American Midland Naturalist, 1964, 72, 2.
8. Б. С. Юдин. В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск. Изд. Томск. ун-та, 1962.
9. D. S. Vinn. J. Zool., 1964, 148, 4.
10. И. П. Лаптев. В кн.: Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Тр. Томск. ун-та, 1963, 152.
11. С. С. Фолитарек, Н. Н. Апенкина. В кн.: Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, изд. Сиб. отд. АН СССР, 1959.
12. Б. С. Юдин. Тр. Биол. ин-та СО АН СССР, 1962, вып. 8.
13. А. С. Николаев. В кн.: Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, «Наука», 1972.

V. E. Sergeev

#### BEHAVIOUR OF SHREWS AT THE TIME OF FLOOD WATER

Observations of behaviour of shrews in the period of artificially created flood were made. Water shrews react upon the change of surroundings best of all species. Reaction of shrews on approaching danger are found rather later, by the water contact. With the water rising the shrews place into the more high and dry areals. As a result of competition among the individuals the aggressiveness is sharply expressed because of the territory and food. With the fither water rising the dry areals are left at first by the common and water shrews, then — by the middle and pigmy ones. The possibility of shrews to survive the flood depends on the ability of various species to orient themselves on the water and their knack of swimming.

Е. Я. ТКАЧЕНКО, В. В. ХАСКИН, М. А. ЯКИМЕНКО

#### ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВО ТЕРМОРЕГУЛЯТОРНОГО ЗНАЧЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЯ Р/О В СКЕЛЕТНЫХ МЫШЦАХ

Увеличение теплового эффекта мышечного сокращения при адаптации животных к холоду происходит преимущественно за счет второй фазы теплопродукции элементарного сократительного акта — теплоты восстановления. Соотношение между теплотами восстановления и сокращения в мышечном волокне находится в обратной зависимости от коэффициента фосфорилирования Р/О. Сопоставление этих данных приводит к дополнительному доказательству терморегуляторной роли изменений Р/О в работающей мышце.

В ряде работ В. П. Скулачева и его сотрудников [1—3] показано, что действие холода на организм гомойотермных животных сопровождается уменьшением сопряженности окисления с фосфорилированием (т. е. уменьшением коэффициента Р/О) в митохондриях скелетных мышц. Регуляторная изменчивость Р/О расценивается в этих работах как один из важных механизмов химической терморегуляции. Реальность регулирования Р/О в организме и его физиологический смысл до сих пор вызывают сомнения у некоторых физиологов. Но чем бы ни были вызваны эти сомнения, следует признать, что до настоящего времени не существует прямых экспериментальных данных о терморегуляторных изменениях Р/О в физиологических условиях *in vivo*, а реальные физиологические значения Р/О в тех или иных органах и тканях не известны. Вместе с тем проведенные за последнее время исследования влияния адаптации к холоду на энергетику скелетных мышц *in situ* [4—7] позволяют, как нам кажется, с физиологических позиций существенно дополнить аргументы в пользу терморегуляторной роли изменений Р/О.

В этих работах показано, что тепловой эффект мышечного сокращения у адаптированных к холоду животных больше, чем у неадаптированных:

$$\frac{\Delta Q'}{\Delta N'} > \frac{\Delta Q}{\Delta N}, \quad (1)$$

где  $\Delta Q$  — прирост теплопродукции мышцы при сокращении или стимулированном увеличении сократительной активности;  $\Delta N$  — прирост числа сокращающихся мышечных волокон; величины, относящиеся к адаптированному животному, здесь и далее помечены штрихом. При адаптации белых крыс  $\Delta Q/\Delta N$  возрастает на 70—150%. Это происходит преимущественно за счет уменьшения  $\Delta N$ . Теплопродукцию мышцы можно представить как  $Q = Nq$ , где  $q$  — теплопродукция одного сокращающегося волокна. Если принять, что  $q$  не зависит от  $N$  и  $\Delta Q = \Delta Nq$ , то неравенство (1) переписывается в виде

$$q' > q, \quad (2)$$

т. е. при сокращении одного волокна у адаптированного животного выделяется больше теплоты, чем у неадаптированного.

Согласно классическим представлениям [8, 9], теплопродукция полного цикла деятельности мышечного волокна представляет собой сумму теплоты собственно сокращения  $q_c$ , обусловленной расщеплением АТФ в миофибрилярном аппарате, и теплоты восстановления  $q_r$ , обусловленной рассеянием энергии при процессах окисления и фосфорилирова-

ния в митохондриях:  $q = q_c + q_r$ . Используя это выражение в неравенстве (2), получим

$$q'_c + q'_r > q_c + q_r \quad (3)$$

Одинаков ли вклад обоих слагаемых в адаптационное изменение мышечного термогенеза?

Судя по данным, полученным на изолированных мышцах лягушки,  $q_c$  находится в прямой зависимости от нагрузки на мышцу, максимально при изометрическом тетанусе и минимально при безнагрузочном изотоническом укорочении [8, 9]. Если это справедливо для мышц теплокровных животных, то холодовая адаптация может приводить к некоторому увеличению  $q_c$ , так как при адаптации возрастает изометрический компонент сократительной деятельности мышц, в том числе за счет функциональной гипертрофии медленных волокон [4, 10, 11]. Вместе с тем, при адаптации не изменяются активность и энергия активации саркоплазматических и миофибриллярных АТФ-аз мышечного волокна [11]. Поэтому вряд ли адаптивное увеличение теплопродукции сокращения может быть значительным. Следует учесть, что теплопродукция восстановления возрастает при адаптации весьма существенно. Это подтверждается многочисленными данными об увеличении интенсивности клеточного дыхания и активности окислительных ферментов в скелетных мышцах при хроническом действии холода [11, 12, 13]. Следовательно,

$$\frac{q'_r}{q'_c} > \frac{q_r}{q_c} \quad (4)$$

Преобладание теплопродукции восстановления в мышечном термогенезе у адаптированных к холоду животных продемонстрировано нами при исследовании влияния норадреналина на тепловой эффект сокращения *in situ* [14] и при определении действия АТФ на теплопродукцию мышечных волокон *in vitro* [15].

Нетрудно показать, что отношение  $q_r/q_c$  зависит от коэффициента фосфорилирования P/O. При стационарном режиме сократительной деятельности мышцы, не выполняющей внешней механической работы, например при холодовой дрожи или терморегуляционном тонусе, общая теплопродукция равна общей энтальпии окисления  $\Delta \bar{H}_0$ , а ее часть — теплопродукция собственно сокращения — общей энтальпии расщепления АТФ  $\Delta \bar{H}_p$ . Отсюда

$$\frac{q_c}{q} = \frac{\Delta \bar{H}_p}{\Delta \bar{H}_0} = \frac{p \Delta H_{\text{АТФ}}}{n K_0} \quad (5)$$

где  $p$  — число молей расщепленной АТФ (или грамм-атомов отщепленного фосфора);  $\Delta H_{\text{АТФ}}$  — энтальпия гидролиза одного моля АТФ в физиологических условиях ( $\sim 10,5$  ккал/моль [8]);  $n$  — число молей восстановленного кислорода;  $K_0$  — молярный калорический эквивалент кислорода ( $\sim 105$  ккал/моль [16]). Отношение  $p/n$  для стационарного процесса, когда сохраняется динамическое равновесие в адениловой системе, равноценно коэффициенту фосфорилирования. Используя общепринятое его обозначение и учитывая, что  $n$  молей  $O_2$  равно  $2n$  грамм-атомов  $O$ ,  $p/n$  можно выразить как  $2(P/O)$ . Подставляя это выражение и указанные численные значения  $\Delta H_{\text{АТФ}}$  и  $K_0$  в уравнение (5), получаем

$$\frac{q_c}{q} \approx 0,2 (P/O) \quad (6)$$

Поскольку  $q_r/q_c = q/q_c - 1$ ,

$$\frac{q_r}{q_c} \approx \frac{5}{(P/O)} - 1 \quad (7)$$

т. е. соотношение между теплопродукциями восстановления и сокращения в активной мышце, не выполняющей внешней работы, зависит практически только от P/O. По величине  $q_r/q_c$  при наиболее вероятных физиологических значениях P/O (2,0—2,5) равенство (7) согласуется с полученными ранее экспериментальными данными [9, 17]. Подставляя это значение в неравенство (4), завершаем доказательство:

$$(P/O)' < (P/O) \quad (8)$$

т. е. степень сопряженности окисления с фосфорилированием в активной мышце у адаптированного животного ниже, чем у неадаптированного. Таким образом, повышение теплового эффекта мышечного сокращения при адаптации к холоду, обнаруженное в физиологическом эксперименте, служит одним из подтверждений терморегуляторной роли снижения P/O.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/X 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. П. Скулачев. Соотношение окисления и фосфорилирования в дыхательной цепи. М., Изд-во АН СССР, 1962.
2. В. П. Скулачев. Аккумуляция энергии в клетке. М., «Наука», 1969.
3. В. П. Скулачев, С. П. Маслов. Биохимия, 1960, 25, вып. 6.
4. К. П. Иванов. Биознергетика и температурный гомеостазис. Л., «Наука», 1972.
5. К. П. Иванов, Е. Я. Ткаченко, М. А. Якименко. Физиол. ж. СССР, 1970, 56, № 10.
6. Е. Я. Ткаченко. Физиол. ж. СССР, 1968, 54, № 12.
7. Е. Я. Ткаченко, К. П. Иванов. Физиол. ж. СССР, 1971, 57, № 1.
8. Д. ж. Бендолл. Мышцы, молекулы и движение. М., «Мир», 1970.
9. W. F. H. M. Mott aerts. *Physiol. Rev.*, 1969, 49, No 3.
10. К. П. Иванов. Мышечная система и химическая терморегуляция. Л., «Наука», 1965.
11. В. В. Хаскин, И. Н. Синдаровская. Физиол. ж. СССР, 1972, 58, № 1.
12. R. E. Smith, D. J. Hoijer. *Physiol. Rev.*, 1962, 42, No 1.
13. Л. А. Исаакян. Метаболическая структура температурных адаптаций. Л., «Наука», 1972.
14. М. А. Якименко, Е. Я. Ткаченко, К. П. Иванов, А. Д. Слоим. Докл. АН СССР, 1971, 200, № 6.
15. В. В. Хаскин, И. Н. Синдаровская. Докл. АН СССР, 1971, 198, № 3.
16. H. D. Brown (ed.) *Biochemical microcalorimetry*. Acad. press, N. Y.—London, 1969.
17. D. K. Hill. *J. Physiol. (London)*, 1940, 98, No 3.

E. Ya. Tkachenko, V. V. Khaskin, M. A. Yakimenko

#### ADDITIONAL EVIDENCE OF THERMOREGULATORY SIGNIFICANCE OF P/O CHANGES IN SKELETAL MUSCLES

An increase in the heat effect of muscular contraction during cold adaptation of animals is mainly due to the second phase of the elementary contraction act heat production, the recovery heat. The ratio between contraction and recovery heats in a muscle fiber inversely depends on the phosphorylation coefficient, P/O. The comparison of these data leads to an additional evidence of the thermoregulatory role of P/O changes in a working muscle.

Т. Г. ПАНКОВА, Т. М. ИГОНИНА, Р. И. САЛГАНИК

## О ВЕРОЯТНОЙ РОЛИ ЦИКЛИЧЕСКОГО АДЕНОЗИН-3', 5'-МОНОФОСФАТА В ДЕЙСТВИИ ЭСТРАДИОЛА НА МАТКУ ОВАРИЭКТОМИРОВАННЫХ КРЫС

Исследовалась способность вводимого извне циклического аденозин-3', 5'-монофосфата (цАМФ) индуцировать синтез РНК и активность гексокиназы и пируваткиназы в матке овариэктомированных крыс. Через 6 ч после введения у цАМФ активность гексокиназы и пируваткиназы в матке крыс увеличивалась на 23 и 55% соответственно. Через 20 ч увеличение составляло 36 и 77% соответственно. Стимулирующий эффект цАМФ на активность ферментов подавлялся актиномицином Д. Увеличение синтеза РНК, отмеченное через 3 ч после введения цАМФ овариэктомированным крысам, также тормозилось введенным актиномицином Д.

Известно, что циклический аденозин-3', 5'-монофосфат (цАМФ) служит медиатором в действии ряда пептидных гормонов и биогенных аминов [1]. Розенфельд и Маллей [2] показали, что под действием диэтилстильбестрола в матке овариэктомированных крыс увеличивается активность аденилциклазы — фермента, катализирующего образование цАМФ из АТФ. В опытах Сзего и Дейвис [3] введение эстрадиола-17 $\beta$  овариэктомированным крысам приводило к быстрому увеличению содержания цАМФ в матке крыс. Одним из ранних эффектов эстрадиола является также освобождение гистамина в матке овариэктомированных крыс. Введение животным гистамина имитирует физиологические эффекты эстрадиола [4, 5]. Показано [6], что гистамин, введенный извне, подобно эстрадиолу-17 $\beta$  [7—9], действует на клетки матки овариэктомированных крыс как генетический индуктор синтеза РНК и ферментов гликолиза — гексокиназы и пируваткиназы. Эти данные позволили предположить, что гистамин является посредником в действии эстрогенов. В различных отделах мозга, в ткани легкого, в опухолевых клетках, в слизистой желудка гистамин активирует аденилциклазу [10—14]. В связи с этим мы предположили, что и в ткани матки гистамин, активируя аденилциклазу, стимулирует образование цАМФ, а вновь образованный циклический нуклеотид является вторым после гистамина посредником, который реализует физиологические эффекты эстрадиола. В настоящей работе поставлена задача выяснить, может ли цАМФ, подобно эстрадиолу-17 $\beta$  и гистамину, индуцировать в матке животных синтез РНК и ферментов гликолиза.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали половозрелых самок белых крыс линии Вистар весом 130—150 г (возраст животных 2—2,5 месяца), подвергнутых билатеральной овариэктомии за 3 недели до опыта. Животных содержали на обычном рационе, давая пищу и воду ad libitum.

Эстрадиол-бензоат (20 мкг/100 г веса), цАМФ (10 мг/100 г веса) и теофиллин (10 мг/100 г веса) вводили внутривентриально за 3, 6 или 20 ч до забоя животных. Актиниомицин Д (25 мкг/100 г веса) животные получали за 15 мин до введения цАМФ. Для каждого варианта опыта брали по 3—4 животных. Уридин-С<sup>14</sup> (уд. активность 11,6—13,9 мкюри/ммоль) вводили внутривентриально в количестве 20 мкюри/100 г веса за 1 ч до забоя животных.

Активность гексокиназы и пируваткиназы исследовали в супернатанте, полученном после центрифугирования 2,5%-ного гомогената ткани матки в 0,14 М КСl, рН-7,4, при 20 000 г в течение 30 мин по ранее описанной методике [6, 8, 9].

Ферментативную активность гексокиназы выражали в мкмоль образованного НАДФН, а активность пируваткиназы — в мкмоль НАДН, превращенных в НАД, в мин на 1 г ткани или 1 мг ДНК.

Вес матки увеличивался после введения овариэктомированным крысам и эстрадиолу и цАМФ (табл. 1), что хорошо согласуется с литературными данными [7—9, 15—17]. Известно, что количество ДНК на орган после введения эстрогенов овариэктомированным крысам не изменяется в течение 48 ч [15, 16]. Мы установили, что в течение 20 ч после введения цАМФ и эстрадиола количество ДНК на орган не изменяется (табл. 1). В связи с этим активность гексокиназы и пируваткиназы, рассчитанная на 1 мг ДНК, очевидно, значительно точнее отражает изменение активности изучаемых ферментов, чем в расчете на сухой вес органа.

Синтез РНК определяли по включению уридина-С<sup>14</sup> в кислотонерастворимую фракцию по методике [6; 16]. Результаты выражали в имп/мин на 1 мг ДНК. ДНК в экспериментах определяли по методу Дише [18].

В работе использовали актиномицин Д фирмы Serva, ФРГ; АТФ; НАДФ, бариевую соль ФЭП, лактатдегидрогеназу — Reanal, Венгрия; НАДН — Cyclo Chemical Corporation, США; глюкозо-6-фосфатдегидрогеназу — Fluka, Швеция; цАМФ — СКТБ, БАВ, Новосибирск.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение трех недель после овариэктомии активность гексокиназы и пируваткиназы значительно снижается (табл. 2). При введении таким животным цАМФ через 6 ч активность гексокиназы увеличивается на 23%, а пируваткиназы — на 55% (рис. 1). Через 20 ч после введения

Таблица 1  
Влияние эстрадиола и цАМФ на вес матки крыс и содержание в ней ДНК

Условия опыта	Кол-во опытов	Вес матки, мг	Содержание ДНК в матке, мг
Норма . . . . .	11	296 ± 39	2,55 ± 0,2
Кастрация . . . . .	26	74 ± 2,7	1,02 ± 0,12
Кастрация + эстрадиол, 20 ч . . . . .	7	129 ± 5,9	1,19 ± 0,05
Кастрация + цАМФ, 6 ч . . . . .	4	91 ± 2,8	1,07 ± 0,14
Кастрация + цАМФ, 20 ч . . . . .	4	103 ± 3,7	1,2 ± 0,13

Примечание. В каждый опыт брали группу из 3—4 животных. Крысы подвергались билатеральной овариэктомии за 3 недели до опыта. Эстрадиол-бензоат (20 мкг/100 г веса) и цАМФ (10 мг/100 г веса) с теофиллином (10 мг/100 г веса) вводили однократно интравентриально за 6 или 20 ч до опыта.

цАМФ овариэктомированным крысам активность гексокиназы увеличивается на 36%, а активность пируваткиназы — на 77% (рис. 2). Актиниомицин Д тормозил стимулирующее влияние цАМФ на активность гексокиназы и пируваткиназы (рис. 1, 2). Подобные результаты получили Сингал, Лафренерэ [17] при изучении влияния цАМФ на активность фосфофруктокиназы в матке овариэктомированных крыс, а также на активность всех трех ключевых ферментов гликолиза (гексокиназы, фос-

Таблица 2  
Изменение активности гексокиназы и пируваткиназы в матке крыс после овариэктомии

Условия опыта	Кол-во опытов	Активность гексокиназы		Активность пируваткиназы	
		мкмоль НАДФН/мин/г сырого веса	мкмоль НАДФН/мин/г ДНК	мкмоль НАДН/мин/г сырого веса	мкмоль НАДН/мин/г ДНК
Норма . . . . .	6	0,96 ± 0,14	0,136 ± 0,036	7,66 ± 1,6	1,9 ± 0,56
Кастрация . . . . .	6	0,51 ± 0,04	0,038 ± 0,006	2,77 ± 1,06	0,33 ± 0,044

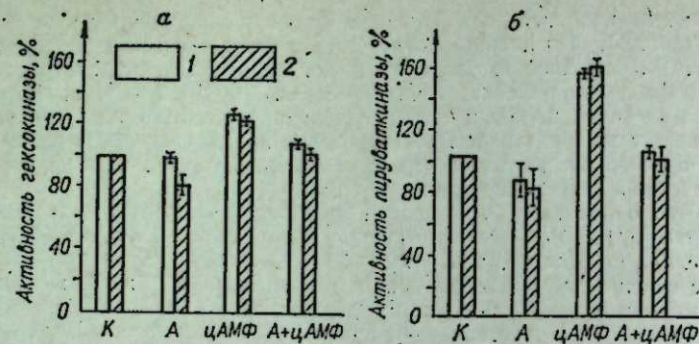


Рис. 1. Влияние цАМФ и актиномицина Д на активность гексокиназы (а) и пируваткиназы (б) в матке овариэктомированных крыс через 6 ч после введения.

К — контроль; А — актиномицин Д; 1 — активность ферментов в расчете на сырой вес ткани; 2 — активность ферментов в расчете на ДНК.

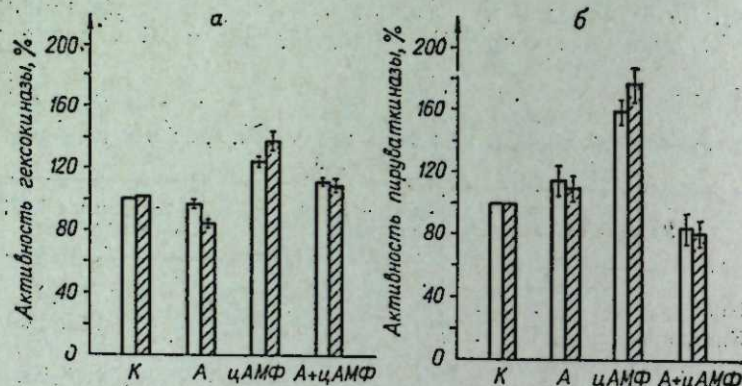


Рис. 2. Влияние цАМФ и актиномицина Д на активность гексокиназы (а) и пируваткиназы (б) в матке овариэктомированных крыс через 20 ч после введения. Обозначения те же, что и на рис. 1.

фруктокиназы, пируваткиназы) в семенных пузырьках и предстательной железе кастрированных крыс [19].

Поскольку увеличение активности гексокиназы и пируваткиназы под действием цАМФ тормозится актиномицином Д, можно предполагать, что повышение активности ферментов гликолиза под действием цАМФ связано с синтезом ферментов de novo в результате ДНК-зависимого синтеза РНК. Известно, что введение цАМФ приводит к стимуляции многих процессов в матке крыс: увеличению синтеза белка, гликогена, обводнению матки [5, 20—22]. Хечтер и др. [21], Шарма, Тальвар [22] показали, что при добавлении цАМФ к изолированным рогам матки крыс происходит быстрое увеличение синтеза РНК, который полностью тормозится актиномицином Д. Через 6 и 10 ч после введения животным цАМФ (10 мг/100 г веса) и теофиллина (10 мг/100 г веса) мы не отмечали изменений в синтезе РНК в матке овариэктомированных крыс. Однако через 3 ч после введения цАМФ и теофиллина наблюдали значительную стимуляцию синтеза РНК в матке животных и подавление этого эффекта цАМФ актиномицином Д (табл. 3). Эти данные указывают на то, что цАМФ действует на клетки матки как генетический индуктор синтеза молекул РНК, обеспечивающих, в свою очередь, синтез ферментов гликолиза, и опосредует, таким образом, эффект эстрадиола.

Результаты, полученные нами ранее [6] и в настоящей работе, а также литературные данные [2—5, 20—22] позволяют предположить

следующую, во многом еще гипотетическую, схему действия эстрогенов. Гормон стимулирует накопление в клетках-мишенях гистамина путем освобождения его или вследствие, например, индукции гистидиндекарбоксилазы. Возникающий гистамин активирует или индуцирует аденилциклазу, и образующийся цАМФ обеспечивает индукцию синтеза РНК для синтеза ферментов гликолиза. Повышение уровня гликолиза в клетках-мишенях обеспечивает энергию для реализации специфических физиологических эффектов эстрогенов — транспорта ионы и воды, которые сопровождают обводнение матки, и других. Возможно, цАМФ осуществляет индукцию за счет активации протеинкиназы, которая фосфорилирует гистоны, следствием чего является депрессия соответствующих генов в клетках-мишенях матки.

Такая цепь процессов индукции, которую включает эстроген, опознающий клетки-мишени, представляет своего рода каскад усилителей. Каждое последующее звено-катализатор существенно умножает первичный пусковой эффект гормона.

## ВЫВОДЫ

1. Через 6 и 20 ч после введения цАМФ крысам, овариэктомированным за 3 недели до опыта, происходит значительное увеличение активности гексокиназы и пируваткиназы, которое полностью тормозится введением актиномицина Д.
2. Через 3 ч после введения цАМФ наблюдается стимуляция синтеза РНК в матке овариэктомированных крыс. Эффект цАМФ тормозится актиномицином Д.
3. Высказано предположение о том, что цАМФ, индуцируя ДНК-зависимый синтез РНК и ферментов гликолиза, является следующим за гистамином посредником в действии эстрадиола-17 $\beta$  на ткань матки.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
29/XI 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. R. W. Butcher, C. A. Robison, Y. G. Hardman, E. W. Sutherland. The role of cyclic AMP in hormone action. In *Advances in enzyme regulation*, 1968, vol. 6, p. 357. Ed. G. Weber. Oxford. Pergamon Press.
2. M. G. Rosenfeld, B. W. O'Malley. *Science*, 1970, 168, 3928, 253.
3. C. M. Szego, J. S. Davis. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1967, 58, № 4, 1711.
4. M. Shelesnyak. *Proceed. Soc. Exptl. Biol. Med.*, 1959, 100, 4, 739.
5. C. Szego. *Feder. Proceed.*, 1965, 24, 6, 1343.
6. Т. Г. Панкова, Т. М. Игошина, Р. И. Салганик. *Проблемы эндокринологии* (в печати).
7. R. L. Singhal, J. R. E. Valadares, G. M. Ling. *J. Biol. Chem.*, 1967, 242, 11, 2593.
8. J. R. E. Valadares, R. L. Singhal, M. R. Parulekar. *Science*, 1968, 159, 990.

Таблица 3

Влияние цАМФ на синтез РНК в матках овариэктомированных крыс

Включение уридина-С <sup>14</sup> (имп/мин/мг ДНК)			
контроль	цАМФ	актиномицин Д	цАМФ+актиномицин Д
5057*	7903	—	—
7698*	12113	—	—
2883	4529	1220	1747
2005	3096	798	1167
1665	3801	1410	3048

Примечание. В каждый опыт брали группу из 3—4 животных. Крыс подвергли билатеральной овариэктоми за 3 недели до опыта, цАМФ (10 мг/100 г веса) с теофиллином (10 мг/100 г веса) вводили интратрибуцино однократно за 3 ч до опыта. Актиномицин Д (25 мкг/100 г веса) вводили за 15 мин до введения цАМФ с теофиллином. Уридин-С<sup>14</sup> (20 мкюри/100 г веса, уд. активность 11,6 мкюри/моль) вводили за 1 ч до забоя животных. Звездочкой отмечены опыты, в которых использовали уридин-С<sup>14</sup> с уд. активностью 13,9 мкюри/моль.

9. R. L. Singhal, J. R. E. Valadares. Amer. J. Physiol., 1970, 218, 2, 321.
10. H. Scimuzu, C. R. Creveling, J. W. Daly. J. Neurochem., 1970, 17, 441.
11. S. Kakiuchi, T. W. Rall. Molec. Pharmacol., 1968, 4, 367.
12. G. C. Palmer. Biochim. Biophys. acta, 1971, 252, 3, 561.
13. P. B. Clark, J. P. Perkins. Proc. Natl. Acad. Sci., 1971, 68, 11, 2757.
14. C. V. Perrier, L. Laster. J. Clin. Invest., 1970, 49, 73a.
15. M. A. Tefler. Arch. Biochem. Biophys., 1953, 44, 111.
16. T. H. Hamilton, C. C. Widnell, Y. R. Tata. J. Biol. Chem., 1968, 243, 2, 408.
17. R. L. Singhal, R. Lafreniere. Endocrinol., 1970, 87, 5, 1099.
18. L. Dishe, E. Rosenfreund. Biochim. Biophys. acta, 1957, 23, 699.
19. R. L. Singhal, M. R. Parulekar. Biochem. J., 1971, 125, 1, 329.
20. D. M. Criffin, C. M. Szego. Life Sci., 1968, 7, (p. 2), 1017.
21. O. Hechter, K. Yoshinaga, J. D. K. Halkerston, K. Birchall. Arch. Biochem. Biophys., 1967, 122, 2, 499.
22. U. S. Sharma, J. P. Talwar. J. Biol. Chem., 1970, 245, 7, 1573.

T. G. Pankova, T. M. Igonina, R. I. Salganik

### ON PROBABLE ROLE OF CYCLIC ADENOSINE 3',5'-MONOPHOSPHATE IN ESTRADIOL ACTION ON THE UTERUS OF OVARECTOMIZED RATS

The capacity of exogenous cAMP to induce RNA synthesis and hexokinase and pyruvate kinase in the uterus of ovariectomized rats was studied. 6 hrs after cAMP administration hexokinase and pyruvate kinase activity in rats uterus increase by 23 and 55% respectively. In 20 hrs the respective increase was 36 and 77 per cent. The stimulating cAMP effect on the enzyme activity is suppressed by actinomycin D. The increase in RNA synthesis observed 3 hrs after cAMP administration to ovariectomized rats was also inhibited by actinomycin D. A hypothesis is proposed that the cAMP, by induced DNA-dependent RNA synthesis and glycolytic enzymes synthesis is a mediator of 17-estradiol on the uterus, following histamine.

УДК 591.543.42 : 85

Г. В. АЛЕКСЕЕВА, В. М. ЮНКЕР, О. П. ФЕДОРОВА

### МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕЙКОЦИТОВ КРОВИ КРАСНОЩЕКИХ СУСЛИКОВ ПО СЕЗОНАМ

У краснощеких сусликов прослежена годовая динамика количественного и качественного состава лейкоцитов периферической крови, интенсивность реакций на пероксидазу, цитохромоксидазу и щелочную фосфатазу в нейтрофилах, а также содержания гликогена в нейтрофилах и лимфоцитах.

Выявлены четкие морфологические и цитохимические изменения, отражающие специфику физиологического состояния животных в разные сезоны года. Наиболее высокая активность пероксидазы и цитохромоксидазы и содержание гликогена характерны для летнего периода жизни сусликов, в период глубокого зимнего оцепенения зверьков интенсивность цитохимических реакций снижается. Содержание гликогена в лимфоцитах подвержено незначительным сезонным колебаниям. Щелочная фосфатаза в лейкоцитах краснощеких сусликов с помощью цитохимического метода не выявляется.

Зимоспящие млекопитающие представляют собой оригинальную естественную модель, в которой раскрываются необычайно широкие приспособительные возможности живого организма. Многие аспекты изучения зимоспящих животных представляют несомненный интерес для биологии, медицины, кибернетики.

Большое значение имеет исследование в динамике годового цикла морфофизиологических особенностей крови — системы, сохраняющей функциональную активность даже в состоянии глубокого оцепенения при температуре тела 2—3° С. Лейкоциты крови с их способностью к активному перемещению, наличием богатого набора ферментов, участием в образовании специфических иммунных белков представляют собой особую реактивную группу элементов, связанных с выполнением ряда важнейших функций в организме.

Сезонная динамика лейкоцитарного состава крови гибернантов в большей или меньшей степени исследовалась у разных представителей [1—3]. Однако детального морфофизиологического анализа с учетом сезонных особенностей внутриклеточного обмена в лейкоцитах зимоспящих не проводилось, за исключением работы М. А. Красниковой и Л. А. Пейсахис [4], в которой исследовалась фагоцитарная активность нейтрофилов в течение летнего периода жизни серых сурков.

Для нейтрофилов характерно наличие большого количества гликогена в цитоплазме, служащего главным энергетическим источником для фагоцитоза клеток [5, 6]. По мнению многих исследователей [6, 7 и др.], определение содержания гликогена в нейтрофилах является одним из точных элементов. Нейтрофильные гранулоциты богаты окислительными ферментами. Цитохромоксидаза катализирует восстановление молекулярного кислорода до воды и прочно связана с цитохромом С — гемопротендом, способным подвергаться обратимому окислению — восстановлению. Пероксидаза, входящая в состав специфической зернистости, расщепляет образующуюся в клетках токсичную перекись водорода на воду и кислород, который в последующем используется клетками [8, 9]. Важное биологическое значение в нейтрофилах имеет щелочная фосфатаза. Этот гидролитический фермент расщепляет фосфорные эфиры. По некоторым данным, щелочная фосфатаза катализирует гидролиз нуклеотидов, нуклеиновых кислот, аденозинтрифосфорной кислоты [10]. Сложное взаимодействие указанных ферментов обеспечивает тонкую регуляцию процессов синтеза и распада многих внутриклеточных веществ, необходимых для жизнедеятельности и функционирования клетки.

В настоящем сообщении представлены результаты морфологического изучения количества и состава лейкоцитов крови краснощеких сусликов (*Citellus erythrogenus* Вг.) и динамики некоторых цитохимических реакций в этих клетках в течение годового цикла.

Для выполнения работы было использовано 65 половозрелых сусликов-самцов. Материал забирали 1—2 раза в месяц в течение года в одно и то же время суток. Кровь получали при декантации животных. Подсчет общего количества лейкоцитов проводили в камере Горяева по общепринятой методике. Лейкоцитарную формулу подсчитывали в мазках, окрашенных по Паппенгейму. Определяли активность пероксидазы, цитохромоксидазы, щелочной фосфатазы и содержание гликогена. К сожалению, к настоящему времени нет методов точной количественной оценки цитохимических реакций при выявлении ферментов. В нашей работе степень интенсивности окраски оценивали визуально: наличие в клетке единичных окрашенных зерен фермента принимали за I степень; при II степени исследуемое вещество заполняло всю цитоплазму и только небольшие участки оставались неокрашенными; к III степени относили реакции, при которых интенсивно окрашенные гранулы заполняли цитоплазму полностью, иногда покрывая и ядро. При оценке PAS-реакции в лимфоцитах к I степени относили клетки с 1—3 окрашенными гранулами, к II степени — клетки с 4—6 гранулами и к III — наличие большого числа зерен гликогена в цитоплазме. Для контроля за специфичностью окраски гликогена в лейкоцитах мазки обрабатывали амилазой слюны при температуре 37° С в течение 30 мин. Гликоген выявляли по Мак-Манусу, пероксидазу — по Сато и Квалино, цитохромоксидазу — по Роскину, щелочную фосфатазу — по Гомори. Прониси цитохимической обработки мазков взяты из работ В. Б. Лецкого [11] и Э. И. Терентьевой [12].

Известно, что в летнее время активные гибернанты по ряду физиологических показателей мало чем отличаются от обычных гомеотермных млекопитающих [13, 14]. Общее количество лейкоцитов у краснощеких сусликов в среднем колеблется от 5200 до 7200 в 1 мм<sup>3</sup> крови. Полностью



динамика лейкоцитарной формулы у сусликов в течение года представлена в табл. 1.

Как видно из таблицы, наибольшие колебания по сезонам обнаруживаются в соотношении лимфоцитов и нейтрофилов. Дифференциальный подсчет в мазках летних животных показывает, что в процентном отношении в этот период преобладают нейтрофильные гранулоциты

Таблица 1

Сезонные изменения лейкоцитарного состава крови краснощеких сусликов

Период	Общее кол-во	Б	Эо	Нейтрофилы				Л	М	Плазм. клетки
				Ю	П	С	всего			
Активный летний (май — июль)	6200	0,3	1,5	0,7	1,8	55,0	57,5	35,0	4,5	1,2
Период подготовки к спячке (август — сентябрь)	7000	2,5	2,5	0,2	0,8	43,5	44,5	43,4	5,3	1,8
Зимняя спячка (октябрь — март)	1250	1,2	1,5	0,2	0,8	27,0	28,0	62,5	6,3	0,5
Весенний выход из спячки (март — апрель)	4250	0,3	2,2	1,5	2,5	37,5	41,5	49,5	6,0	0,5

(51—65%). Они представлены в основном сегментоядерными формами, число палочкоядерных элементов невелико (2%). Метамиелоциты (юные) встречаются в мазках крови редко и составляют не более 1%. Содержание лимфоцитов у сусликов колеблется от 30 до 40%, преобладают средние и малые лимфоциты. Все нейтрофильные гранулоциты в летний период дают положительную реакцию на пероксидазу, цитохромоксидазу и гликоген (табл. 2). 87% составляют элементы с высокой активностью пероксидазы (III степень). В цитоплазме этих клеток фермент нередко выявляется в виде конгломератов, образующихся путем слияния отдельных зерен. Число клеток со слабой активностью фермента (I степень) составляет около 1%, обычно это юные или палочкоядерные элементы. Цитохромоксидаза выявляется в нейтрофилах в виде продолговатых или округлых гранул, располагающихся преимущественно между лопастями ядра. В 74% нейтрофилов обнаруживается III степень интенсивности реакции и лишь в 1% — I степень. Гликоген в большей части нейтрофильных гранулоцитов (62%) встречается в виде ярких гранул неправильной формы, плотно заполняющих цитоплазму (III степень). 5% составляют клетки, в которых гликоген обнаруживается в виде розовой диффузно окрашенной субстанции и единичных гранул (I сте-

Таблица 2

Соотношение лейкоцитов с различными степенями интенсивности реакций (в %)

Период исследования	Пероксидаза				Цитохромоксидаза				Гликоген в нейтрофилах				Гликоген в лимфоцитах			
	0	I	II	III	0	I	II	III	0	I	II	III	0	I	II	III
Активный	0	1	12	87	0	1	25	74	0	5	33	62	31	49	19	1
Период подготовки к спячке	0	1	37	62	0	2	31	67	0	5	28	67	48	44	7	1
Начало спячки	0	9	30	61	0	2	31	67	0	23	57	20	48	44	7	1
Период глубокой спячки	0	16	47	37	1	71	28	0	1	39	41	19	19	62	17	2
Весенний выход	2	63	29	6	2	77	20	1	3	81	16	0	22	74	4	0
	0	1	15	84	0	24	58	18	0	8	36	56	32	52	15	1

пень). Положительная реакция на гликоген выявляется в 69% лимфоцитах. В 49% из них обнаруживается I степень интенсивности реакции и лишь 1% лимфоцитов дает III степень реакции, когда весь ободок цитоплазмы заполнен различными по величине зернами гликогена.

Реакция на щелочную фосфатазу в лейкоцитах периферической крови краснощеких сусликов оказалась отрицательной. Лишь в некоторых клетках (в 5 из 100) отмечается наличие легкой серой вуали в цитоплазме. Для контроля за специфичностью реакции параллельно с мазками крови сусликов в тех же растворах окрашивались мазки крови человека, в которых постоянно обнаруживался определенный процент положительно реагирующих клеток.

Во второй половине лета для сусликов начинается период подготовки к спячке. Двигательная активность снижается, происходит усиленная нажировка, у животных периодически наблюдается торпидное состояние, особенно при понижении температуры окружающей среды [15]. Общее количество лейкоцитов в течение августа несколько увеличивается и перед началом спячки составляет в среднем около 7000 клеток в 1 мм<sup>3</sup>. Параллельно наблюдается снижение числа нейтрофильных гранулоцитов (до 44,5%) и увеличение числа лимфоцитов (до 43,5%). Среди последних отмечается четко выраженная тенденция к «омоложению», так как 2—3% составляют пролимфоциты. Уровень активности ферментов и содержание гликогена в лейкоцитах изменяются неодинаково. Снижается число нейтрофилов, имеющих высокую активность пероксидазы (61%). Число элементов, в которых выявляются лишь следы фермента, в августе по-прежнему невелико (1%), но уже в сентябре количество их возрастает до 9%, причем этот сдвиг происходит за счет зрелых сегментоядерных нейтрофилов.

Примерно такая же направленность изменений имеет место и в отношении цитохромоксидазы, хотя это менее выражено, чем для пероксидазы. Уменьшается число клеток, в которых выявляется III степень интенсивности реакции (до 67%). Процент нейтрофилов со слабой активностью цитохромоксидазы почти не меняется (2%). Содержание гликогена в нейтрофилах сусликов в период подготовки к спячке остается таким же, как и в активный период, можно отметить даже некоторую тенденцию к увеличению числа клеток с III степенью интенсивности реакции. В лимфоцитах же наблюдается обратная направленность — до 48% повышается число элементов, в которых гликоген не выявляется, и снижается до 7% по сравнению с 19% число клеток со II степенью реакции.

В период глубокой спячки температура тела животных колеблется в пределах 2—5°. У них резко снижена частота дыхания, сердцебиения, скорость кровотока, отмечается сгущение крови [15, 16]. В это время в периферической крови у сусликов регистрируется значительная лейкопения (1000—1500 клеток в 1 мм<sup>3</sup>). Процентное соотношение лимфоцитов и нейтрофилов меняется в сторону преобладания лимфоцитарных элементов. Лимфоциты составляют 62,5%, нейтрофилов же 28%. В 14 раз снижается число клеточных форм с высокой активностью пероксидазы (6%). Большую часть клеток (63%) составляют зрелые сегментоядерные нейтрофилы со слабой реакцией на пероксидазу в цитоплазме.

Та же динамика характерна и для цитохромоксидазы, только выражена она еще более резко. Число клеток с I степенью интенсивности реакции составляет 77% против 1% в активный период, а число клеток с III степенью во время спячки равно всего 1% по сравнению с 74% в летний период. Резко снижается и содержание гликогена в нейтрофилах. Клеток с высоким содержанием не обнаруживается совсем, 81% составляют клетки, дающие I степень реакции, и 16% — II степень.

В это время в части нейтрофилов (2—3%) не удается обнаружить положительной реакции на гликоген и ферменты. В лимфоцитах содер-

жание гликогена меняется незначительно по сравнению с содержанием в активный период. Причем число клеток, не обнаруживающих PAS-реакцию, более низкое, чем летом (22 против 31%). Преобладающую часть (74%) составляют элементы с 1—3 гранулами гликогена в цитоплазме.

После выхода сусликов из спячки (конец марта — апрель) общее число лейкоцитов в крови нарастает до 3500—5000 в 1 мм<sup>3</sup>. Количество нейтрофилов увеличивается до 41,5%, среди них около 1,5% метамиелицитов, 2,5% палочкоядерных элементов. Содержание лимфоцитов снижается до 49,5%. В нейтрофильных лейкоцитах довольно быстро повышается активность пероксидазы, содержание гликогена увеличивается до уровня, характерного в летний период. Активность цитохромоксидазы остается еще сниженной. Число элементов, характеризующихся высокой активностью фермента (III степень), составляет лишь 18%, летом насчитывается 74% таких клеток.

Во все периоды года лейкоциты краснощеких сусликов дают отрицательную реакцию на щелочную фосфатазу.

Таким образом, в клетках крови краснощеких сусликов наблюдаются четкие морфологические и цитохимические сезонные изменения. Сезонные колебания интенсивности цитохимических реакций в лейкоцитах, отражающие характер метаболизма в этих клетках, обусловлены изменением активности нейроэндокринной системы и перестройкой обмена в организме в целом. Максимальная интенсивность цитохимических реакций в лейкоцитах наблюдается в весенний и ранний летний периоды жизни сусликов, минимальная — зимой в период спячки. Вместе с тем положительные, хотя и значительно сниженные реакции на окислительные ферменты и наличие гликогена в лейкоцитах животных, находящихся в состоянии оцепенения зимой, свидетельствуют о своеобразности этого типа клеток, способных поддерживать энергетический обмен не только в условиях ограниченного снабжения кислородом, но и при крайне низких температурах. Снижение количества гликогена в нейтрофилах в период глубокой спячки и увеличение его содержания весной после пробуждения отражают степень интенсивности энергетических процессов в этих клетках и состояние их фагоцитарной активности. Содержание гликогена в лимфоцитах относительно постоянно в течение года. По результатам изучения щелочной фосфатазы в лейкоцитах краснощеких сусликов можно полагать, что эти животные относятся к группе видов, имеющих фосфатазоотрицательные лейкоциты крови [17].

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
2/VII 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Г. П. Руднев. Вести: микробиол., эпидем. и паразитол., 1934, 13, вып. 4, 291.
2. Л. И. Лешкович. Изв. Иркутск. гос. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1950, 8, 72.
3. Л. А. Пейсахис. Тр. Среднеазиат. н.-и. противочумн. ин-та, 1961, вып. 6, 163.
4. М. А. Красикова, Л. А. Пейсахис. Тр. Среднеазиат. н.-и. противочумн. ин-та, 1959, вып. 5, 25.
5. Н. В. Пучков. Биохимия, 1955, 20, 6, 37.
6. В. Г. Соколов, З. Г. Филюшина. Лаборат. дело, 1967, 10, 607.
7. Н. А. Краскина, Н. И. Брауде. В сб. Гистохимические методы в нормальной и патологической морфологии. М., 1958, 182.
8. Д. М. Михлин. Пероксидаза и пероксидазы. М., 1948.
9. Д. М. Михлин. Биологическое окисление. М., 1956.
10. Т. М. Яковлева. Докл. АН СССР, 1956, 109, 5.
11. В. Б. Лецкий. Цитохимические исследования лейкоцитов. Л., 1970.
12. Э. И. Терентьева. Цитохимия элементов кроветворения при лейкозе. М., «Медицина», 1968.

13. Ch. Kayser. The physiology of natural hibernation. Pergamon Press. Oxf.— Lond.— N. Y.— Paris, 1961.
14. R. A. Hoffman. Ann. Acad. Scient. Fenn. Ser. AIV, 1964, 71, 200.
15. Н. И. Калабухов. Спячка животных. М., 1946.
16. Ch. Kayser. In: Physiological mammalogy. Academic Press. N. Y.— London, 1965.
17. И. Ф. Сейц, И. С. Луганова. Биохимия клеток крови и костного мозга в норме и при лейкозах. Л., 1967.

G. V. Alexeeva, V. M. Yunker, O. P. Fedorova

#### SEASONAL MORPHOPHYSIOLOGICAL DATA OF BLOOD LEUCOCYTES OF CITELLUS ERYTHROGENUS Br

Quantitative and qualitative seasonal dynamics of blood leucocytes and contents of peroxidase, cytochromoxidase, alcalic phosphatase and glycogen were examined. The positive morphological and cytochemical changes with connection the specific physiological state of animals were found in the several periods of the year. The most intensity of cytochemical reactions were observed during the summer period and there were reduced in winter. The content of glycogen in lymphocytes had no significant seasonal changes. Alcalic phosphatase in blood leucocytes of Citellus erythrognus by cytochemical method was no observed.

УДК 576.838.77 : 534.865

М. В. ШТЕРНШИС, В. В. ГУЛИЯ

#### АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ БЕЛКА ВИРУСНЫХ ТЕЛЕЦ-ВКЛЮЧЕНИЙ

Определен качественный и количественный аминокислотный состав белковой оболочки гранул, образующихся при гранулезе озимой совки *Agrotis segetum* Schiff., и белковой оболочки полиэдров при ядерном полиэдрозе капустной совки *Mamestra brassicae* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L. Белки всех вирусных включений состоят из 48 аминокислот. Наибольшие различия в составе изученных белков наблюдаются в содержании тирозина, лизина, изолейцина и лейцина.

В настоящее время наиболее рациональной системой классификации вирусов является система, основанная на свойствах и структуре их белка и нуклеиновых кислот. С этой точки зрения классификация энтомопатогенных вирусов затруднена, поскольку молекулярная природа их изучена пока недостаточно. В 50-х годах появились первые работы, посвященные нуклеотидному [1] и аминокислотному [2] составу белка вирусов, патогенных для насекомых. Веллингтон [2] провела качественный и количественный анализ белковых гидролизатов телец-включений из нескольких видов насекомых методом бумажной хроматографии, указав на возможность корреляции биологической активности и аминокислотного состава вирусов. Позднее были выполнены исследования состава полиэдренного белка вирусов ядерного и цитоплазматического полиэдроза *Bombyx mori* [3, 4], *Heliothis zea* [5], *Galleria mellonella* [6] на автоматическом анализаторе аминокислот.

В данной работе представлены результаты изучения аминокислотного состава белковой оболочки гранул, образующихся при гранулезе озимой совки *Agrotis segetum* Schiff., и белковой оболочки полиэдров, образующихся при ядерном полиэдрозе капустной совки *Mamestra brassicae* L. и непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L.

## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Использован вирус гранулеза, выделенный С. Т. Дикасовой в Узбекистане и многократно пассированный на лабораторной популяции озимой совки. Возбудитель ядерного полиэдроза непарного шелкопряда изолирован в Амурской области в 1967 г. Полидренные вирусные включения капустной совки (штамм 580) получены из гусениц, погибших в период эпизоотии в районе г. Новосибирска.

Выделенные из погибших гусениц гранулы и полиэдры очищали дифференциальным центрифугированием и центрифугированием в градиенте концентрации сахарозы, отбирая белый слой чистых вирусных включений. Навески полиэдров заливали раствором, содержащим 0,01 М Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> и 0,05 М NaCl (5 мг/мл), а навески гранул — раствором 0,03 М Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> и 0,05 М NaCl (5 мг/мл) и перемешивали при комнатной температуре 4—5 ч. Затем центрифугировали при 15 000 об/мин 1 ч при 4°. Белки выделяли из надосадочной жидкости разбавлением трихлоруксусной кислотой, затем диализовали против дистиллированной воды неделю при 4°. Препараты белков сушили в вакуум-эксикаторе 3 дня. Гидролиз белка проводили в запаянных стеклянных ампулах 200-кратным избытком 6 М HCl в течение 24 ч при 110°.

Аминокислотный состав белковых гидролизатов определяли на автоматическом анализаторе аминокислот производства экспериментальных мастерских Чехословацкой Академии наук. Метионин и цистеин определяли, кроме того, в гидролизатах окисленного надмуравьиной кислотой белка методом бумажной хроматографии; триптофан — по методу Слайса [7] и спектрофотометрически по суммарному спектру поглощения с тирозином [8].

Для определения метионина и цистеина навески белка (5 мг) заливали 2 мл надмуравьиной кислоты, охлажденной до 0°, и оставляли при 0° на 4 ч. Затем добавляли 0,3 мл концентрированного раствора HBr и выпаривали досуха. Окисленный белок гидролизовали 6 М HCl 24 ч при 110°. Выпаренные гидролизаты белка разводили в 2 мл 10%-ного изопропилового спирта и наносили на хроматографическую бумагу Filtrac FN II полосками по 0,1—0,5 мл. Хроматографию вели в нисходящем токе растворителя. В качестве растворителя использовали последовательно две смеси: н-бутанол — ледяная уксусная кислота — вода в пропорциях 4:1:5 и 8:3:1. При расщеплении первой смеси верхний слой наливали в лодочку, нижний — на дно камеры для насыщения. После прохождения первого растворителя хроматограммы высушивали и снова помещали в камеру, используя второй растворитель. Хроматограммы проявляли 0,5%-ным раствором пингидрина в ацетоне, смешанном при употреблении с CH<sub>3</sub>COOH и H<sub>2</sub>O (95:1:4). Качественный и количественный анализ хроматограмм проводили, используя окисленные надмуравьиной кислотой метионин и цистеин. R<sub>f</sub> первого метчика 0,41, второго — 0,13. Пятна на хроматограмме вырезали, заливали 2—3 мл 0,005%-ного раствора CuSO<sub>4</sub> в 75%-ном этаноле и через час фотометрировали, используя в качестве контроля элюаты свободных участков хроматограммы, равных по площади пятнам.

Для определения содержания триптофана белок заливали 1%-ным раствором KOH в 20%-ном этаноле (5 мг/мл) и гидролизовали 20 ч при 40°. При охлаждении добавляли к 2 мл пробы 8 мл 23,5 М H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и 1 мл 3%-ного раствора п-диметиламинобензальдегида в 2 М H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и оставляли в темноте на 1 ч. Затем добавляли 0,1 мл 0,045%-ного раствора NaNO<sub>2</sub> и через 45 мин фотометрировали. Кроме того, раствор белка в 0,1 М NaOH спектрофотометрировали при 280 и 294 нм для определения суммарного поглощения триптофана и тирозина. Брали значение тирозина, определенное на автоматическом анализаторе аминокислот.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа аминокислотного состава белков вирусных включений представлены в таблице. Как следует из этих данных, все изученные белки состоят из одних и тех же 18 аминокислот. Некоторые аминокислоты содержатся примерно в одинаковом количестве в белках гранул и в белках полиэдров (гистидин, аргинин, аспарагин, серин, глицин, аланин). Треонин, изолейцин и фенилаланин больше, а валина меньше в белках гранул, чем в белках полиэдров. Возможно, именно эти аминокислоты определяют биологическую и морфологическую специфичность вирусных включений в пределах рода *Baculovirus*. По содержанию тирозина, лизина, изолейцина и лейцина все образцы различаются между собой. Во всех белках по количеству преобладают кислые группировки аминокислот, что присуще всем вирусным белкам.

В таблице представлены также данные по аминокислотному составу белковой оболочки полиэдров непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L., полученные Веллингтон [2] методом бумажной хроматографии.

Аминокислотный состав белка вирусных включений  
(в г на 100 г белка)

Аминокислота	Гранулы озимой совки	Полиэдры капустной совки	Полиэдры непарного шелкопряда	Данные Веллингтон [2]
Лизин	5,35	6,94	8,14	8,5±0,3
Гистидин	3,12	3,14	3,73	3,7±0,4
Аргинин	8,50	8,36	9,16	9,2±0,26
Аспарагин	13,86	14,25	13,20	11,1±0,35
Треонин	5,20	3,76	4,30	4,7±0,15
Серин	4,94	4,80	4,55	3,8±0,07
Глутамин	12,70	13,35	14,10	13,2±0,3
Пролин	6,24	6,62	4,90	4,90
Глицин	3,30	3,42	3,02	3,1±0,12
Аланин	3,10	3,20	3,10	3,3±0,26
Цистеин	1,60	1,04	1,10	1,1±0,0
Валин	4,00	5,26	5,52	6,0±0,24
Метионин	2,50	3,02	2,00	1,7±0,18
Изолейцин	5,08	2,68	4,00	13,0±0,46
Лейцин	10,40	8,58	9,65	
Тирозин	7,30	8,04	10,00	10,0±0,23
Фенилаланин	10,84	8,02	7,55	7,5±0,66
Триптофан	3,01	3,30	4,03	—

Совпадение результатов, полученных нами и Веллингтон, удовлетворительное. В нашем случае лишь несколько выше содержание аспарагина, серина и глутамина. Возможно, это объясняется разным временем гидролиза белка (16 ч по данным Веллингтон [2]).

Для получения обобщающих выводов необходимы данные аминокислотного состава белков гораздо большего числа вирусных включений, что требует дальнейших исследований.

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института цитологии и генетики СО АН СССР Л. П. Солоненко и И. М. Базавлуку за помощь, оказанную при проведении исследования.

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

Поступила в редакцию  
24/1 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. G. R. Wyatt. J. Gen. Physiol., 1952, 36, 201.
2. E. F. Wellington. Biochem. J., 1954, 57, 334.
3. S. Kawase. J. Insect. Path., 1964, 6, 156.
4. С. Б. Серебряный, В. М. Согуляева, Т. Л. Левитина, В. М. Кавсан, Э. А. Козлов. Укр. хим. ж., 1969, 35, 1107.
5. M. Shapiro, C. M. Ignoffo. J. Invert. Path., 1971, 18, 154.
6. Э. А. Козлов, Н. М. Сидорова, С. Б. Серебряный. Укр. биохим. ж., 1973, 45, 258.
7. J. R. Spice, D. C. Chambers. Anal. Chem., 1949, 21, 1249.
8. T. W. Goodwin, R. A. Morton. Biochem. J., 1946, 40, 628.

M. V. Shternshis, V. V. Guli  
AMINO ACID COMPOSITION OF PROTEIN  
IN INCLUSION-BODIES VIRUSES

The qualitative and quantitative amino acid composition of protein of granulosis virus of *Agrotis segetum* Schiff. and nuclear polyhedrosis virus of *Mamestra brassicae* L. and *Lymantria dispar* L. is determined. Protein of all studied inclusion-bodies viruses consists of 18 amino acids. The most differences in the studied protein composition are observed in content of thyrosine, lysine, i-leicyn and leicyn.

УДК 611.018.21; 616.002.2

В. Д. ЧИМИТОВ

ХАРАКТЕРИСТИКА МАКРОФАГАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ  
ПОДКОЖНОЙ СОЕДИНИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ  
В ОЧАГЕ ХРОНИЧЕСКОГО АСЕПТИЧЕСКОГО ВОСПАЛЕНИЯ

Показано, что у белых крыс в очаге хронического асептического воспаления, вызванного подсадкой под кожу поливинилового губки, макрофаги неоднородны. По морфологическим, морфометрическим и функциональным особенностям выделено семь разновидностей макрофагов: промакрофаги, гистиоциты, некрофаги, гемосидерофаги, макрофаги типа клеток Гофбауэра, «клетки резорбции» и гигантские клетки инородного тела. Соотношение этих разновидностей макрофагов в различные периоды воспалительного процесса меняется.

При описании клеточных элементов соединительной ткани при воспалении после подсадки цельного инородного тела и при заживлении кожной раны макрофаги обычно рассматриваются как единая клеточная форма [1—4]. Изучение особенностей воспалительной реакции после подсадки поливинилового губки выявило различные формы макрофагов [5]. В задачу наших исследований входило изучение макрофагальных элементов в периферических ячейках подсаженной под кожу поливинилового губки в различные сроки после подсадки: с 3-го по 60-й день.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на беспородных белых крысах весом 150—200 г. 50 крысам подсаживали кусочки пластмассовой губки из поливинилформала марки МПВФ или Ivilon размером от 4×6×8 до 5×7×10 мм. Крыс забивали через 3, 5, 7, 10, 15, 21, 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. Производили заливку в парафин. Срезы окрашивали по Хейлу, по Перлсу, толуидиновым синим, азур-2-эозином, железным гематоксилином по Гейденгайну, ставили ШИК-реакцию.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЯ

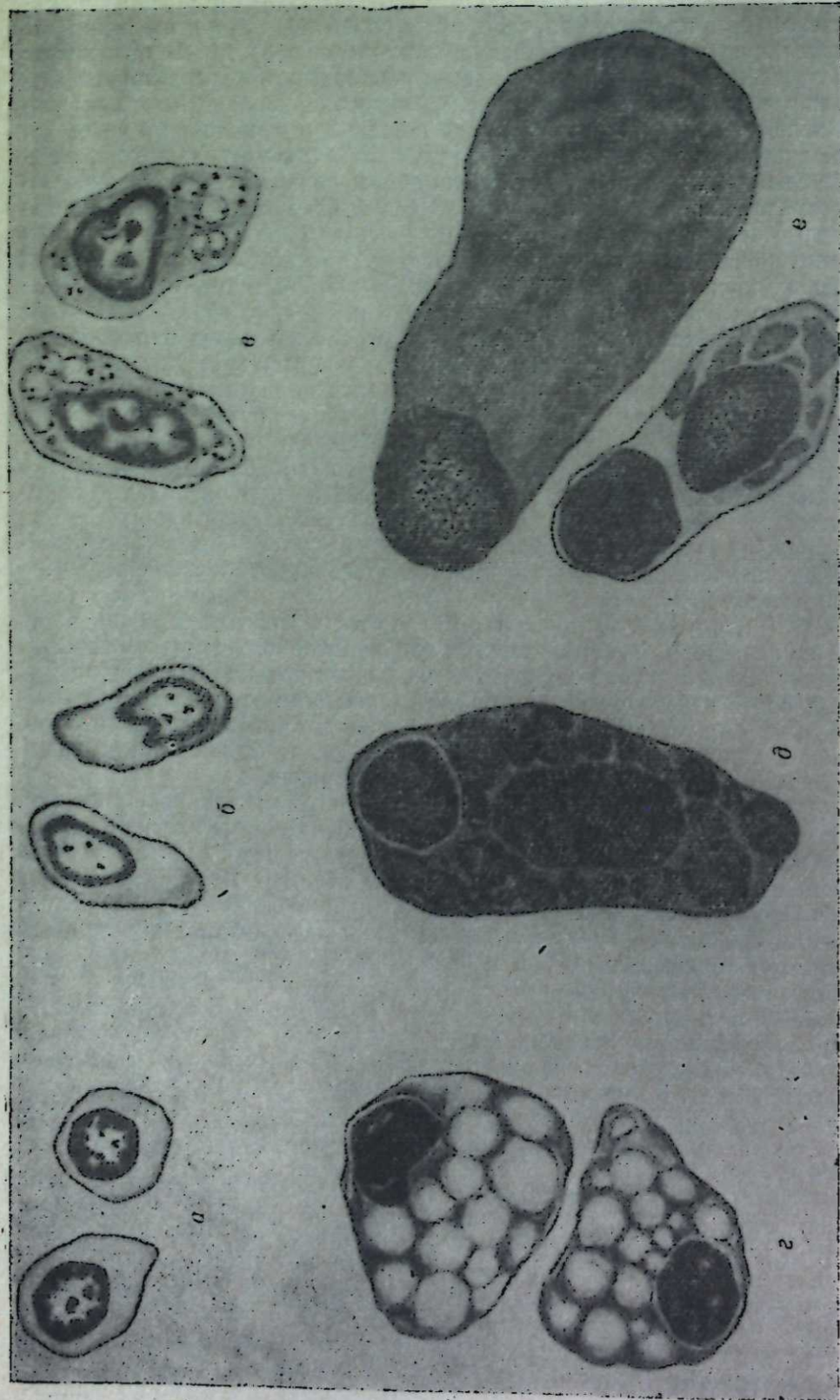
На 5-е сутки подсадки губки в периферических ячейках из макрофагальных элементов преобладают относительно мелкие формы, среди которых по морфологическим особенностям можно выделить промакро-

фаги и гистиоциты. Промакрофаги — относительно небольшие лимфоцитоподобные клетки, овальной, иногда шаровидной формы с неровными краями. Средние размеры их составляют 4×5 мкм и варьируют значительно. Ядро плотное, округлой, реже бобовидной формы, занимает значительную часть клетки. Размеры ядра около 3×4 мкм. В отличие от ядер лимфоцитов ядра промакрофагов располагаются эксцентрично. Основная масса хроматинного вещества сконцентрирована в периферической зоне ядра, образуя относительно широкий «хроматиновый пояс». На более светлом фоне центральной части ядра видны отдельные хроматиновые глыбки. Цитоплазма клетки слабо базофильна, при окраске железным гематоксилином по Гейденгайну в ней выявляются очень мелкие шаровидные зерна, края клетки четко очерчены. Выраженных вакуолей и фагоцитированного материала не видно (см. рисунок, а). Гистиоциты несколько крупнее промакрофагов, овальной или вытянутой формы. Размеры клетки варьируют от 3×4 до 6×8,5 мкм, средние 4×6,5 мкм. Плотное ядро клетки расположено эксцентрично, имеет овальную или бобовидную форму, средние размеры ядра составляют 3×4 мкм. Хроматиновое вещество располагается по периферии ядра и образует «хроматиновый пояс», более узкий, чем у промакрофагов. В центральной, менее плотной части ядра видны 2—4 хроматиновые глыбки; ядрышко среди них различить не удается. Цитоплазма гистиоцитов слабо базофильна, однако базофилия более выражена, чем у промакрофагов. В цитоплазме обнаруживается незначительное количество мелких азурофильных зерен, но выраженных вакуолей и фагоцитированного материала не обнаружено. Контуры клетки из-за выростов типа псевдоподий часто неровные (см. рисунок, б).

Промакрофаги и гистиоциты выявляются в очаге воспаления в самые ранние сроки, вслед за стадией «лейкоцитарного вала». В периферических ячейках губки количество их возрастает до 7-го дня опыта. Затем, после некоторой стабилизации численности этих клеток до 10—15-го дня, следует значительное сокращение их числа, особенно выраженное к концу третьей недели. В дальнейшем, до 60 дней опыта количество этих клеток остается почти на одном уровне.

С 7-го дня в периферических ячейках появляются новые формы макрофагов — некрофаги. Это относительно крупные клетки с неровными краями и хорошо выраженными выростами цитоплазмы. Размеры их варьируют от 4×7 до 8×10,5 мкм; средние 6×8,5 мкм. Ядро расположено эксцентрично, имеет округлую, чаще овальную форму. Хроматиновое вещество сконцентрировано в основном по периферии ядра в форме относительно крупных глыбок. В центральной части располагаются относительно крупных глыбок. В центральной части располагаются одноядрышко. Размер ядра около 3,5×5 мкм. Цитоплазма базофильна, при этом базофилия выражена сильнее, чем у гистиоцитов. В цитоплазме отчетливо выявляются вакуоли, фагоцитированные «обломки» клеток и «обрывки» коллагеновых волокон, глыбки PAS-позитивного материала (см. рисунок, в). Количество некрофагов возрастает к 10-му дню опыта. В дальнейшем их количество постепенно сокращается до 35-го дня опыта, а затем вновь возрастает, вплоть до 50-го дня, после чего заметно снижается.

На 10-й день после подсадки впервые выявляются гемосидерофаги. Это крупные клетки овально-вытянутой формы с компактным ядром. Размеры их варьируют от 7×10 до 11×24 мкм. Ядра гемосидерофагов по величине близки к ядрам некрофагов (их средние размеры составляют 4×6 мкм), но более плотны. Хроматиновое вещество мелкозернисто и располагается в ядре равномерно. Цитоплазма клетки полна фагоцитированными эритроцитами, их обломками и глыбками гемосидерина. Другого фагоцитированного материала обычно не обнаруживается (см. рисунок, е). Гемосидерофаги наиболее четко выявляются при окраске по Перлсу, но отчетливо различимы и при окраске азур-



Макрофагальные элементы в очаге хронического асцитического воспаления в губке:  
 а) промакрофаг, б) гистиоцит, в) некрофаг, г) гемосидерофаг, д) макрофаг типа клеток Гофбауэра е) «клетки резорбции». Рисунок сделан с помощью рисовального аппарата РА-5. Увеличение Х3000.

эозином. Располагаются эти клетки небольшими группами вдоль кровеносных сосудов. Эритроциты и гемосидерофаги обнаруживаются также на значительном удалении от сосудов. В этом случае гемосидерофаги располагаются одиночно и размеры их невелики. Поскольку наиболее крупные из гемосидерофагов отмечены в непосредственной близости от сосудов, можно думать, что эти клетки перемещаются по мере накопления в них гемосидерина вдоль кровеносных сосудов. Количество гемосидерофагов относительно стабильно до 21-го дня опыта, затем их число заметно возрастает (до 35-го дня). С 35-го дня по 42-й их количество в периферических ячейках держится почти на одном уровне, после чего снижается, но к 60-му дню снова несколько возрастает.

С 10-го дня посадки часть макрофагов перемещается к краю и «оседает» на поверхность пластмассы; сливаясь друг с другом, эти клетки формируют гиганто-клеточный макрофагальный барьер. Гигантские клетки инородного тела в начале их формирования представляют собой многоядерные клетки с базофильной цитоплазмой. Ядра имеют овальную форму размером  $3,5 \times 5 \mu$ . Хроматиновое вещество в них располагается равномерно. Количество ядер в клетке от 3—4 до 10 и более. В начале формирования макрофагальный барьер нередко имеет вид многослойного ряда клеток вокруг материала губки. В более поздние сроки (с 21-го дня после посадки) там, где он сохраняется, гигантские клетки инородного тела уплощаются и имеют форму плоских эпителиоподобных клеток.

Единичные макрофаги типа клеток Гофбауэра выявляются в периферических ячейках с 10-го дня опыта. В последующем их количество постепенно увеличивается вплоть до 42-го дня, а затем до 60-го дня происходит снижение их числа. Макрофаги этого типа представляют собой крупные округлые клетки (средние размеры около  $9,5 \times 13,0 \mu$ ). Ядро обычно как бы сморщено и располагается с одного края цитоплазмы, средние размеры около  $4,5 \times 6 \mu$ . Цитоплазма клетки имеет характерную пенистую структуру. Границы клетки очерчены четко, иногда видны единичные выросты (см. рисунок, г). Макрофаги типа клеток Гофбауэра небольшими, а порой и значительными группами выявляются в основном в периферических участках ячеек. В зоне расположения этих форм макрофагов, как правило, отмечаются резорбция и разрушение коллагеновых волокон. Возможно, именно эти клетки принимают непосредственное участие в резорбции коллагена [5].

Со второго месяца в отдельных периферических ячейках обнаруживаются макрофаги, названные В. В. Виноградовым [5] «клетками резорбции». «Клетки резорбции» — крупные некрофагоподобные клетки с PAS-позитивными включениями, которые по интенсивности и тону окрашивания идентичны материалу перегородок губки (см. рисунок, е). Форма клеток овально-вытянутая, края четкие, видны небольшие выросты цитоплазмы. Размеры варьируют от  $5 \times 8$  до  $16—26 \mu$ . Ядро в большинстве клеток расположено эксцентрично, как бы отсеснено на один край цитоплазмы. Хроматиновое вещество мелкозернисто и располагается преимущественно по периферии ядра. В некоторых клетках отчетливо видны одно-два ядрышка. Цитоплазма в большинстве случаев целиком заполнена лилово-красными глыбками PAS-позитивного материала. Встречаются клетки с более мелкими включениями PAS-позитивного материала. Характерно, что «клетки резорбции» выявляются только в поздние сроки опыта, начиная с 35-го дня, и в дальнейшем количество их увеличивается к 60-му дню. С момента появления этих клеток в периферических ячейках губки пластмассовые перегородки заметно изменяются, в некоторых местах отчетливо видны изъязвления их поверхности.

Р. И. БЕРСИМБАЕВ, С. В. АРГУТИНСКАЯ

## ВЛИЯНИЕ ИНГИБИТОРОВ СИНТЕЗА РНК И БЕЛКОВ НА АКТИВНОСТЬ ГИСТИДИНДЕКАРБОКСИЛАЗЫ В СЛИЗИСТОЙ ЖЕЛУДКА КРЫС И ВЫДЕЛЕНИЕ СОЛЯНОЙ КИСЛОТЫ ПРИ СПОНТАННОЙ И ИНДУЦИРОВАННОЙ ПЕНТАГАСТРИНОМ СЕКРЕЦИИ

Показано, что ингибиторы транскрипции — актиномицины Д и аурантин — подавляют секрецию HCl и активность гистидиндекарбоксилазы, индуцированные пентагастрином, не влияя на эти процессы у контрольных животных. Ингибитор синтеза белка — этнонин — подавляет активность гистидиндекарбоксилазы и секрецию HCl у контрольных и индуцированных пентагастрином крыс. Основной (фоновый) уровень желудочной секреции поддерживается, по-видимому, за счет процесса трансляции — синтеза ферментов, необходимых для секреции HCl (например, гистидиндекарбоксилазы) на долгоживущих матрицах РНК. Увеличение секреции HCl, вызываемое пентагастрином, обеспечивается, очевидно, транскрипцией участков ДНК и синтезом молекул РНК, обеспечивающих образование гистидиндекарбоксилазы.

Исследованиями Грегори и Трейси было показано, что С-концевой гетрапептид молекулы гастрина и синтетический пентапептид его (пентагастрин) обладают всеми физиологическими свойствами природного гастрина и могут быть использованы как полноценные его аналоги [1—3]. Ранее нами было установлено, что пентагастрин стимулирует секрецию соляной кислоты, индуцируя синтез гистидиндекарбоксилазы — фермента, обеспечивающего образование гистамина, который является, очевидно, посредником гормона в секреции HCl [4, 5]. Введение животным аурантина, аналога актиномицина Д, который блокирует ДНК-зависимый синтез РНК, подавляет активность гистидиндекарбоксилазы и секрецию HCl, вызванные введением пентагастрина; вместе с тем в таких дозах аурантин не снижает основной уровень спонтанной секреции HCl у контрольных животных, которым не вводили пентагастрин [5]. Иех и Чилз недавно сообщили, что циклогексимид — ингибитор синтеза белка — тормозит секрецию HCl не только у получавших пентагастрин крыс, но и у интактных животных [6]. Однако они не исследовали влияние циклогексимиды на активность гистидиндекарбоксилазы. В наших опытах исследовалось действие ингибиторов синтеза РНК и белка на активность гистидиндекарбоксилазы в слизистой желудка крыс и выделение HCl при спонтанной и индуцированной пентагастрином секреции.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опыты проводили на самцах белых крыс линии Вистар весом 200—250 г. В течение 24 ч до опытов животные голодали, получая только воду. Секрецию HCl определяли по методике, описанной Барретом [7]. В 10-минутных пробах перфузата определяли содержание HCl титрованием 0,005 н. NaOH, используя в качестве индикатора фенолфталеин. Количество соляной кислоты выражали в микроэквивалентах за 10 мин. Более подробно методика описана нами ранее [5].

Актономицины Д (фирма «Serva», ФРГ) вводили контрольным животным интубационно в дозе 1 мг на 1 кг веса животного. Животным опытной группы через 30 мин после инъекции актиномицина Д подкожно вводили пентагастрин по 4 мкг на 1 кг веса 4 раза с интервалами в 20 мин.

В качестве ингибитора синтеза белка использовали этнонин [8] фирмы «Adlershof» (ГДР). Контрольным животным этнонин вводили интубационно дважды по 300 мг

Таким образом, при хроническом асептическом воспалении в ячейках подсаженной под кожу губки в ранние сроки воспаления преобладают сравнительно молодые формы макрофагов (промакрофаги и гистиоциты). Затем появляются более дифференцированные формы макрофагов, специализированные на фагоцитоз определенного материала (гемосидерина — гемосидерофагами, материала губки — «клетками резорбции», обломков клеток и коллагеновых волокон — некрофагами). Что касается макрофагов типа клеток Гофбауэра, то можно думать, что они вырабатывают и выделяют в окружающую среду ферменты типа коллагеназы, разрушающие коллагеновые волокна и задерживающие образование коллагеновых пучков. Приведенные данные свидетельствуют о достаточно выраженной специализации макрофагов. Как свидетельствуют наши наблюдения, эта специализация стабильна; переходов одной формы в другую наблюдать не приходилось. Можно полагать, что специализация макрофагов находит отражение как в их ультраструктуре, так и в «ферментативном профиле», т. е. в различном наборе гидролитических ферментов лизосомных структур.

Институт клинической и экспериментальной  
медицины Сибирского филиала  
АМН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
27/IV 1973

### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Г. Елисеев. Соединительная ткань. М., 1961.
2. М. Д. Жуков. Арх. анат., гистол., эмбриол., 1960, XXXVIII, № 5, 60.
3. М. К. Васильцов. Влияние ингибитора моноаминоксидазы ветрозина на реакцию соединительной ткани в очаге асептического воспаления. Автореф. канд. дисс. М., 1965.
4. R. Ross. Biol. Rev., 1968, 43, 51.
5. В. В. Виноградов. Формирование межклеточного вещества соединительной ткани в процессе ее гистогенеза и репаративной регенерации. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, 1969.

V. D. Chimitov

### MACROPHAGE ELEMENTS CHARACTERISTICS OF SUBCUTANEOUS CONNECTIVE TISSUE IN THE CENTRE OF THE ASEPTIC INFLAMMATION

The macrophages in the seat of the aseptic inflammation provoked by implantation of the polyvinyl sponge are not identical. There are seven varieties of macrophages: promacrophages, glistocytes, necrophages, hemosiderophages, macrophages like cells Gofbauers and giant cells. The ratio of these cells changes at the different period of the inflammation.

на 1 кг веса животного с интервалом в 60 мин. Животным опытной группы этионин вводили так же, как интактным, и через 30 мин после первой инъекции им начинали вводить пентагастрин (4 мкг/кг) — четыре раза с интервалами в 20 мин.

Активность гистидиндекарбоксилазы (гистидиндекарбоксилаза, КФ 4.1.1.22) определяли по методу Левина и Уотса [9]. Об активности фермента судили по количеству радиоактивного углекислого газа, образующегося при декарбоксилировании равномерно меченого  $C^{14}$ -L-гистидина.

При изучении влияния ингибиторов синтеза РНК и белков на активность гистидиндекарбоксилазы животным вводили внутривенно аурантин; дозу антибиотика делили на две части: 1 мг/кг вводили за 30 мин до первой инъекции пентагастрина и 0,5 мг/кг — через 60 мин после первого введения аурантина. Для опытов использовали аурантин опытного производства Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи АМН СССР (Москва). Этионин (300 мг/кг) вводили однократно внутривенно за 30 мин до первой инъекции пентагастрина. Контрольным животным вместо пентагастрина давали физиологический раствор.

Животных забивали через 60 мин после введения пентагастрина. Быстро извлекали желудок и промывали в физиологическом растворе. Слизистую желудка гомогенизировали в 10 объемах 0,1 М Na-фосфатного буфера (рН 7,0). Гомогенат замораживали и оттаивали растиранием в жидком азоте и центрифугировали при 20 000 Xg в течение 30 мин (2—4°); супернатант использовали для определения активности гистидиндекарбоксилазы. Инкубационная смесь содержала 0,1 М Na-фосфатный буфер, рН 7,0; 0,1—0,2 мл супернатанта;  $2 \times 10^{-5}$  М пиридоксаль-5'-фосфата;  $2,5 \times 10^{-4}$  М  $C^{14}$ -L-гистидина (удельная активность 0,5 мкюри/мкмоль) — в конечном объеме 2 мл. Пробы инкубировали в течение 60 мин при 37°. Реакцию останавливали добавлением 0,3 мл 1 М лимонной кислоты, и инкубацию продолжали в течение 60 мин для полного поглощения образовавшегося за время инкубации меченого  $CO_2$  фильтровальной бумагой (Ватман, 3 ММ), пропитанной щелочью. Затем фильтры (1 см X 2 см) переносили в кюветы, содержащие 10 мл диотолового сцинтиллятора [10], и радиоактивность считали на сцинтилляционном счетчике Марк I («Nuclear Chicago», США) с эффективностью 81%. Инкубацию проводили в специальных кюветах, приготовленных по методу Левина и Уотса [9]. Активность фермента выражали в мкмольх  $CO_2$  на 1 мг ткани за 1 ч инкубации.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У крыс, предварительно получавших актиномицин Д, не происходит усиления секреции HCl в ответ на введение пентагастрина (рис. 1, б). У контрольных животных такие дозы пентагастрина вызывают резкое увеличение секреции HCl (рис. 1, а). Однако инъекция актиномицина Д не влияет на основной уровень секреции HCl у контрольных животных, которым не вводили пентагастрин (рис. 1, в). Эти результаты согласуются с полученными нами ранее данными при использовании такого ингибитора транскрипции, как аурантин [4]. Из этих опытов можно сделать вывод, что ингибиторы транскрипции подавляют только секрецию HCl, вызванную введением гормона, и не влияют на основной уровень желудочной секреции у животных, которые не получали пентагастрин.

Известно, что гистамин также является стимулятором секреции HCl в желудке [11, 12]. Установлено [12, 13], что инъекция крысам гастрина ведет к быстрому освобождению гистамина из клеток слизистой желуд-

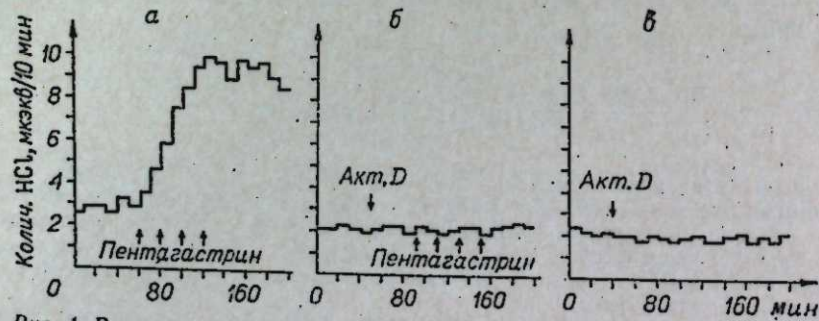


Рис. 1. Влияние актиномицина Д (акт. Д) на секрецию HCl у контрольных индуцированных пентагастрином крыс:

а) пентагастрин; б) пентагастрин + актиномицин Д; в) актиномицин Д. Вертикальные стрелки показывают время инъекций препаратов. Каждая горизонтальная линия — средний результат обработки 4—5 опытов.

ка. Гистамин, очевидно, служит посредником в стимулирующем действии гастрина на желудочную секрецию [4, 12, 14].

Как видно из рис. 2, пентагастрин вызывает резкое увеличение активности гистидиндекарбоксилазы, которое полностью предупреждает введение аурантина. Однако при введении аурантина животным, не получавшим пентагастрин, фоновая активность фермента не подавляется. Следовательно, аурантин подавляет только индуцированную пентагастрином активность гистидиндекарбоксилазы, которая обеспечивается ДНК-зависимым синтезом РНК.

Опыты, проведенные нами с этионином, показали, что этот ингибитор синтеза белка подавляет как фоновую секрецию HCl у интактных животных, так и секрецию, индуцированную пентагастрином (рис. 3). Этионин снижает активность гистидиндекарбоксилазы у контрольных животных на 25—30%, а у получавших пентагастрин — 60—70% (рис. 4). После введения этионина уровень активности фермента у контрольных и индуцированных животных становится одинаковым. По данным Иеха и Чилза [6], такой ингибитор синтеза белка, как циклогексимид, подавляет секрецию HCl и у интактных, и у получавших пентагастрин крыс.

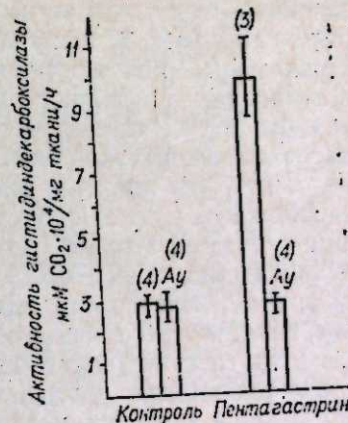


Рис. 2. Влияние введения аурантина (Ау) на активность гистидиндекарбоксилазы у контрольных и индуцированных пентагастрином крыс. В скобках указано число опытов.

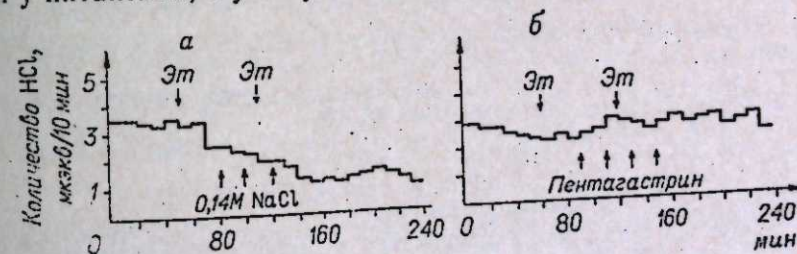


Рис. 3. Влияние этионина (эт.) на секрецию HCl у контрольных (а) и индуцированных пентагастрином (б) крыс. В каждой группе использовано по 4—5 животных.

Ранее нами было установлено, что введение животным пентагастрина увеличивает синтез РНК в слизистой желудка [14]. Инъекция животным аурантина тормозит индуцированный пентагастрином синтез РНК. Обнаружено, что гистамин не влияет на синтез РНК в слизистой желудка крыс, и введение аурантина не тормозит стимулирующее действие гистамина на желудочную секрецию [5]. На основании этих опытов было сделано предположение о том, что усиление секреции HCl, вызываемое пентагастрином, происходит за счет включения в транскрипцию участков ДНК, ответственных за синтез и-РНК, программирующих ферменты, необходимые для образования соляной кислоты в клетках слизистой желудка [14].

Как уже отмечалось выше, представленные в данной работе результаты указывают на то, что ингибитор синтеза белка —

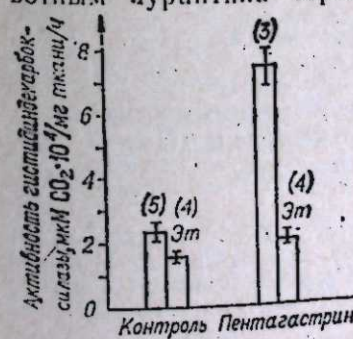


Рис. 4. Влияние этионина на активность гистидиндекарбоксилазы у контрольных и индуцированных пентагастрином животных. В скобках указано число опытов.

Л. Л. КОЛПАКОВА, М. Д. ШМЕРЛИНГ, Ю. П. ШОРИН

## МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ КРЫС ПРИ ГИПОКИНЕЗИИ

Морфометрическое исследование ядрно-ядрышкового аппарата клеток коры надпочечников и биохимическое определение кортикостероидов у крыс в условиях гипокинезии показало, что к 10-му дню увеличился объем ядер и ядрышек с одновременным усилением стероидогенеза; к 30-му дню отмечено значительное уменьшение объема ядер и продукции кортикостерона в отличие от показателей объема ядрышек и продукции ДОКА, снижение которых оказалось менее выраженным. Эти изменения отражают две фазы стресса и позволяют высказать некоторые предположения относительно стероидогенеза в условиях гипокинезии.

Длительное ограничение двигательной активности ведет к развитию полиморфных изменений в большинстве систем организма [1]. Гипокинезия вызывает морфологические и функциональные изменения в надпочечниках, расцениваемые некоторыми авторами как проявления стресса, имеющего фазовый характер [2, 3].

Наряду с этим имеются данные, свидетельствующие о том, что резкое ограничение двигательной активности приводит к прогрессивному снижению функции коры надпочечников [4].

Настоящее исследование основывается на одновременной оценке цитологических и биохимических показателей активности клеток коры надпочечников. Можно полагать, что сопоставление структурных параметров и продукции кортикостероидов позволит наиболее полно охарактеризовать состояние коры надпочечников и выявить некоторые механизмы его изменений при гипокинезии.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гипокинезия достигалась, согласно общепринятой методике, помещением крыс в пеналы из органического стекла, конструкция которых позволяла содержать животных длительное время в условиях, ограничивающих их подвижность [1, 2, 5].

Для исследования использовали взрослых крыс-самцов весом 150—250 г. Возраст животных, по-видимому, имеет значение: молодые особи более чувствительны к экстремальным состояниям, на что указывает О. И. Кириллов [6], отмечавший массовый падеж крысят на 14—16-й день гипокинезии. Декапитацию производили на 10-й и 30-й день эксперимента. В эти же дни забивали контрольных животных, содержащихся в обычных условиях вивария.

Для проведения морфологических исследований надпочечники фиксировали жидкостью Лилли, заливали в парафин. Срезы окрашивали по методике Браше. Интенсивность окраски была равномерной и хорошо выраженной. Диаметры ядер и ядрышек измеряли окулярным микрометром (ув. 15×90). В зависимости от размеров рассчитывали объемы ядер и ядрышек по формулам эллипса или шара.

Измерения проводили в 100 клетках на каждом срезе в клубочковой и пучковой зонах. Продукцию кортикостероидов *in vitro* определяли с помощью тонкослойной хроматографии [7, 8]. Гормоны определяли у 60 животных: 20 контрольных и по 20 в каждой экспериментальной группе.

Морфологические исследования проводили на надпочечниках 15 животных по 5 в каждой группе.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание животных в пеналах, ограничивающих их подвижность, вызывает двухфазные изменения в размерах ядер клеток коры надпочечников. На 10-й день гипокинезии объемы ядер клеток клубочковой и пучковой зон существенно возрастают. На 3-й день гипокинезии объемы ядер снижаются до уровня более низкого, чем в контроле (табл. 1).

этионин — подавляет активность гистидиндекарбоксилазы (рис. 4) и секрецию HCl (рис. 3) как у контрольных, так и у индуцированных пентагастрином крыс. В то же время ингибиторы транскрипции — актиномицин Д и аурантин — подавляют только секрецию HCl и активность гистидиндекарбоксилазы, индуцированные пентагастрином, не влияя на эти процессы у контрольных животных (рис. 1, 2). Эти данные дают основание предположить, что основной (фоновый) уровень желудочной секреции поддерживается за счет процесса трансляции — синтеза ферментов, необходимых для секреции HCl (например, гистидиндекарбоксилазы) на долгоживущих матрицах РНК. Увеличение секреции HCl, вызываемое пентагастрином, очевидно, с транскрипцией участков ДНК и синтезом молекул РНК, обеспечивающих образование гистидиндекарбоксилазы. Если гастрин (пентагастрин) усиливает секрецию HCl в желудке на транскрипционном уровне, индуцируя гистидиндекарбоксилазу, то иные регуляторы секреции могут, вероятно, осуществлять свои действия на трансляционном уровне.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
27/XII 1973

### ЛИТЕРАТУРА

1. R. A. Gregory. *Gastroenterology*, 1966, 51, 953.
2. J. S. Morley. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1968, 170, 97.
3. J. S. Morley, H. J. Tracy, R. A. Gregory. *Nature*, 1965, 207, 1356.
4. R. I. Salganik, S. V. Argutinskaya, R. I. Bersimbaev. *Experientia*, 1971, 27, 53.
5. Р. И. Салганик, С. В. Аргутинская, Р. И. Берсимбаев. *Вопр. мед. химии*, 1971, 17, 516.
6. S. D. I. Yeh, M. E. Shils. *Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, 1969, 130, 807.
7. A. M. Barret. *J. Pharm. Pharmacol.*, 1966, 18, 633.
8. E. Farber, H. K. Shull, S. Villa-Trevino, B. Lombardi, M. Thomas. *Nature*, 1964, 203, 34.
9. R. J. Levine, D. E. Watts. *Biochem. Pharmacol.*, 1966, 15, 841.
10. D. R. Buhler. *Analyt. Biochem.*, 1962, 4, 413.
11. Б. П. Бабкин. Секреторный механизм пищеварительных желез. М., Медгиз, 1960.
12. C. F. Code. *Federat. Proc.* 1965, 24, 1311.
13. G. Kahlson, E. Rosengren, D. Svahn, R. Thunberg. *J. Physiol.*, 1964, 174, 400.
14. Р. И. Салганик, Р. И. Берсимбаев, С. В. Аргутинская. *Докл. АН СССР*, 1972, 206, 236.

R. I. Bersimbaev, S. V. Argutinskaya

### EFFECT OF INHIBITORS RNA AND PROTEIN SYNTHESIS ON HISTIDINE DECARBOXYLASE ACTIVITY AND PRODUCTION OF HCL IN RAT GASTRIC MUCOSA IN SPONTANEOUS AND PENTAGASTRIN-INDUCED SECRETION

It was shown that inhibitors of transcription — actinomycin D and aurantine inhibit the HCl secretion and histidine decarboxylase activity in the rat gastric mucosa induced by pentagastrin without affecting these processes in control animals. Ethionine — inhibitor of the protein synthesis inhibits histidine decarboxylase activity and gastric secretion both in control and in pentagastrin stimulated rats.

The results obtained confirm that the basal (background) level of gastric secretion is supported by the translation process — the synthesis of enzymes necessary for HCl secretion (histidine decarboxylase, for example), on long — living RNA templates. The increase of HCl secretion stimulated by pentagastrin is provided, evidently, by the transcription of DNA and the synthesis of RNA molecules resulting in formation of histidine decarboxylase.



Таблица 1  
Объем ядер (мк<sup>3</sup>) клеток коры надпочечников крыс

Группа животных	Клубочковая зона		Пучковая зона	
	M±m	p	M±m	p
Контрольная . . . . .	41,9±0,7	—	68,8±1,42	—
Гипокинезия, 10 дней . . . . .	46,4±0,8	<0,001	77,6±1,18	<0,001
Гипокинезия, 30 дней . . . . .	36,7±0,7	<0,001	64,7±0,9	<0,02

Примечание. p — достоверность различий в сравнении с контрольными животными.

Изменение объемов ядер и ядрышек имеет несколько иную динамику. На ранних сроках гипокинезии (10-й день) объемы ядрышек в клетках клубочковой и пучковой зон увеличиваются почти на одну и ту же величину (0,38 и 0,45 мк<sup>3</sup>). В дальнейшем, к 30-му дню гипокинезии, объемы ядрышек несколько уменьшаются, но все же продолжают оставаться на более высоком уровне по сравнению с контролем (табл. 2).

Полученные результаты относительно увеличения объемов ядер соответствуют данным И. С. Юргенса [3], согласно которым увеличение объемов ядер в пучковой зоне обнаруживает статистически достоверное различие в первые 10 суток гипокинезии. В это же время нами зарегистрировано максимальное увеличение размеров ядрышек.

Таблица 2  
Объем ядрышек (мк<sup>3</sup>) клеток коры надпочечников крыс

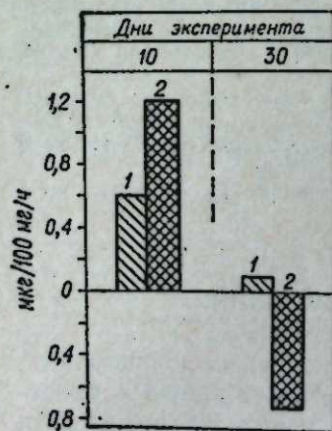
Группа животных	Клубочковая зона		Пучковая зона	
	M±m	p	M±m	p
Контрольная . . . . .	2,55±0,06	—	5,26±0,09	—
Гипокинезия, 10 дней . . . . .	2,93±0,07	0,001	5,71±0,09	0,001
Гипокинезия, 30 дней . . . . .	2,75±0,05	0,01	5,66±0,08	0,001

В обычных условиях размеры ядрышек клеток коры надпочечников, связанные с синтезом рибосомной РНК [9, 10], достаточно хорошо отражают общую функциональную активность железы и способность продуцировать гормоны [11, 12]. Определение кортикостероидов показало, что надпочечники крыс с 10-дневной гипокинезией продуцируют *in vitro* значительно большее количество ДОКА и кортикоостерона (см. рисунок).

Увеличение объемов ядер и ядрышек, сочетающееся с повышенным уровнем продукции кортикостероидов, характерно для стресса. На развитие стресса у крыс в течение первых дней (недели) содержания в тесных пеналах указывает ряд авторов [3, 5, 13].

Более сложная картина наблюдалась нами на 30-й день гипокинезии, когда объемы ядер и продукция кортикоостерона снижались, а объемы ядрышек продолжали оставаться на повышенном уровне. Если уменьшение объемов ядер может рассматриваться как возможное проявление неспецифической реакции, отражающей обезвоживание организма и общее снижение пластического обмена [7, 14, 15], то снижение продукции кортикоостерона, безусловно, должно быть отнесено к проявлению гиподисфункции коры надпочечников.

Обращает на себя внимание избирательное снижение продукции кортикоостерона по сравнению с продукцией ДОКА, удерживающейся



1 — дезоксикортикостерон; 2 — кортикостерон.

на уровне, близком к контролю. Значительное расхождение между продукцией кортикоостерона и его непосредственного предшественника ДОКА [16] позволяет предполагать преимущественное угнетение стероидогенеза на уровне митохондриальной коры надпочечников, возможно, в связи с их «функциональной атрофией».

Можно высказать предположение, что увеличение размеров ядрышек в этих условиях отражает напряженность компенсаторных процессов, направленных в конечном счете на поддержание адаптивного уровня продукции кортикоостероидов.

Таким образом, изменения в морфофункциональном состоянии коры надпочечников крыс на протяжении длительной гипокинезии представляет собой сложный динамический процесс, имеющий стрессовые фазы тревоги и резистентности (адаптации), отражающий перестройку в регуляторных звеньях [14, 16] гипоталамо-гипофизарнонадпочечниковой системы и в периферических структурах, обеспечивающих стероидогенез.

Новосибирский государственный университет,  
Новосибирский государственный  
медицинский институт

Поступила в редакцию  
28/V 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

- В. В. Парин и др. Космическая биология и медицина, 1970, 5, 59.
- В. В. Португалов, Е. И. Ильина-Какуева, Т. В. Артюхина и др. Тр. конф. «Эксперим. исслед. гипокинезии изменений газовой среды и других факторов».
- И. Л. Юргенс. Цитологическая характеристика функционального состояния коры надпочечников при хроническом действии нагрузок. Канд. дисс. Владивосток, 1972.
- В. С. Невстроева, Б. М. Федоров. Предболезнь, ч. 2. М., 1969, 252.
- В. Б. Пищик. Матер. 3-й научной конф. молодых спец. М., 1969, 31.
- О. И. Кириллов. Морфофункциональный анализ патофизиологических механизмов неспецифической адаптации организма к изменению уровня мышечной активности. Автореф. докт. дисс. Томск, 1973.
- Т. И. Иваненко, Р. Н. Щедрина, М. И. Кандрор. Проблемы эндокринологии, 1968, № 1, 72.
- М. Г. Колпаков, П. М. Красс. Докл. АН СССР, 1967, 172, 1, 233.
- И. И. Кикинадзе. Цитология, 1961, 1, 3.
- W. Sandritter. Anat. Anz., 1954, 101, Erg.—H., S. 55.
- С. Г. Колаева. В кн.: Альдостерон и адаптация к изменениям водно-солевого режима. Л., 1968, 38.
- Р. Рабен. Nature, 1964, 195, 374.
- В. В. Португалов, Е. И. Ильина-Какуева, К. Д. Рохленко, В. И. Старостин. Авиационная и космическая медицина, т. 2. М., 1969, 163.
- Т. В. Артюхина. Тр. конф. «Экспериментальные исследования стресса, изменений газовой среды, ускорений, перегрузок и других факторов». 1968, 3.
- Я. Е. Хесин. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. М., 1967.
- Н. А. Юдаев. В кн.: Современные вопросы эндокринологии. М., 1969, 7.

#### L. L. Kolpakova, M. D. Shmerling, Yu. P. Shorin MORPHOFUNCTIONAL STATE OF THE ADRENAL CORTEX IN RATS UNDER THE STATE OF HYPOKINESIA

A morphometric study of the nucleolar apparatus of adrenal cortical cells and biochemical study of corticosteroids in rats under the state of hypokinesia showed that on the 10th day of the experiment (keeping in penals) an increase in nucleolar volume followed by an intensification of steroidogenesis took place; on the 30th day of the experiment there was an important decrease in nucleolar volume and that of corticosteroid production in contrast to indices of nuclear volumes and DOCA production whose decrease was less significant. These changes reflect two phases of the stress and permit to make some suppositions about steroidogenesis under the state of hypokinesia.

М. Г. ПОЛЯК, Л. Л. КОЛПАКОВА, Р. А. САМСОНЕНКО

### ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИИ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ И ЮКСТАГЛОМЕРУЛЯРНОГО АППАРАТА ПОЧЕК КРОЛИКОВ ПРИ ВВЕДЕНИИ ЭСТРАДИОЛА \*

Длительное введение эстрадиола кроликам нарушало согласованность между морфологическими и функциональными показателями активности коры надпочечников. В группе экспериментальных животных снижился вес надпочечников, уменьшились объемы ядер и ядрышек в клетках клубочковой зоны. Заметно повысилась продукция альдостерона, и резко возросла продукция гидрокортизона. Увеличилось содержание ренина в почках. Опосредованное действие эстрадиола проявилось в эффектах, отражающих стимулирующее влияние АКТГ и ренин-ангиотензинной системы. Непосредственное действие эстрадиола уменьшило показатели белково-синтетической деятельности ядерного аппарата клеток коры надпочечников и наряду с этим, по-видимому, повысило активность митохондриальных ферментов, ответственных за биогенез кортикостероидов.

Функциональное состояние различных зон коры надпочечников существенно зависит не только от активности специфических регуляторных систем (АКТГ и ренин-ангиотензина), но и от влияния других гормонов, в частности половых стероидов.

Так, при изменении секреции эстрогенов, наблюдающейся в различные периоды полового цикла и беременности, а также при приеме препаратов с эстрогенной активностью существенно изменяются функции коры надпочечников [1—4]. Эти сдвиги могут быть связаны как с активацией АКТГ гипофиза [5, 6] и альдостеронстимулирующего действия ренин-ангиотензина [7—9], так и с непосредственным действием эстрогенов на ткань надпочечников (преимущественно его клубочковой зоны) [10, 11]. Длительное введение больших доз эстрогенов с развитием выраженного гиперэстрогенизма моделирует ряд состояний организма (вторая половина беременности, удлиненная фаза эструса у некоторых видов животных). Сопоставление данных о продукции гормонов надпочечников с морфологическими проявлениями деятельности железы позволяет выявить возможные механизмы действия эстрогенов на надпочечники.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты поставлены на 18 половозрелых кроликах-самках весом 2,5—3,5 кг, отсаженных за 30 дней до опыта от самцов. Эстрадиолдипропионат в масляном растворе вводили в дозе 0,5 мг/кг через день в течение 30 дней, что позволило вызвать состояние выраженного гиперэстрогенизма независимо от фазы полового цикла и эндогенного уровня гормонов. В конце срока животных забивали отсечением головы. При осмотре половых органов отмечались явления гиперэстрогенизма (утолщение стенок матки, кровоизлияния в яичниках). Исследовали продукцию кортикостероидов, производимую надпочечниками *in vitro*. Стероиды разделяли методом тонкослойной хроматографии, их количества определяли по цветной реакции с тетразолловым синим на спектрофотометре [12]. Для проведения морфологических исследований надпочечники фиксировали жидкостью Лилли, заливали парафином и окрашивали по Браше. Измеряли ширину клубочковой зоны и диаметр ядер и ядрышек окулярным микрометром (дв 15×90) в 100 клетках на каждом срезе. Рассчитывали объемы ядер и ядрышек по формулам эллипса и шара. Ренин в почках определяли прямым методом: по прессорной реакции на солевые экстракты почек у нефрэктомизированных крольчих. При тестировании всегда вводили одинаковое количество экстракта, соответствующее 5 мг почечной ткани.

\* Фрагменты работы доложены на симпозиуме «Альдостерон и водно-солевой гомеостаз» (Новосибирск, 1968).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали эксперименты, введение эстрадиола существенно не отразилось на общем состоянии крольчих. Не было выраженных отличий в весе животных. У крольчих, получавших эстрадиол, отмечалось некоторое уменьшение веса надпочечников по сравнению с контролем (табл. 1). Введение эстрогена вызвало выраженные изменения продукции кортикостероидов.

При расчете продукции гормонов на 100 мг надпочечниковой ткани отмечалось увеличение синтеза альдостерона и в особенности гидрокортизона у крольчих, получавших эстрадиол. Продукция кортикостерона достоверно не изменялась.

Таблица 1  
Влияние эстрадиола на функцию надпочечников у кроликов ( $M \pm m$ )

Животные	Число животных	Вес надпочечников		Продукция кортикостероидов МКГ (100 мг)		
		абсолютн. мг	относит. г/кг веса	альдостерон	кортикостерон	гидрокортизон
Контрольные	6	560±70	0,17±0,02	0,34±0,05	0,33±0,05	0,07±0,03
После введения эстрадиола	12	390±30	0,12±0,01	0,61±0,07	0,56±0,09	0,23±0,03
$p <$		0,05	0,1	0,01	0,1	0,01

При расчете продукции альдостерона на вес надпочечника и на 1 кг веса животного эти различия нивелировались ( $0,54 \pm 0,05$  мкг/кг в контроле и  $0,75 \pm 0,14$  мкг/кг у опытных животных,  $0,05 < p < 0,1$ ).

Морфологические исследования показали, что ширина клубочковой зоны надпочечников существенно не различалась у контрольных и опытных животных ( $142 \pm 11$  и  $131 \pm 9$  мк соответственно), но объемы ядер и ядрышек под влиянием эстрадиола заметно уменьшились (табл. 2). Произошло также увеличение ядерно-ядрышкового соотношения.

Таблица 2  
Морфофункциональная характеристика клубочковой зоны надпочечников у кроликов после введения эстрадиола ( $M \pm m$ )

Животные	Число животных	Ширина зоны, мк	Объем ядер, мк	Объем ядрышек, мк	Ядерно-ядрышковые соотношения
Контрольные	6	142±11	58,3±2,0	2,17±0,06	2,7
После введения эстрадиола	12	131±9	50,4±1,2	1,46±0,04	3,5
$p <$		0,5	0,01	0,001	—

После введения эстрадиола у крольчих наблюдалось отчетливое увеличение прессорной активности солевых экстрактов почек:  $86 \pm 3$  мм рт. ст. против  $66 \pm 3$  мм рт. ст. в контроле ( $p < 0,001$ ). Эти различия свидетельствуют об увеличении содержания ренина в почках крольчих, получавших эстрадиол. Как видно из приведенных данных, длительное введение эстрадиола оказывает сложное воздействие на надпочечники, свидетельствующее

о существенных сдвигах в регуляции их функции на различных уровнях.

Изменение продукции глюкокортикоидов, выражающееся в появлении заметных количеств гидрокортизона у кроликов, отражает нарастание адренокортикотропной активности гипофиза. Влияние эстрогенов на выделение АКТГ гипофизом описано в литературе [13]: Повышение АКТГ — функции гипофиза — могло быть следствием ограничения тормозящего действия кортикостероидов на гипоталамус по механизму обратной связи как результат усиления связывания кортикостероидов белками плазмы, вызываемого эстрогенами [14].

Способность АКТГ увеличивать образование гидрокортизона у кроликов показана в нескольких исследованиях [15, 16]. Не исключено также, что повышение продукции гидрокортизона в наших экспериментах в какой-то мере зависело от непосредственного стимулирующего действия эстрадиола на надпочечники, обнаруженного в опытах на морских свинках [17].

Судя по интенсивности параболки альдостерона надпочечниками *in vitro* (в мкг/100 мг ткани/ч), биосинтез альдостерона увеличивается при многодневном воздействии эстрадиола. Однако отсутствие достоверных сдвигов в продукции гормона всем надпочечником в расчете на вес животного подвергает сомнению развитие гиперальдостеронизма в наших экспериментах. Хотя многочисленные литературные данные подтверждают такую возможность. Так, увеличение секреции альдостерона у людей происходит при введении эстрогенных препаратов [2, 8, 18], в различные фазы полового цикла [4] и может быть обнаружено при беременности [3]. Активация клубочковой зоны коры надпочечника при действии эстрогенов связывается с усилением стимулирующего действия ренин-ангиотензинной системы [7, 9, 19].

Изменение взаимоотношений в отдельных звеньях ренин-ангиотензинной системы при действии эстрогенов было подтверждено в опытах на крысах [20, 21]. Об увеличении концентрации ангиотензина II в плазме при гиперэстрогенизме либо возможности такого увеличения говорится в ряде работ [4, 22]. В наших экспериментах также обнаружена активация ренин-ангиотензинной системы. Однако действие эстрогенов на надпочечники неоднозначно. При сохранении, а возможно, и при определенном усилении функциональной активности клубочковой зоны, выраженном в увеличении продукции альдостерона, отмечаются морфологические признаки угнетения клеток данной зоны надпочечника: уменьшение размеров ядер и ядрышек (см. табл. 1, 2).

В работах [23, 24] показано наличие прямой коррелятивной зависимости между размерами ядер и ядрышек и функциональной активностью надпочечниковых желез. Полагают, что увеличение объемов ядрышек отражает усиление синтеза рибосомных РНК и рибосомных белков [25, 26], с которыми может быть связана параболка белков-ферментов, участвующих в процессах биогенеза стероидов. С этих позиций уменьшение размеров ядер и ядрышек должно было сопровождаться снижением стероидогенеза. Однако в экспериментах этого не наблюдалось. Уменьшение объемов ядрышек, обнаруженное в наших опытах, соответствует биохимическим данным о снижении РНК в надпочечниках самок крыс, получавших значительные дозы эстрадиола [27]. Мы не располагаем собственными данными, которые объясняли бы причины несоответствия между морфологическими и биохимическими признаками активности коры надпочечников. По этому поводу могут быть высказаны лишь некоторые предположения. Не исключено, что в условиях эстрогенизации повышение продукции альдостерона могло происходить за счет непосредственного стимулирующего действия эстрадиола на 11- и 18-гидроксилирование в митохондриях клеток клубочковой зоны. На это указывается в работах Нельсона и сотр. [10, 11].

Таким образом, расхождение биохимических и морфологических показателей активности коры надпочечника, наблюдавшееся при введении эстрадиола, может отражать разные стороны прямого и опосредованного влияния гормонов. Значительные дозы эстрадиола могут ингибировать белково-синтетические процессы в клетках коры надпочечника. В то же время эстрадиол может повышать биогенез кортикостероидов как непосредственно, так и опосредованно через регуляторные системы АКТГ и ренин-ангиотензин.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Введение эстрадиола крольчихам (0,5 мкг/кг) через день в течение 20 дней вызывает значительное увеличение продукции гидрокортизона, относительное повышение продукции альдостерона (в расчете на 100 мг надпочечниковой ткани), несмотря на уменьшение объемов ядер и ядрышек в клетках клубочковой зоны надпочечников. В почках животных, получавших эстрадиол, повышается содержание ренина.

Несоответствие между биохимическими и морфологическими признаками активности клубочковой зоны, по-видимому, отражает разные стороны действия эстрадиола и ренин-ангиотензинной системы.

Новосибирский государственный университет,  
Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
17/IV 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. G. Pincus, M. Hirai. Acta endocrin. (Kbh.), 1964, 45, Supplement 90, 191.
2. J. H. Laragh, J. E. Sealey, J. G. G. Ledingham, M. A. Newton. JAMA, 1967, 201, 918.
3. R. J. Weir, D. B. Paintin, G. I. S. Robertson, M. Tree, K. Fraser. J. Young. Proc. Roy. Soc. Med., 1970, 63, 1101.
4. J. A. Sundsfjord, A. Aakvaag. Acta Endocrin. (Kbh.), 1970, 64, 452.
5. М. Н. Сурина. Пробл. эндокринолог., 1968, № 5, 86.
6. C. A. Gemzell. Acta Endocr. (Kbh.), 1952, 11, 221.
7. R. D. Gordon, L. M. Fishman, G. W. Liddle. J. Clin. Endocr. & Metab., 1967, 27, 385.
8. M. H. Weinberger, A. Y. Dowdy, G. W. Noves, J. A. Leutscher.
9. S. L. Skinner, E. K. Lumbers, E. M. Symonds. Clin. Sci., 1969, 36; p. 67.
10. Wehuhold A. Ruhmann, R. Lauro, D. H. Nelson. Endocrinology, 1970, 86, 175.
11. Don H. Nelson. Functions of the Adrenal Cortex, 1968, 2, 813.
12. М. Г. Колпаков и др. Докл. АН СССР, 1967, 172, № 1, 233.
13. M. D. Coyne, I. I. Kitay. Endocrinology, 1969, 85, 1097.
14. В. Б. Розен, А. В. Антоничев. Пробл. эндокринолог., 1966, № 6, 76.
15. Н. А. Юдаев, С. А. Афиногенова. Пробл. эндокр., 1960, № 1, 19.
16. М. С. Морозова. Пробл. эндокринолог., 1965, № 1, 71.
17. Н. А. Юдаев, А. С. Микоша. Биохимия, 1963, вып. 3, 462.
18. F. H. Katz, S. A. Kappa. J. Clin. Invest., 1967, 46, 1768.
19. E. R. Lumbers. Austr. J. Exp. Biol. & Med. Sci., 1970, 48, 493.
20. A. Nasjletti, M. Matsunaga, G. M. S. Masson. Endocrinology, 1969, 85, 967.
21. G. Menard, A. Malmajac, R. Milliez. Endocrinology, 1970, 88, 774.
22. A. Nasjletti, M. Matsunaga, H. Tateishi, G. M. S. Masson. J. Clin. & Lab. Med., 1971, 78, 30.
23. W. Sandritter. Anat. Anz., 1954, 101, Erg. H. S. 55.
24. С. Г. Колаева. В кн.: Альдостерон и адаптация к изменениям водно-солевого режима. Л., 1968, стр. 38.
25. И. И. Кикинадзе. Цитология, 1961, с. 3.
26. H. Paven. Nature, 1964, 195, 374.
27. J. J. Kitay. Functions of the Adrenal Cortex, 1968, 2, 775.

CHANGE OF THE ADRENAL CORTICAL FUNCTION  
AND RENAL JGA DURING OESTRADIOL INJECTIONS IN RABBITS

A prolonged oestradiol injections had affected the co-ordination between morphological and functional indices of the adrenal cortical activity. In the group of experimental animals the adrenal weight lowered, nuclear and nucleolar volumes in z. glomerulosa cells decreased. At the same time, there was a significant increase in aldosterone production and a sharp increase in hydrocortisone production. The content of renin in the kidney risen. An indirect effect of oestradiol was expressed in actions suggesting a stimulating influence of ACTH and of the renin-angiotensin system. A direct effect of oestradiol diminished indices of the protein synthesis activity of the adrenal cortical cell nuclear apparatus and, at the same time, evidently, increased the activity of mitochondrial enzymes responsible for the biogenesis of corticosteroids.

А. Ф. НИКИФОРОВ, Г. И. БОРОДАЕВСКАЯ, Г. Г. КНЯЗЕВ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КАТЕХОЛАМИНОВ  
В СИМПАТИЧЕСКИХ УЗЛАХ КОШКИ  
ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ПРЕ- И ПОСТГАНГЛИОНАРНЫХ  
НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

При перерезке пре- и постганглионарных нервных волокон в нейронах и волокнах верхнего шейного симпатического узла кошки выявлены различия в характере и динамике изменений флуоресценции катехоламинов.

При перерезке постганглионарных нервных волокон в ранние сроки наблюдалось увеличение флуоресценции нервных волокон и снижение ее в нервных клетках. В дальнейшем флуоресценция в нервных клетках и волокнах полностью исчезала. Первые признаки ее восстановления появлялись на 30-е сутки после операции.

Преганглионарная перерезка нервных волокон верхнего шейного симпатического узла в ранние сроки приводила к увеличению флуоресценции некоторых клеток и нервных волокон. В более поздние сроки катехоламиновая флуоресценция не отличалась от контроля.

В чувствительном узле блуждающего нерва флуоресценция нервных клеток не обнаружено.

Современные представления о локализации моноаминов, в частности катехоламинов, в центральной и в периферической нервной системе получены главным образом благодаря флуоресцентно-гистохимическому методу, разработанному Фальком с сотр. в 1962 г. [1]. Показано, что катехоламины присутствуют в специфических, норадренергических и дофаминергических нейронах, а также в их терминалях, причем в последних концентрация катехоламинов более выражена. Это подтверждает предположение ряда исследователей о медиаторной роли катехоламинов как нейротрансмиттеров в определенных областях мозга и периферической нервной системе.

В настоящее время имеются работы, посвященные изучению катехоламиновой флуоресценции в симпатических ганглиях [2-5]. Впервые распределение катехоламинов в симпатических ганглиях было описано в 1963 г. [3], показано, что симпатические нервные клетки имеют две формы катехоламиновой флуоресценции. По данным Эранкё [5], во всем перикарионе нейрона обнаруживается диффузная флуоресценция, а по периферии цитоплазмы нейрона флуоресценция выявляется и в виде гранул.

По интенсивности флуоресценции симпатические нервные клетки имеют сильную вариабельность [3, 6]. По мнению Норберга [7], концентрация норадреналина в симпатических нервных клетках хорошо

укладывается в линейную часть зависимости интенсивности флуоресценции от концентрации, тогда как в терминалях вследствие высокой концентрации моноаминов дает себя знать эффект гашения флуоресценции.

В симпатических ганглиях кроме клеток, дающих «длинные» и «короткие» адренергические волокна, содержится некоторое количество маленьких сильно флуоресцирующих так называемых SIF-клеток [8, 9]. Эти клетки, лежащие около интраганглионарных капилляров, имеют короткие отростки внутри ганглия и содержат большие гранулярные везикулы с запасами катехоламинов.

Большинство исследователей считают, что катехоламины синтезируются в клеточном теле и током в аксоплазмы переносятся в терминальные участки аксонов, где происходит их накопление. В отличие от этой точки зрения существует другая [10], согласно которой основной функцией аксоплазматического тока является снабжение терминалей ферментами, необходимыми для местного синтеза в них катехоламинов.

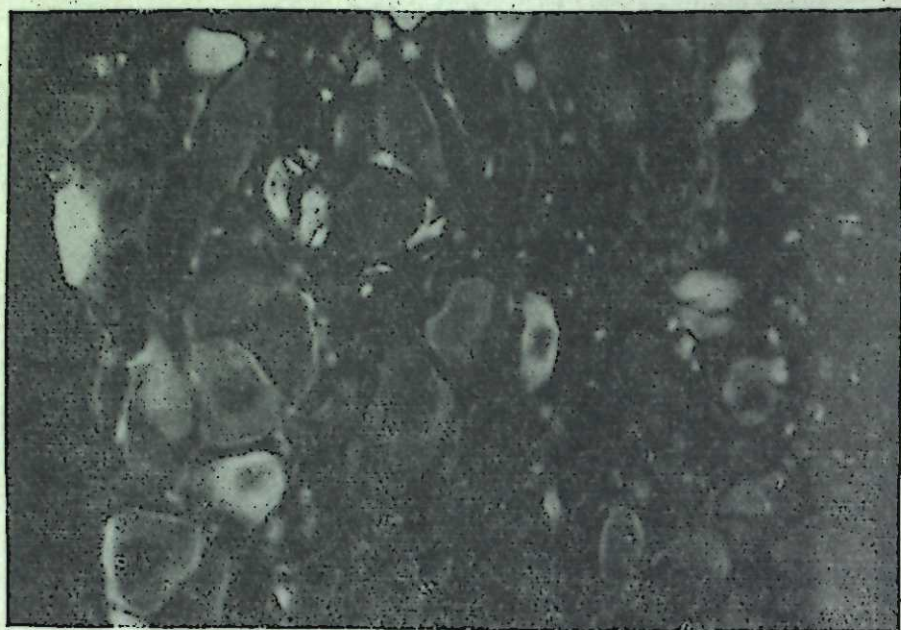
Среди проблем, связанных с изучением катехоламинов в симпатической нервной системе, особый интерес представляют вопросы катехоламиновой флуоресценции в ганглиях при перерезке пре- и постганглионарных нервных волокон. При перерезке постганглионарных нервных волокон большинство авторов отмечают снижение или полное исчезновение катехоламиновой флуоресценции в ганглиях [11, 12]. При перерезке преганглионарных нервных волокон одни авторы [11] не видели изменений катехоламиновой флуоресценции в ганглиях, другие [12] указывают на увеличение интенсивности флуоресценции в ранние сроки после операции в большинстве ганглиозных клеток. К сожалению, эти исследования проведены на разных видах животных с использованием различных объектов. Кроме того, в работах не приводится динамика изменения катехоламинов. Более подробный анализ изменений катехоламиновой флуоресценции в разные сроки после перерезки пре- и постганглионарных нервных волокон мог бы дать важные сведения о реакции нервной клетки при этих воздействиях. Используя метод флуоресценции, мы провели исследование катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки в разные сроки после перерезки пре- и постганглионарных нервных волокон.

МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили верхние шейные симпатические узлы кошки, взятые через 1, 5, 15, 30 суток после перерезки пре- и постганглионарных нервных волокон. Для контроля использовали верхние шейные симпатические узлы неоперированных животных. Операции и забор материала проводили под эфирным наркозом. Отсеченные узлы быстро замораживали в жидком пропане, охлажденном жидким азотом, лиофилизировали и обрабатывали газообразным формальдегидом при 80°С по методу Фалька и Оумана [13]. Каждый десятый срез толщиной 10 мк изучали и фотографировали на люминесцентном микроскопе МЛ-26. При использовании в качестве запирающего фильтра ЖС-17 нервные клетки и волокна, содержащие катехоламины, обладают зеленой флуоресценцией.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

В норме распределение катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки имело характерный вид, описанный многими авторами. По интенсивности флуоресценции наблюдалась значительная вариабельность нейронов. У большинства нейронов цитоплазма флуоресцировала диффузно. По периферии цитоплазмы флуоресценция усиливалась, образуя ярко светящуюся полосу. Ядро было свободно от



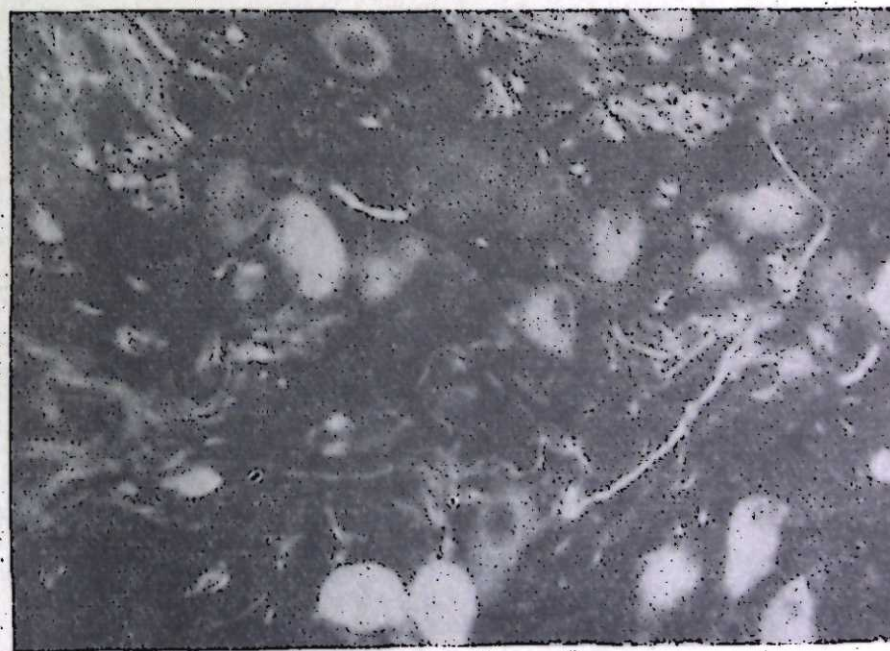
*Рис. 1.* Флуоресценция катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки в норме.  
Микрофотография. Объектив 40, гомаль 1,7.



*Рис. 2.* Флуоресценция катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки на 1-е сутки после перерезки постганглионарных нервных волокон.  
Микрофотография. Объектив 40, гомаль 1,7.



*Рис. 3.* Флуоресценция катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки на 30-е сутки после перерезки постганглионарных нервных волокон.  
Микрофотография. Объектив 40, гомаль 1,7.



*Рис. 4.* Флуоресценция катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле кошки на 5-е сутки после перерезки преганглионарных нервных волокон.  
Микрофотография. Объектив 40, гомаль 1,7.

флуоресцирующего материала. Встречались небольшие ярко флуоресцирующие клетки (рис. 1). Между клетками по периферии узла видны флуоресцирующие волокна, которых особенно много в краниальной части ганглия. Осевая область ганглия была свободна от клеток и содержала слабо флуоресцирующие пучки нервных волокон.

Наши исследования показали, что перерезка пре- и постганглионарных нервных волокон приводит к изменению катехоламиновой флуоресценции в верхнем шейном симпатическом узле кошки. Имеются различия в характере и динамике изменений флуоресценции катехоламинов при различных видах операций. Согласно литературным данным, при перерезке аксона или наложении на него лигатуры катехоламины скапливаются в проксимальном участке аксона и делают его хорошо различимым. Эффект накопления катехоламинов наиболее выражен в первые дни, в дальнейшем катехоламины исчезают, возможно, разрушаясь моноаминоксидазой, которая накапливается в проксимальном участке аксона [11]. В наших экспериментах при перерезке постганглионарных нервных волокон верхнего шейного симпатического ганглия кошки уже через сутки после операции наблюдалось изменение катехоламиновой флуоресценции. Число флуоресцирующих клеток уменьшалось, и значительно снижалась интенсивность флуоресценции в каждой клетке. По мере продвижения от каудального полюса к краниальному эти изменения становились более выраженными. В осевой части ганглия видна зона, занятая пучками ярко флуоресцирующих волокон, интенсивность флуоресценции которых значительно выше нормы. В краниальной части узла флуоресцирующие клетки не встречались и видны были лишь пучки ярко флуоресцирующих нервных волокон (рис. 2).

Аналогичные изменения отмечались и на 5-е сутки после операции, однако флуоресценция нервных волокон в этот период несколько снижалась. На 15-е сутки после перерезки постганглионарных нервных волокон катехоламиновая флуоресценция в верхнем шейном симпатическом узле кошки полностью отсутствовала, видны были лишь единичные оранжево автофлуоресцирующие гранулы. Такие гранулы обнаруживались в более поздние сроки после перерезки постганглионарных нервных волокон на срезах, обработанных водой, когда специфическая флуоресценция катехоламинов исчезала. Есть предположение, что эти гранулы связаны с локализацией флавопротеинов в митохондриях. Первые признаки восстановления флуоресценции нервных клеток и нервных волокон мы видели на 30-е сутки после операции (рис. 3).

При перерезке преганглионарных нервных волокон верхнего шейного симпатического узла наблюдалось увеличение флуоресценции части клеток и нервных волокон в ранние сроки (на 1—5-е сутки) после операции. Сильно флуоресцирующие нервные волокна были более или менее равномерно распределены между клетками (рис. 4). На 15-е и 30-е сутки после перерезки преганглионарных нервных волокон флуоресценция катехоламинов в верхнем шейном симпатическом узле не отличалась от контроля. Увеличение флуоресценции нервных клеток в ранние сроки после перерезки преганглионарных нервных волокон, по-видимому, можно объяснить снятием пресинаптических влияний. Усиление в эти же сроки флуоресценции нервных волокон может быть следствием увеличения катехоламинов в теле нейрона.

Нами также исследовался чувствительный узел блуждающего нерва (*g. nodosum*). Несмотря на имеющиеся в литературе [14] указания о том, что чувствительный узел блуждающего нерва содержит незначительное количество адренергических нейронов и волокон, мы, как и Норберг и Хамбергер [15], исследуя данный ганглий, не обнаружили в нем катехоламиновой флуоресценции.

Институт физиологии СФ АМН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
28/XII 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. B. Falck, N. A. Hillarp, G. Thieme, A. Torp. *J. Histochem. Cytochem.*, 1962, 10, 348.
2. B. Hamberger, K. A. Norberg, F. Sjögvist. *Life Sci.*, 1963, 1, 659.
3. O. Eränkö, M. Hörkönen. *Acta physiol. scand.*, 1963, 58, 285.
4. K. A. Norberg, Bitzen, Ungersted. *Acta physiol. scand.*, 1966, 67, 3.
5. O. Eränkö, *J. Histochem.*, 1972, 4, 3, 213.
6. A. Yamauchi, J. D. Lever. *J. Anatomy*, 1971, 110, 3, 435.
7. K. A. Norberg. *Brain Research*, 1967, 5, 125.
8. O. Eränkö, L. Eränkö. *Progr. Brain Res.*, 1971, 34, 39.
9. B. G. Livett. *Br. med. Bull.*, 1973, 29, 2, 93.
10. L. B. Geffen, B. G. Livett. *Physiol. Rev.*, 1971, 51, 98.
11. M. Hörkönen. *Acta physiol. scand.*, 1964, 63, suppl. 237.
12. Jens Jensen-Holm, Per Juul. *Acta pharmacol. et toxicol.*, 1970, 28, 4, 283.
13. B. Falck, C. Owman. *Acta Univ. Lund. ser.*, 1965, 2, 7, 1.
14. З. И. Михеева. В сб.: Вопросы теор. медицины. Чебоксары, 1972, стр. 157.
15. K. A. Norberg, B. Hamberger. *Acta physiol. scand.*, 1964, 63, 238, 1.

A. F. Nikiforov, G. J. Borodaevskaya, G. G. Knyazev

### DISTRIBUTION OF CATECHOLAMINES IN SYMPATHETIC GANGLIA OF THE CAT AFTER DIVISION OF PRE- AND POSTGANGLIONIC NERVE FIBRES

After the cutting of pre- and postganglionic nerve fibres in neurons and fibres of the *g. cervicalis superior* there have been found differences both in the character and dynamics of changes of fluorescence of catecholamines.

After the cutting of postganglionic nerve fibres in the early periods there was observed the increase of fluorescence in nerve fibres and its fall in nerve cells. Later the fluorescence in nerve cells and nerve fibres absolutely disappeared. The first signs of the restoration of fluorescence appeared on the 30-th day after the operation.

The preganglionic cutting of the nerve fibres of the *g. cervicalis superior* in the early periods resulted in the increase of fluorescence in some nerve cells and fibres. On the later periods the catecholamine fluorescence did not differ from the pattern. On the *g. nodosum n. vagi* the fluorescence in nerve cells has not been found.

УДК 576.858.095.383 : 576.858

A. С. САРАТИКОВ, В. Е. ЯВОРОВСКАЯ, Т. П. ПРИЩЕП,  
С. К. БЛАГЕРМАН, В. Н. КИСЕЛЕВА, М. А. ЛУТЦЕВА

### СВОЙСТВА АНТИВИРУСНОГО ИНГИБИТОРА, ИНДУЦИРОВАННОГО НЕКОТОРЫМИ ПРОИЗВОДНЫМИ ПИРАЗОЛОНА В КУЛЬТУРЕ КЛЕТОК

Описан феномен индукции антивирусного ингибитора в культуре фибробластов эмбриона человека под влиянием некоторых производных пиразолонна. Полученный ингибитор активен в отношении РНК-содержащих вирусов, термостабилен при 56°, устойчив к действию трипсина, инактивируется в кислой среде, не обладает видовой тканевой специфичностью. Изученные свойства ингибитора отличают его от интерферона.

В литературе нет сведений об индукции низкомолекулярными органическими соединениями антивирусных ингибиторов, отличающихся по своим свойствам от интерферона. Нами при исследовании влияния ацилпроизводных пиразолонна на культуру фибробластов человека (ФЭЧ) описан феномен индукции антивирусного ингибитора (АИГ) [1].

Лучшим индуктором АИГ оказался антипириламид стеариновой кислоты. Судя по результатам цитологического анализа и опытов с применением тимидина, меченого тритием, производные пиразолона усиливают функциональную активность клеток ФЭЧ, что, по-видимому, и обуславливает образование АИГ [2]. В настоящей работе дана характеристика некоторых антивирусных свойств АИГ, индуцированного указанными препаратами, позволяющая полагать, что этот ингибитор не идентичен интерферону.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы вирусы: 1) везикулярного стоматита (штамм Indiana), титр  $10^{4,5-5,5}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл; 2) Коксаки А13 (штамм Flores), титр  $10^{5,0-6,5}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл; 3) Коксаки А21 (штамм COE), титр  $10^{4,5-6,0}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл; 4) аденовирус 5 серотипа, титр  $10^{3,0-4,5}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл; 5) ЕСНО 11, титр  $10^{4,5-6,5}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл; 6) осповакцины, титр  $10^{2,5-3,5}$  ТЦД<sub>50</sub>/мл. Штаммы вирусов получены из коллекций Института вирусологии им. Д. И. Ивановского АМН СССР, МНИИВП, Томского НИИВС, Института цитологии и генетики СО АН СССР.

В качестве индуктора АИГ использовали антипириламид стеариновой кислоты (стампирин) [3]. Ингибиторную активность определяли по методике [4] с некоторыми модификациями. Стампирин вносили в дозе 200 мкг/мл в культуру клеток ФЭЧ, предварительно выращенную в течение 72 ч. Через 72 ч контакта при 37° культуральную жидкость сливали и в различных разведениях ( $10^0-10^{-6}$ ) вносили в пробирки с трехсуточной культурой ФЭЧ, через 30 мин контакта добавляли по 100 ТЦД<sub>50</sub>/0,1 мл каждого изучаемого вируса. Результаты учитывали после полной дегенерации контрольных культур ФЭЧ, инфицированных той же дозой вируса. Отсутствие или ослабление цитопатического действия в опытных культурах клеток указывало на наличие АИГ. Титры ТЦД<sub>50</sub>/мл и АИГ<sub>50</sub>/мл (максимальное разведение ингибитора, оказывающее задерживающее действие на 100 ТЦД<sub>50</sub> вируса) подсчитывали по методике [5].

Культуры клеток ФЭЧ и фибробластов эмбрионов кур (ФЭК) получали трипсинизацией общепринятым методом [6]. Кроме того, использовали культуру перевиваемых клеток L.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение спектра антивирусного действия АИГ в культуре ФЭЧ показало (табл. 1), что из числа изученных чувствительны к АИГ РНК-содержащие вирусы: везикулярного стоматита, ЕСНО 11, Коксаки А13, Коксаки А21. В то же время репродукция ДНК-содержащих вирусов — аденовируса, осповакцины — в культуре клеток в присутствии АИГ не изменялась.

АИГ устойчив к действию некоторых физических и химических факторов (табл. 2): он сохранял антивирусную активность после замораживания (-10°) и оттаивания (+37°), а также при -10 и 4° в течение месяца,

Таблица 1  
Сравнительная чувствительность вирусов к АИГ в культуре клеток ФЭЧ

Вирус	Число ТЦД <sub>50</sub> ингибируемых АИГ по сравнению с контролем (в параллельном титровании вирусов)	Титр АИГ <sub>50</sub> /мл
Везикулярного стоматита	10	1:64
Коксаки А13	10	1:128
Коксаки А21	1000	
ЕСНО 11	10	
Аденовирус 5 серотипа	Нет ингибиции	
Осповакцины	»	

Таблица 2  
Устойчивость АИГ к действию различных факторов

Свойства	Условия опыта	Титр АИГ <sub>50</sub> /мл к вирусу Коксаки А13		Титр АИГ <sub>50</sub> /мл к вирусу везикулярного стоматита	
		до обработки	после обработки	до обработки	после обработки
Термоустойчивость	Нагревание в водяной бане в течение 1 ч при 56, 60, 65, 75, 100°	1:32	1:32	1:32	1:32
		1:32	1:16	1:16	1:16
		1:32	1:16	1:16	1:16
		1:32	—	1:16	—
		1:32	—	1:16	—
	Сохранение активности при хранении (максимальные сроки наблюдения):				
	37°, 4 суток	1:32	1:16	1:32	1:32
	20°, 10 суток	1:32—1:16	1:16	1:16	1:16
	4°, 30 суток	1:64	1:64—1:32	1:32	1:32
	-10, 30 суток	1:64	1:64	1:32	1:32
Устойчивость к кислой среде	pH 2,2, в течение 1 суток при 4°	1:32	—	1:64	—
Устойчивость к трипсину	Трипсин 0,1%, pH 7,2; 37°, 1 ч	1:16	1:16	1:64	1:64

Примечание. — полная инактивация ингибитора.

при 20° в течение 10 суток, при 37° — 4 суток (сроки наблюдения). Активность АИГ существенно не изменялась при прогревании в течение 1 ч при 56°, прогревание при 60 и 65° приводило к снижению активности АИГ. Дальнейшее повышение температуры прогревания (75, 100°) инактивировало АИГ.

Выявлена устойчивость АИГ к действию трипсина. Смесь АИГ и трипсина (конечная концентрация 0,1%, pH 7,2) после прогревания в течение 1 ч при 37° и последующей инактивации трипсина при 56° в течение 30 мин полностью сохраняла антивирусную активность.

Препараты АИГ не обладают кислотоустойчивостью: после добавления 0,1 н. HCl до pH 2,2 и хранения при 4° в течение суток наступала их инактивация.

АИГ не имеет видовой тканевой специфичности: полученный в первичной

Таблица 3  
Основные свойства АИГ и интерферона

Свойство	АИГ	Интерферон
Торможение репродукции РНК-содержащих вирусов ДНК-содержащих вирусов	+	+
Видовая тканевая специфичность	—	+
Устойчивость к действию кислой среды (pH 2,2, в течение 1 суток)	—	+
Устойчивость к действию трипсина	+	—
Термоустойчивость при нагревании: 56° в течение 1 ч 4° в течение 30 суток	+	+

культуре ФЭЧ, ФЭК, а также, в перевиваемой линии мышинных клеток L, он был одинаково активен в гомологичных и гетерологичных клетках. Культуральная жидкость тканевых культур ФЭЧ, ФЭК и L-клеток, не обработанных изучаемыми препаратами, не обладала антивирусной активностью.

Сравнение свойств АИГ, индуцированных производными пиразолона, и интерферона (табл. 3) свидетельствует об их существенном различии по спектру антивирусного действия, резистентности к трипсину, по влиянию кислой среды и видовой специфичности.

Описанная нами индукция АИГ в культуре клеток низкомолекулярными органическими соединениями, по-видимому, может быть использована для получения эффективных антивирусных средств.

Томский медицинский институт,  
Новосибирский медицинский институт

Поступила в редакцию  
14/II 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. С. Саратиков, В. Е. Яворовская, Т. П. Прищеп и др. Фармакол. и токсикол., 1973, 36, № 1, 67.
2. А. С. Саратиков, В. Е. Яворовская, Т. П. Прищеп и др. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1972, № 7, 89.
3. А. С. Саратиков, Т. П. Прищеп и др. Фармакол. и токсикол., 1972, 35, № 6, 723.
4. J. Vilček. Acta virologica, 1961, 5, 278.
5. L. Reed, H. Muench. Amer. J. Hyg., 1938, 27, 493.
6. В. Д. Соловьев, Т. А. Бектимиров. Тканевые культуры в вирусологии. М., 1963.

A. S. Saratikov, V. E. Yavorovskaja, T. P. Prischep,  
S. K. Blagerman, V. N. Kiseleva, M. A. Lutzeva

#### PROPERTIES OF ANTIVIRAL INHIBITOR INDUCED BY SOME PYRAZOLON DERIVATIVES IN CELLULAR CULTURE

There has been described the phenomenon of induction of the antiviral inhibitor in the obtained inhibitor is active as regards to the RNA — containing viruses, thermostable. The obtained inhibitor is active as regards to the RNA — containing viruses, thermostable, trypsin resistant and appeared inactive in acid medium. It is not characterized by tissular specificity. The examined features of this inhibitor distinguish it from interferon.

А. С. САРАТИКОВ, В. К. ГОРШКОВА, Т. М. ЗЫРЯНОВА

#### ВИДОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В АДРЕНОРЕЦЕПЦИИ МОЗГОВЫХ СОСУДОВ

В острых опытах на крысах и кошках с помощью адренергических веществ исследована сравнительная роль  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренореактивных структур в регуляции тонуса мозговых сосудов. Показано, что в сосудах мозга крыс представлены преимущественно  $\beta$ -адренорецепторы, тогда как у кошек более четкая сосудистая реакция наблюдается при участии  $\alpha$ -структур. Действие  $\beta$ -адреномиметика изадрина на мозговое кровообращение кошек проявляется значительно слабее и менее постоянно, чем у крыс.

Большинство исследователей [1—5] признают наличие в мозговых сосудах адренергических рецепторов. Однако вопрос о видовых различиях в локализации и соотношении  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренореактивных структур, их чувствительности к адренергическим веществам изучен недостаточно, хотя представляет значительный интерес для понимания физиологических механизмов регуляции мозгового кровообращения.

В данной работе с помощью адренергических веществ исследована реактивность  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренореактивных систем сосудов мозга крыс и кошек.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проведены на белых крысах весом 200—300 г и кошках весом 1,5—3 кг, наркотизированных соответственно уретаном (1 г/кг, внутривенно) и барбиталом (40 мг/кг, внутривенно). О состоянии тонуса церебральных сосудов крыс судили по изменению оттока венозной крови (в мл/100 г мозговой ткани/мин), определяемой по методу Ю. С. Алехина [6] в нашей модификации [7]. У кошек измеряли объемную скорость мозгового кровотока методом гематахметрии [8] и тонус пиллярных артерий с помощью серийной микрофото съемки поверхности мозга.

В части опытов для исключения влияния на мозговое кровообращение возможных изменений системного артериального давления это давление стабилизировали с помощью гемобаростата [9]. Регистрировали артериальное давление в общей сонной артерии. Используемые для анализа адренергические вещества вводили в небольшую сонную артерию крыс и кошек соответственно в дозах (мкг/кг): норадrenalин — 5 и 5, изадрин — 5 и 5, индерал — 50—100 и 100—200, дигидроэрготамин — 100 и 500. В опытах с определенным тонусом пиллярных сосудов на поверхности мозга кошек наносили растворы препаратов в концентрациях: норадrenalин — 0,002%, изадрин — 0,25—0,5, индерал — 0,05, дигидроэрготамин — 0,1%.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внутрикаротидное введение крысам  $\beta$ -адреномиметика изадрина в условиях стабилизированного системного артериального давления во всех 12 опытах вызывало значительное увеличение объемной скорости мозгового кровотока по сравнению с исходным в течение всего периода наблюдения (30 мин), достигая максимума на 5-й минуте (+87%). Блокирование  $\beta$ -адренорецепторов сосудов мозга индералом сопровождалось стойким понижением кровотока в мозгу на 23—35% ( $p < 0,01$ ). На этом фоне сосудорасширяющее действие изадрина не проявлялось.

В опытах с внутрикаротидным введением крысам  $\alpha$ -миметика норадrenalина на первой минуте наступало увеличение мозгового кровотока, обусловленное повышением системного артериального давления, затем в течение 30 мин кровоток существенно не отличался от исход-



ного. В условиях блокады  $\alpha$ -адренореактивных систем сосудов дигидроэрготамином норадреналин не вызывал изменений со стороны системного артериального давления и объемной скорости мозгового кровотока [7].

Таким образом, в сосудах мозга крыс представлены преимущественно  $\beta$ -адреноструктуры. По-видимому, именно через их посредство эндогенные катехоламины участвуют в формировании «тонической дилатации» сосудов мозга [10].

Иной характер влияния адренергических веществ на внутричерепные сосуды обнаружен у кошек. При нестабилизированном давлении внутрикаротидное введение норадреналина вызвало у 6 животных из 7 двухфазные изменения мозгового кровотока: в течение первой минуты наблюдения наступало уменьшение кровотока (в среднем на 23%) с последующим увеличением (на 45% длительностью 1—10 мин). Последнее частично объясняется повышением системного артериального давления, так как при значительной гипертензии, как известно, наступает пассивное расширение мозговых сосудов [11]. Вместе с тем и при орошении поверхности мозга раствором норадреналина, несмотря на стабильность артериального давления, у 4 из 6 кошек наблюдалась аналогичная двухфазная реакция пиллярных артерий (—16%; +12%), хотя и с менее выраженной второй фазой. Кроме того, на фоне блокады  $\alpha$ -адренорецепторов сосудов дигидроэрготамином норадреналин, несмотря на слабо выраженное гипертензивное действие, значительно увеличивал мозговой кровоток (на 46%) в течение 2—3 мин. Аппликация на поверхность мозга смеси равных объемов растворов норадреналина (0,004%) и дигидроэрготамина (0,2%) сопровождалась у 7 животных из 10 расширением пиллярных сосудов в среднем на 37%.

Попытаемся истолковать полученные результаты. Первая фаза реакции церебральных сосудов кошек на норадреналин (уменьшение мозгового кровотока и сужение пиллярных сосудов) связана, несомненно, с непосредственным возбуждением их  $\alpha$ -адреноструктур. Снижение тонуса мозговых сосудов во второй фазе реакции на введение норадреналина, наиболее четко выявляемое на фоне блокады  $\alpha$ -адренореактивных систем, следует, по-видимому, объяснить воздействием норадреналина на  $\beta$ -адренорецепторы\*. На наличие последних в сосудах мозга кошек указывают результаты опытов с введением изадрина, хотя реакция мозговых сосудов этого вида животных на  $\beta$ -миметик не была однотипной. Примерно в 70% опытов наблюдалось увеличение мозгового кровотока (в среднем на 62%) и расширение пиллярных артерий (на 20%), в остальных экспериментах реакция сосудов на препарат либо отсутствовала, либо носила противоположный характер.

Введение индерала в большинстве наблюдений сопровождалось кратковременным (1—2 мин) увеличением мозгового кровотока (на 28%) с последующим его снижением (на 14%); диаметр пиллярных сосудов возрос на 21%. Вместе с тем индерал ослаблял (но не устранял) вазодилатацию, вызываемую изадринном: увеличение кровотока составляло 32%, а диаметра пиллярных сосудов — 10%.

Полученные данные подтверждают присутствие  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренореактивных систем в церебральных сосудах крыс и кошек, что согласуется с мнением ряда исследователей [3, 4, 13], признающих наличие этих систем в мозговых сосудах. Однако нами выявлены значительные различия в реакции внутричерепных сосудов на адренергические вещества у этих животных, что, очевидно, следует объяснить видовыми особен-

\* Разумеется, как указано выше, нельзя исключить участия в механизме действия норадреналина на церебральную гемодинамику и рефлекторного снижения тонуса мозговых сосудов (в ответ на повышение артериального давления), а также влияния этого соединения на напряжение углекислоты в крови [12].

ностями в количественном соотношении и функциональном значении  $\alpha$ - и  $\beta$ -адреноструктур церебральных сосудов. В сосудах мозга крыс представлены преимущественно  $\beta$ -адренорецепторы, у кошек более четкая сосудистая реакция наблюдается при участии  $\alpha$ -структур. Действие  $\beta$ -адреномиметика изадрина на мозговую циркуляцию кошек проявляется слабее и менее постоянно, чем у крыс. Г. И. Мchedlishvili и соавт. [3] не выявили существенных количественных различий в действии на изолированную сонную артерию собаки норадреналина и изадрина, что позволило им сделать вывод об отсутствии заметной разницы в количестве  $\alpha$ - и  $\beta$ -адренореактивных структур в этих сосудах мозга собак.

Видовые особенности адренергической иннервации мозговых сосудов необходимо учитывать при изучении влияния на церебральное кровообращение симпатических нервов и адренергических веществ, а также при оценке возможной роли в генезе спазма сосудов мозга повышенной концентрации в крови катехоламинов [14].

Томский медицинский институт

Поступила в редакцию  
1/Х 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. E. J. Ariens. In: Molecular pharmacology. Acad. Press. N. Y., 1964, 1, 119.
2. М. Д. Гаевой. Физiol. ж. СССР, 1966, вып. 8, 917.
3. Г. И. Мchedlishvili, Л. Г. Ормоцадзе, В. М. Самвелян, Г. В. Амашукели. Докл. АН СССР, 1969, 184, 999.
4. Б. Фальк, К. Нильсен, К. Урман. В кн.: Корреляция кровоснабжения с метаболизмом и функцией. Тбилиси, 1969, стр. 167.
5. R. Lowe, D. Cilboe. Stroke, 1971, 2, 193.
6. Ю. С. Алюхин. Физiol. ж. СССР, 1969, вып. 6, 759.
7. В. К. Горшкова, А. С. Саратиков, Л. А. Усов. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1970, вып. 7, 58.
8. Т. Гарбулинский, А. Госк, Г. И. Мchedlishvili. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1963, вып. 1, 6.
9. Г. И. Мchedlishvili. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1960, вып. 5, 10.
10. H. Forbes, H. Wolff. Arch. Neurol. Psychiat., 1928, 6, 1057.
11. M. Schneider, D. Schneider. Arch. exp. path. pharmacol., 1934, 175, 606.
12. А. М. Гарпер, Э. С. Габриелян. Бюлл. эксп. биол. и мед., 1970, вып. 5, 59.
13. K. Nielsen, Ch. Owtan. Brain Res., 1967, 6, 773.
14. Е. М. Шмидт, Э. И. Раудам. Ж. невропатол. психиат., 1970, вып. 7, 113.

#### A. S. Saratikov, V. K. Gorshkova, T. M. Ziranova SPECIES DISTINCTION IN ADRENORECEPTION OF CEREBRAL VESSELS

In experiments on rats and cats the authors investigated with adrenergic substances the comparative role of alpha- and beta-adrenoreactive structures in the regulation of the tone of cerebral vessels.

It was shown that beta-adrenoreceptors prevail in cerebral vessels of rats, while in cats a more clear vascular reaction is provided by alpha-structures. The effect of isadriin beta-adrenomimetic upon the cerebral blood circulation in cats manifests much weaker and less regularly than in rats.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

И. А. НЕМЧЕНКО, В. А. ЗАХАРОВА,  
В. С. ГОНЯЕВ, Ф. Я. СИДЬКО

О ПРИМЕНЕНИИ ТЕОРИИ РЕЛЕЯ — ГАНСА  
ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОГЛОЩЕНИЯ  
И РАССЕЯНИЯ СВЕТА  
ЧАСТИЦАМИ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Методами теории Релея — Ганса определены коэффициенты поглощения и рассчитаны индикатрисы рассеяния однородных шаровых частиц с относительными показателями преломления, близкими к единице. Проведено их сравнение с аналогичными данными, полученными по точным формулам теории Ми. Показана возможность применения методов теории Релея — Ганса при исследовании биологических объектов.

При биологических исследованиях нередко возникает необходимость оценки поглощения и рассеяния света взвесями клеток, а также внутриклеточными структурными образованиями.

Наиболее полное решение этих задач достигается на основе теории Ми, позволяющей практически с любой степенью точности рассчитывать светорассеяние и светопоглощение на шаровой однородной частице с известными значениями ее параметров.

В настоящее время получено большое количество таблиц, содержащих богатый цифровой материал о поглощении и рассеянии света частицами. Однако эти таблицы в большей мере соответствуют атмосферным аэрозолям и капелькам воды и в меньшей — биологическим объектам, хотя необходимость в указанных таблицах при биологических исследованиях велика.

Биологические частицы сложны и разнообразны. Одних таблиц рассеяния и поглощения света частицами для биологических исследований недостаточно. Необходим поиск приближенных решений, учитывающих специфику биологических частиц и обеспечивающих достаточную точность вычислений. Как известно, многие биологические частицы, например красные кровяные тельца — эритроциты, одноклеточные водоросли, бактерии, характеризуются значениями параметра дифракции  $\rho = \frac{2\pi a}{\lambda}$ ,

заключенными в пределах от 1,0 до 100 ( $a$  — радиус частицы;  $\lambda$  — длина световой волны). Относительный комплексный показатель преломления  $m = n - i\chi$  вещества клеток, взвешенных в воде, мало отличается от единицы ( $n \leq 1,12$  и  $\chi < 0,01$ ). Таким образом, биологические частицы и их внутренние неоднородности можно рассматривать как «мягкие» частицы, для которых  $|m-1| \ll 1$ .

В одной из наших работ [1] исследовались границы применимости методов лучевой оптики для оценки поглотительной способности час-

тиц, размеры которых значительно превосходят длину волны падающего излучения.

Целью настоящей работы было установление границ применимости теории и формул Релея — Ганса для оценки поглотительной и рассеивающей способности частиц и зависимости возникающих при этом погрешностей от значений основных оптических параметров объектов исследования.

Теория Релея — Ганса применима для частиц, параметры которых удовлетворяют соотношениям [2].

$$|m-1| \ll 1 \text{ и } 2\rho|m-1| \ll 1, \quad (1)$$

т. е. сюда могут включаться и частицы, размеры которых больше длины световой волны  $\lambda$ , если для них выполняются условия (1).

Таблица 1

$\frac{\Delta Q}{Q}$  % — поглощение

n	x	ρ					
		0,4	0,6	0,8	1,0	2,0	3,0
1,0	10 <sup>-5</sup>	0,19	0,25	0,14	0,11	0,13	0,14
	10 <sup>-4</sup>	0,09	0,31	0,14	0,11	0,15	0,16
	10 <sup>-3</sup>	0,00	0,00	0,28	0,07	0,21	0,36
	10 <sup>-2</sup>	0,00	0,06	0,33	0,60	2,07	3,65
	10 <sup>-1</sup>	0,56	1,71	3,58	6,20	20,45	38,88
1,01	10 <sup>-5</sup>	-0,09	0,37	0,51	0,71	0,17	1,58
	10 <sup>-4</sup>	-0,19	-0,31	-0,56	-0,71	-1,15	-1,54
	10 <sup>-3</sup>	-0,09	-0,31	-0,51	-0,64	-0,97	-1,23
	10 <sup>-2</sup>	-0,09	-0,19	-0,19	-0,11	-0,88	2,05
	10 <sup>-1</sup>	0,38	1,33	3,05	5,42	24,62	37,04
1,05	10 <sup>-5</sup>	-0,85	-1,75	-2,69	-3,58	-5,93	-7,78
	10 <sup>-4</sup>	-0,85	-1,75	-2,74	-3,58	-5,91	-7,75
	10 <sup>-3</sup>	-0,85	-1,69	-2,69	-3,14	-5,72	-7,44
	10 <sup>-2</sup>	-0,85	-1,57	-2,38	-3,00	-3,96	-4,25
	10 <sup>-1</sup>	-0,28	-0,13	-0,77	-2,46	-14,64	-29,80
1,1	10 <sup>-5</sup>	-1,63	-3,56	-5,31	-7,04	-11,85	-15,09
	10 <sup>-4</sup>	-1,73	-3,51	-5,35	-7,04	-11,84	-15,06
	10 <sup>-3</sup>	-1,73	-3,45	-5,31	-7,00	-11,63	-14,76
	10 <sup>-2</sup>	-1,63	-3,33	-5,00	-6,46	-9,98	-11,70
	10 <sup>-1</sup>	-1,25	-1,85	-1,96	-1,19	-7,88	-21,05
1,15	10 <sup>-5</sup>	-2,53	—	-7,92	-10,39	-17,89	-21,90
	10 <sup>-4</sup>	-2,53	—	-7,92	-10,39	-17,88	-21,87
	10 <sup>-3</sup>	-2,53	—	-7,39	-10,39	-17,72	-21,58
	10 <sup>-2</sup>	-2,53	—	-7,62	-9,84	-16,39	-18,70
	10 <sup>-1</sup>	-2,15	—	-4,62	—	+1,17	12,68

Факторы эффективности рассеяния  $Q_{\text{расс}}$  и поглощения  $Q_{\text{погл}}$  частиц по этой теории приближенно могут быть вычислены по формулам [2]:

$$Q_{\text{погл}} = -4\rho I_m \left( \frac{m^2 - 1}{m^2 - 2} \right)$$

или

$$Q_{\text{погл}} = \frac{24\rho n\chi}{(n^2 + \chi^2 + 2)^2 - 8\chi^2}, \quad (2)$$

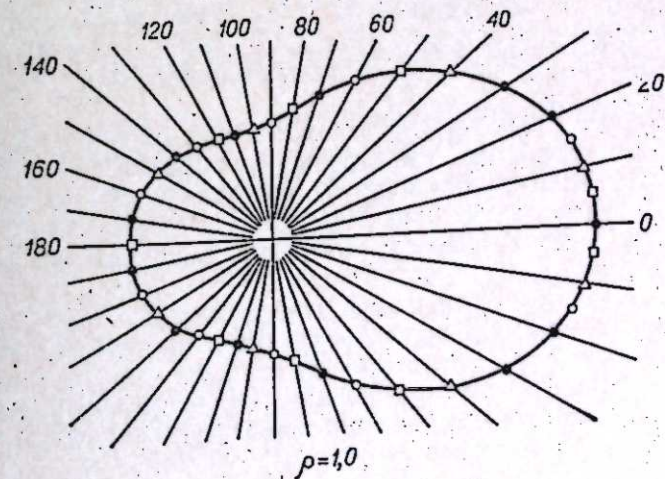
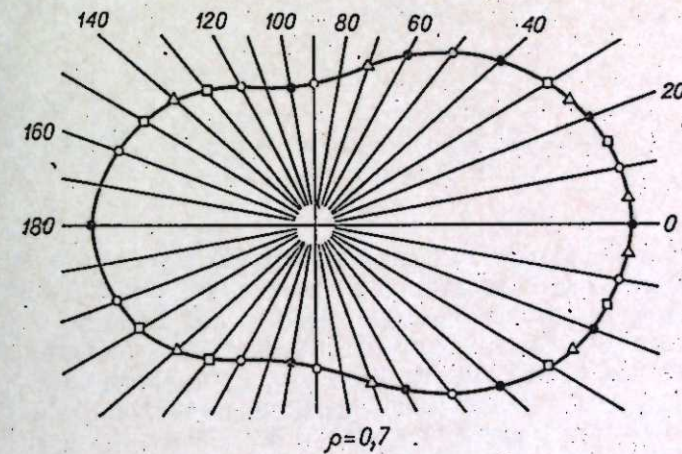
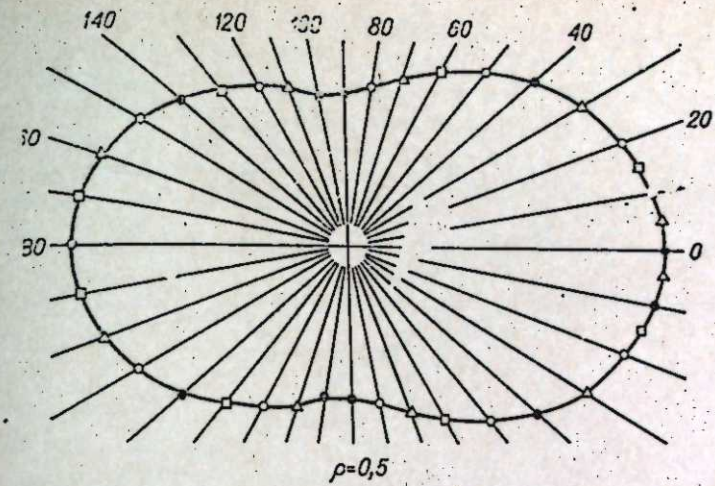
$$Q_{\text{расс}} = |m-1|^2 f(\rho) = \left| \frac{m^2 - 1}{2} \right|^2 f(\rho) \quad (3)$$

или

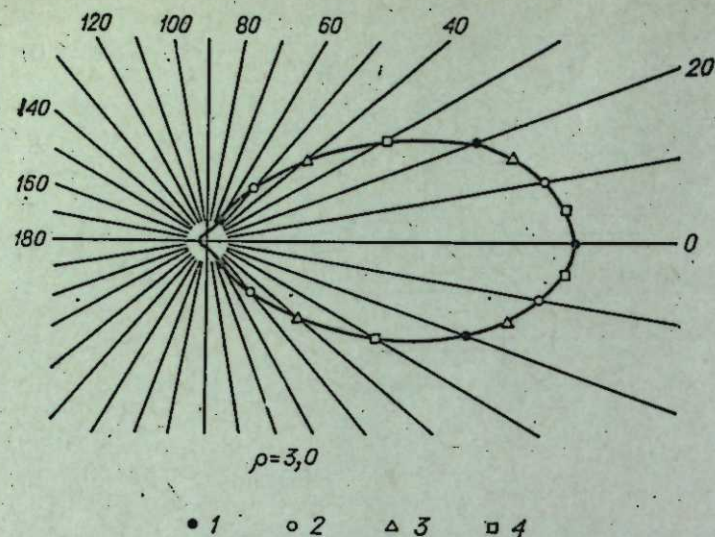
$$Q_{\text{расс}} = \frac{1}{4} [(n^2 + \chi^2 + 1)^2 - 4n^2] f(\rho).$$

Таблица 2

		$\frac{\Delta Q}{Q} \% \text{ — рассеяние}$					
n	%	$\rho$					
		0,4	0,6	0,8	1,0	2,0	3,0
1,0	$10^{-5}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,000	-1,00	-1,00
	$10^{-4}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
	$10^{-3}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
	$10^{-2}$	-0,14	-0,07	-0,53	-1,21	+2,73	4,54
	$10^{-1}$	0,42	1,29	3,91	7,24	31,29	51,82
1,01	$10^{-5}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
	$10^{-4}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
	$10^{-3}$	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
	$10^{-2}$	1,32	1,31	1,35	1,86	-3,25	4,46
	$10^{-1}$	1,60	2,33	4,78	8,35	29,63	52,15
1,05	$10^{-5}$	6,21	4,95	4,34	3,84	2,63	-0,13
	$10^{-4}$	6,21	4,95	4,35	3,84	2,63	-0,08
	$10^{-3}$	6,22	4,98	4,39	3,89	2,85	0,32
	$10^{-2}$	6,26	5,16	4,74	4,6	5,33	4,65
	$10^{-1}$	6,59	6,63	8,33	11,34	32,40	54,29
1,10	$10^{-5}$	12,81	10,55	8,85	7,44	5,35	0,95
	$10^{-4}$	12,45	10,55	8,85	7,46	5,37	0,95
	$10^{-3}$	12,85	10,55	8,91	7,53	5,63	1,40
	$10^{-2}$	12,88	10,77	9,29	8,24	7,47	5,97
	$10^{-1}$	13,23	12,30	13,08	15,34	36,17	58,12
1,15	$10^{-5}$	19,91	—	13,73	11,38	8,09	3,49
	$10^{-4}$	19,91	—	13,73	11,38	8,09	3,54
	$10^{-3}$	19,92	—	13,76	11,44	8,33	4,00
	$10^{-2}$	20,00	—	14,19	12,15	10,97	8,67
	$10^{-1}$	20,41	—	21,95	—	40,05	63,68



Продолжение рисунка см. на стр. 132.



а)  $\rho=0,5$ ; 1 -  $n=1,04$ ;  $\chi=10^{-5}$ ; 2 -  $n=1,04$ ;  $\chi=10^{-2}$ ;  
 3 -  $n=1,08$ ;  $\chi=10^{-5}$ ; 4 -  $n=1,08$ ;  $\chi=10^{-2}$ ; б)  $\rho=0,7$ ;  
 в)  $\rho=1,0$ ; г)  $\rho=3,0$ .

Функция  $f(\rho)$  протабулирована в работе [2].

Нами вычислены относительные сечения светопоглощения и рассеяния света частицами, параметры которых изменяются в указанных выше границах. В табл. 1 и 2 приведены значения отклонений (в процентах) факторов эффективности  $Q_{\text{расс}}$  и  $Q_{\text{погл}}$ , вычисленных по формулам (2) и (3), от соответствующих величин, вычисленных более точно на ЭВМ Минск-222 по формулам теории Ми. Знаки + или - указывают, в какую сторону наблюдаются отклонения.

Из таблиц видно, что погрешность вычислений коэффициентов поглощения и рассеяния по формулам теории Релея — Ганса для частиц с параметрами  $\chi \leq 0,01$ ,  $\rho \leq 3,0$ ,  $n \leq 1,1$  не превышает 10 и 13% соответственно.

Наблюдается существенный рост отклонений от найденных значений этих величин при росте относительного показателя преломления  $n$  от 1,1 до 1,5. Увеличение мнимой составляющей относительного показателя преломления  $\chi$  от 0,01 до 0,1 делает приближенные вычисления практически непригодными, так как ошибки достигают 40—60%.

Монотонной зависимости погрешностей получаемых результатов от величины  $\rho\chi$  не наблюдается, имеют место осцилляции, что объясняется характером изменения коэффициентов рассеяния и поглощения частиц. Наилучшим образом согласуются результаты для малых частиц, параметры которых отвечают соотношениям  $\rho \leq 1$ ,  $\chi \leq 0,01$ ,  $n \leq 1,05$ , здесь погрешности не превышают 4%.

Индикатрисы рассеяния частиц вычислялись по формулам теории Ми и по приближенной формуле, получаемой в теории Релея — Ганса [3]

$$\gamma(\beta, \rho) = \frac{1}{\pi} \frac{9}{8} \left| \frac{m^2 - 1}{m^2 + 2} \right|^2 \frac{1 + \cos^2 \beta}{(1 - \cos \beta)^2} \left( \frac{\sin q - q \cos q}{q} \right)^2, \quad (4)$$

где  $\beta$  — угол рассеяния;  $q = 2\rho \sin \frac{\beta}{2}$ .

Обе индикатрисы (точная и приближенная) нормировались так, чтобы  $\gamma(\beta=0) = 1$ . На рисунке сплошной линией изображены индикатрисы частиц с параметрами дифракции  $\rho = 0,5; 0,7; 1,0$  и  $3,0$ , вычисленные по формуле (4). Знаками отмечены значения  $\gamma(\beta)$ , полученные на ЭВМ по формулам Ми.

Из рисунка видно, что совпадение индикатрис, вычисленных двумя указанными выше способами, хорошее. О форме индикатрис можно судить по кривой, получаемой с помощью формулы (4).

## ВЫВОДЫ

1. Поглощение света в видимой области биологическими частицами, размеры которых соответствуют значениям параметра дифракции  $\rho \leq 1$ , определяется по формулам теории Релея — Ганса с точностью до 5—10%.

2. Факторы сечения рассеяния получаются менее точными, чем для поглощения.

3. Индикатрисы рассеяния, вычисленные по приближенным формулам, удовлетворительно согласуются с точными.

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

Поступила в редакцию  
 3/1 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. И. А. Немченко, В. А. Захарова, Ф. Я. Сидько. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. бiol., наук, 1971, № 15, вып. 3.
2. Г. Ван де Хюлст. Рассеяние света малыми частицами. М., Изд-во иностр. лит., 1961.
3. К. С. Шифрин. В кн.: Теоретические и прикладные проблемы рассеяния света. Минск, «Наука и техника», 1971, стр. 228.

I. A. Nemchenko, V. A. Zakharova, V. S. Gonyayev, F. Ya. Sidko

## ON THE APPLICATION OF RAYLEIGH-GANS THEORY FOR DETERMINING ABSORPTION AND SCATTERING OF LIGHT BY PARTICLES OF BIOLOGICAL ORIGIN

Absorption coefficients and indicatrices of scattering of homogenous spherical particles with relative refractive index close to 1 have been determined by the method of Rayleigh-Gans theory. Their comparison with analogical data obtained according to the exact formulae if Mie's theory has been drawn. Application of the method of Rayleigh-Gans theory for studying biological objects has been shown.

А. И. ЩАПОВА, Т. А. БАУТИНА

## ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ОКРАСКА ХРОСОМ РЖИ И ПШЕНИЧНО-РЖАНОГО АМФИДИПЛОИДА

Изучалась картина дифференциальной окраски хромосом трех видов ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида. Между карิโอטיפами 4 сортов (Вятка, Вятка 2, Харьковская 55, Харьковская 60) культурного вида *Secale cereale* по рисунку дифференциальной окраски различий не обнаружено. Культурная и сорно-полевая рожь по рисунку хромосом идентичны, а от дикого вида *Secale anatolicum* они отличаются рисунком двух пар хромосом. В карิโอטיפе 56-хромосомного пшенично-ржаного амфидиплоида по рисунку окраски идентифицируются каждая пара хромосом ржи и семь пар хромосом пшеницы.

В настоящее время в кариологии растений применяют различные методы дифференциальной окраски хромосом. В результате модификации методики окраски по методу Гимза нами получена дифференциальная окраска хромосом культурного вида ржи [1]. Каждая гомологичная пара хромосом этого вида растений имела индивидуальный рисунок поперечной исчерченности.

В настоящей работе проведено сравнительное изучение рисунков дифференциальной окраски хромосом трех видов ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения дифференциальной окраски хромосом были взяты популяции семян следующих видов растений: 1) *Secale cereale* L. (сорта Вятка, Вятка 2, Харьковская 55, Харьковская 60); 2) *Secale segetale* (Zhuk) Roshev.; 3) *Secale anatolicum* Boiss.; 4) *Triticale* (*Triticum aestivum* × *Secale cereale*,  $2n=56$ ).

Корешки проросших семян длиной 9—10 мм помещали в насыщенный раствор альфа-бром-нафталина на 5 ч, фиксировали в спиртово-уксусной смеси (3:1). Фиксированный материал хранили в 70%-ном спирте в холодильнике. Из неокрашенных корешков, обработанных в течение 16 ч слабым раствором цитазы (1:300) либо смесью 0,2%-ных растворов целлюлазы, ксиланазы\* и пектиназы (1:1:1), готовили давленные препараты в 45%-ной уксусной кислоте, замораживали с помощью жидкого азота, снимали покровное стекло, помещали в 96%-ный этиловый спирт и высушивали при комнатной температуре. Перед окрашиванием препараты ставили на 16 ч в раствор гидрата окиси бария (35 г  $Ba(OH)_2 \cdot 8H_2O$  на 1 л воды) при 22°С, затем на несколько минут при 60°С. Для каждого вида растений и даже для каждой партии препаратов подбирали оптимальную продолжительность обработки гидратом окиси бария при 60°С (от 5 до 90 мин).

После гидрата окиси бария препараты промывали водой 2—3 с, помещали на 5 мин в 96%-ный этиловый спирт, высушивали и ставили на 3 ч в буфер (17,55 г NaCl, 10,71 г  $C_6H_5O_7Na_3 \cdot 5,5H_2O$  на 1 л воды).

\* Препараты ферментов ксиланазы и целлюлазы получены из Института биохимии им. Баха (Москва) от Н. А. Радионовой.

при 60°С. Затем препараты высушивали и помещали на 15—20 мин в рабочий раствор красителя Гимза (50 мл дистиллированной воды, 1 мл раствора азур-эозина по Романовскому), pH 7,0—7,1. Окрашенные препараты промывали водой, pH 11,0, в течение 1—2 с, убирали с препарата воду фильтровальной бумагой, наносили каплю иммерсионного кедрового масла и закрывали покровным стеклом.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хромосомы ржи при дифференциальном окрашивании имеют крупные позитивно окрашенные блоки на теломерах в районе ядрышкового организатора, участки несколько меньшего размера около центромер и отдельные полоски в середине плеч [1]. Узкие полоски на хромосомах видны только в отдельных клетках, и даже в одной и той же метафазной пластинке два гомолога могут иметь разное число полосок. Рисунок крупных темно окрашенных блоков повторяется в каждой метафазной пластинке. Поэтому при сопоставлении карิโอטיפов разных сортов и видов растений мы учитывали только расположение крупных темно окрашенных блоков. По каждому виду растений просмотрено 15—20 метафазных пластинок. Для обозначения хромосом ржи использовалась в основном номенклатура Лима-Де-Фария [2], предложенная им для наименования пахитенных хромосом, поскольку рисунки дифференциальной окраски и хромомерной структуры пахитенных хромосом сходны.

В настоящей работе при изучении рисунков дифференциальной окраски хромосом четырех сортов культурного вида ржи *Secale cereale* не обнаружено различий по количеству темно окрашенных блоков на теломерных концах и по размерам этих блоков. В популяции семян сорта Вятка наблюдались различия по величине темно окрашенного блока в районе ядрышкового организатора.

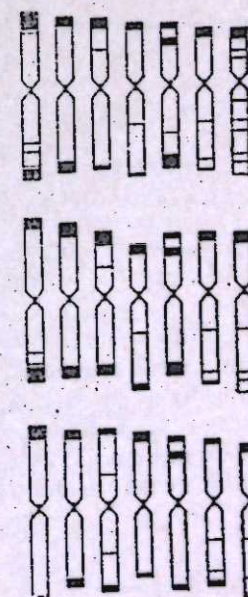
По структуре дифференциальной окраски хромосом культурный вид ржи *Secale cereale* (рис. 1, а) и сорно-полевая рожь *Secale segetale* (рис. 1, б) оказались идентичными, а от дикого вида *Secale anatolicum* они отличаются по рисунку I и V хромосом (рис. 1, в).

По заключению Н. И. Вавилова [3], культурная рожь произошла из сорно-полевой в результате длительного бессознательного отбора. Филогения остальных видов ржи детально не изучена. Все виды ржи легко скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство, за исключением *Secale silvestre*. В мейозе гибридов между культурной и дикими видами ржи образуются цепи из 6 хромосом [4—6], что свидетельствует о наличии транслокаций.

Кроме трех видов ржи в данной работе изучалась одна форма пшенично-ржаного амфидиплоида ( $2n=56$ ).

Сарма, Натараджан [7] и Меркер [8] показали, что хромосомы ржи отличаются от хромосом пшеницы по рисунку дифференциальной окраски.

Рис. 1. Идиограммы дифференциально окрашенных хромосом метафазных пластинок трех видов ржи: а) *Secale cereale* L., б) *Secale segetale* (Zhuk) Roshev., в) *Secale anatolicum* Boiss. I—VII — номера хромосом.



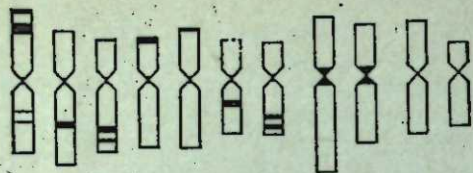


Рис. 2. Идиограмма дифференциально окрашенных хромосом пшеницы метафазной пластинки пшенично-ржаного амфидиплоида ( $2n=56$ ).  
I—XXI — номера хромосом.

Методика окраски, предложенная этими авторами, дает возможность отличать хромосомы ржи от хромосом пшеницы в кариотипе *Triticale*, но не позволяет идентифицировать каждую хромосому ржи. В настоящей работе был применен несколько иной вариант методики дифференциальной окраски, который позволяет не только отличать хромосомы ржи от хромосом пшеницы, но и друг от друга. В кариотипе исследованной формы пшенично-ржаного амфидиплоида по рисунку окраски идентифицируются 7 пар хромосом пшеницы (рис. 2). Среди остальных 14 пар хромосом 4 пары имеют крупные блоки около центромера, 10 пар — только очень узкие полоски, которые не всегда окрашиваются.

Возможность отличать хромосомы ржи в кариотипах пшенично-ржаных амфидиплоидов и различных межвидовых и межродовых гибридов имеет большое значение для цитогенетических и селекционных исследований ржи и пшеницы.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
18/IV 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. И. Шапова. Цитология, 1974, 16, 3, 370.
2. A. Lima-de-Faria. Chromosoma, 1952, 5, 1, 1.
3. Н. И. Вавилов. Соч., т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 446.
4. Д. Костов. Докл. АН СССР, 1937, 14, 4, 213.
5. R. Riley. Science, 1955, 46, 3, 377.
6. G. S. Khush, G. L. Stebbins. Amer. J. Bot., 1961, 48, 8, 723.
7. N. P. Sarma, A. T. Natarajan. Hereditas, 1973, 74, 2, 233.
8. A. Merker. Hereditas, 1973, 74, 1, 1.

A. I. Shchapova, T. A. Bautina

#### DIFFERENTIAL STAINING OF THE CHROMOSOMES OF RYE AND WHEAT — RYE AMPHIDIPLOID

This work deals with the pattern of the differential staining of the chromosomes of three species of rye and a wheat-rye amphidiploid.

*Secale cereale* and *Secale segetale* have identical chromosome banding patterns; these two species differ from *Secale anatolicum* in two chromosomes. In the karyotype of the 56-chromosome *Triticale*, not only each chromosome pair of rye, but also 7 pairs of wheat chromosomes are identified in the banding pattern.

И. Н. ТРУБАЧЕВ, В. А. БАРАШКОВ

#### СРАВНЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ ЭКСТРАКЦИИ СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ ИЗ ХЛОРЕЛЛЫ ДЛЯ ИХ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Исследован состав свободных аминокислот одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, выращенной при непрерывном интенсивном культивировании, с использованием различных методов экстракции. Дана сравнительная оценка используемых методов.

Приводятся данные о соотношении свободных и белковых аминокислот хлореллы.

Роль аминокислот в жизнедеятельности клетки велика. Аминокислоты являются строительным материалом для синтеза структурных белков, белковых групп ферментов, полипептидов. Они участвуют в обменных процессах пластического и энергетического характера.

Комплексное изучение клетки невозможно без аминокислотного анализа ее белковых компонентов, а также свободных аминокислот клеточного содержимого. Состав свободных внутриклеточных аминокислот настолько специфичен для определенного вида клеток, что в последнее время для решения вопросов систематики микроорганизмов, наряду с морфолого-культуральными и физиолого-биохимическими признаками, используются данные качественного и количественного состава аминокислот обменного фонда [1].

В настоящее время описано более 80 аминокислот, встречающихся в природе в свободном состоянии. Из аминокислот, входящих в состав белков, известно более 20 [2].

Вплоть до недавнего времени аминокислотный анализ выполнялся в основном химическими, ферментативными и микробиологическими методами, а также с помощью бумажной хроматографии. Хроматография на бумаге широко используется в настоящее время. Этот метод прост, удобен, не требует дефицитных материалов. Однако он имеет и недостатки: длительность разгонки хроматографируемого материала, трудоемкость, недостаточная чувствительность к малым количествам аминокислот [3].

Современные методы количественного анализа аминокислот основаны на элютивной ионообменной хроматографии с использованием колонок, заполненных сульфополистирольным катионом в  $\text{Na}^+$ -форме. Этот метод был разработан и предложен к использованию в 1950 г. Штейном и Муром [4]. С тех пор он был значительно улучшен: увеличилось количество разделяемых компонентов, повысилась скорость и чувствительность метода. Современный уровень развития автоматической техники ионообменной хроматографии позволяет производить аминокислотный анализ белкового гидролизата в течение 3—4 ч и менее. При этом регистрируется выход 17 аминокислот.

В нашей лаборатории аминокислотный анализ выполнялся с помощью автоматического анализатора аминокислот KLA-3B фирмы Hitachi.

Исследовался состав свободных аминокислот одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, выращенной при непрерывном интенсивном культивировании. В качестве источника азота использовалась мочеви́на.

Данные об азотном обмене у хлореллы многочисленны, но они относятся в основном к аминокислотному составу белка. Свободные же аминокислоты исследованы недостаточно. Согласно имеющимся в лите-

ратуре сведениям, свободные аминокислоты хлореллы представлены в основном глютаминовой кислотой, аланином, глютамином, серином, глицином [5, 6]. Ниже приведены данные о содержании свободных аминокислот в *Chlorella pyrenoidosa* (мг/г сухого вещества), полученные методом бумажной хроматографии [6].

Аминокислота	Содержание
Глютаминовая кислота	2,4
Аспарагиновая кислота	0,5
Аланин	2,2
Серин	0,9
Глютамин	1,3
Глицин	0,7
Треонин	0,4
Лейцин	0,2
Валин	0,3
Фенилаланин	0,2
Тирозин	0,1
Цистин	0,2
Аргинин	0,2
Гистидин	0,3

Состав свободных аминокислот обычно повторяет состав пептидов и белков в клетке, однако, есть и дополнительные аминокислоты. Так, в хлорелле обнаружена  $\gamma$ -аминомасляная кислота [5, 7, 8].

Большинство исследований по аминокислотному составу хлореллы выполнено методом бумажной хроматографии, однако из-за недостаточной чувствительности этого метода некоторые аминокислоты, находящиеся в клетке в малых количествах, не были определены или определены с заведомо большой погрешностью.

Литературные данные о содержании свободных аминокислот даже в одних и тех же штаммах хлореллы разноречивы, что, по-видимому, можно объяснить различиями в методах экстракции. В целом методики, используемые для экстракции свободных аминокислот, представляют модификации двух основных методов: экстракции 80%-ным этиловым спиртом и экстракции водой.

Так, экстракцию аминокислот 80%-ным спиртом производили В. А. Гусейнов и В. И. Рунов [9]. Е. Г. Зак [10] извлекала свободные аминокислоты 80- и 20%-ным спиртом и водой. Т. Ф. Андреева [2] в качестве общепринятого метода экстракции свободных аминокислот предлагает экстракцию 80%-ным спиртом, но отмечает, что более полное выделение аминокислот достигается настаиванием пробы со спиртом в течение одних — двух суток и последующей одно-, двукратной экстракцией спиртом при 80°С. Тот же метод экстракции 80%-ным кипящим этанолом с предварительным настаиванием в течение одних суток использовался в работе Н. Г. Томовой и соавт. [8]. Метод экстракции аминокислот водой описан Т. Ф. Андреевой [2]. Б. П. Плешков [11] рекомендует этот метод как наиболее пригодный при работе с объектами, содержащими много белков.

Перед нами была поставлена задача произвести сравнительную оценку наиболее распространенных методов экстракции свободных аминокислот, разработать рекомендации по извлечению аминокислот с помощью этих методов, дать качественную и количественную оценку аминокислотного состава свободных аминокислот хлореллы. Для сравнительной оценки были выбраны три наиболее часто используемые методики: 1) экстракция кипящим 80%-ным этиловым спиртом; 2) экстракция кипящим 80%-ным этиловым спиртом с предварительным настаиванием в течение двух суток; 3) экстракция водой.

Метод экстракции спиртом заключался в следующем: 1 г лиофильно высушенной хлореллы растирали с 1 г кварцевого песка в фарфоровой ступке в течение 10 мин. Растертый материал настаивали с 20 мл

80%-ного этанола в течение двух суток, а затем дважды экстрагировали 20 мл 80%-ного этанола на водяной бане при 80° с обратным холодильником сначала в течение 30 мин, а затем 20 мин (метод 2) или же без предварительного настаивания (метод 1). Из объединенных экстрактов спирт отгоняли под вакуумом. К водному раствору аминокислот, содержащему некоторое количество липидов, белков и других компонентов, добавляли трехкратный объем хлороформа. Смесь встряхивали на механической качалке в течение 5 мин и оставляли на ночь в холодильнике при 4°С. При этом происходило осаждение белков и обесцвечивание экстракта. Более полного удаления пигментов удавалось достигнуть, если экстракт еще несколько раз промывали хлороформом. Чистый водный слой снимали, упаривали на кипящей водяной бане и использовали для анализов.

Водная экстракция заключалась в том, что лиофильно высушенную хлореллу, растертую, как и при экстракции спиртом, заливали 20 мл воды с несколькими каплями толуола, взбалтывали на механической качалке в течение часа и оставляли на ночь в холодильнике при 4°С. Суспензию хлореллы центрифугировали и надосадочную жидкость сливали в отдельную колбочку. Осадок в центрифужных пробирках суспендировали в 10 мл воды и снова центрифугировали (всего шесть раз). Объединенные экстракты упаривали на кипящей водяной бане до объема 8—10 мл. Сюда добавляли трехкратный объем хлороформа. Смесь встряхивали на механической качалке в течение 5 мин и оставляли на ночь в холодильнике. Слой осевших белков выбрасывали, а чистый водный экстракт упаривали на кипящей водяной бане досуха и использовали для анализов.

Результаты анализов (табл. 1) показали, что основную массу свободных аминокислот хлореллы составляют глютаминовая кислота, аланин, пролин, глицин, лизин, аргинин. Гистидина, метионина, цистина, триптофана, изолейцина в хлорелле мало. Эти результаты в основном согласуются с данными других авторов [5, 6]. Из таблицы также видно, что метод спиртовой экстракции с предварительным настаиванием обладает несомненным преимуществом перед спиртовой экстракцией без настаивания, поскольку первый дает выход аминокислот примерно на 30% больший, чем второй. В то же время почти все аминокислоты извлекаются спиртом хуже, чем водой. Исключение составляют глютаминовая кислота и аланин, т. е. те, содержание которых в хлорелле наиболее велико. Отметим, что триптофан, который в водной вытяжке определялся довольно легко, в спиртовом экстракте не обнаружен.

Суммируя изложенное, можно сделать вывод, что наилучшим из приведенных способов извлечения свободных аминокислот является метод

Таблица 1  
Аминокислотный состав экстрактов из *Chlorella vulgaris* (мг/г сухого вещества).

Аминокислота	Спиртовый экстракт		Водный экстракт
	без настаивания	с настаиванием	
Триптофан	—	—	0,07
Лизин	0,37	0,40	0,64
Гистидин	0,01	0,01	0,01
Аргинин	0,22	0,30	0,62
Аспарагиновая	0,15	0,16	0,33
Треонин	0,18	0,19	0,24
Серин	0,25	0,26	0,26
Глютаминовая	4,13	5,41	3,29
Пролин	1,06	1,34	1,36
Глицин	0,72	1,00	0,97
Аланин	4,02	5,32	4,78
Цистин	0,02	0,02	0,06
Валин	0,18	0,18	0,26
Метионин	0,02	0,02	0,02
Изолейцин	0,09	0,10	0,12
Лейцин	0,23	0,27	0,31
Тирозин	0,13	0,15	0,43
Фенилаланин	0,13	0,13	0,19
Сумма	11,93	15,16	13,95

водной экстракции. Этот метод по сравнению со спиртовой экстракцией с предварительным настаиванием более полно экстрагирует подавляющее большинство аминокислот; кроме того, он требует меньших затрат времени. Водный экстракт менее загрязнен примесями пигментов. Для максимально точного определения абсолютных количеств свободных аминокислот в пробе можно параллельно провести экстракцию водой и спиртом. Для качественного анализа достаточно использовать один из этих методов, например спиртовую экстракцию без предварительного настаивания как наименее трудоемкий и требующий минимальных затрат времени метод.

Кроме перечисленных в табл. 1 аминокислот, на хроматограмме зарегистрировано еще несколько пиков, идентифицировать которые не удалось.

Таблица 2

Свободные и связанные аминокислоты *Chlorella vulgaris*

Аминокислота	Белковые аминокислоты	Свободные аминокислоты	Белковые аминокислоты	Свободные аминокислоты
	мг/г сух. веса		% от суммы аминокислот	
Лизин	36,9	0,64	8,34	3,87
Гистидин	4,4	0,01	0,99	0,06
Аргинин	29,2	0,62	6,59	3,75
Аспарагиновая	44,7	0,33	10,09	1,99
Треонин	18,9	0,24	4,27	1,45
Серин	23,4	0,26	5,29	1,58
Глютаминовая	68,9	5,41	15,57	32,68
Пролин	22,7	1,36	5,13	8,22
Глицин	28,9	0,97	6,52	5,86
Аланин	38,5	5,32	8,69	32,14
Цистин	7,5	0,06	1,69	0,36
Валин	25,2	0,26	5,69	1,57
Метионин	10,6	0,02	2,39	0,12
Изолейцин	16,9	0,12	3,82	0,73
Лейцин	42,7	0,31	9,64	1,87
Тирозин	8,0	0,43	1,82	2,60
Фенилаланин	15,4	0,19	3,47	1,15

Используя полученные нами данные о свободных аминокислотах хлореллы, а также данные аминокислотного состава белков (табл. 2), мы попытались сравнить распределение аминокислот хлореллы в свободном и связанном состоянии. По-видимому, существует сходство в распределении глютаминовой кислоты, гистидина, цистина, фенилаланина, треонина, серина, лизина, аргинина.

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

Поступила в редакцию  
27/VIII 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. А. Г. Гриневич, И. Н. Сидорова, Н. А. Королева. Информ. бюлл. СО АН СССР, вып. 10, Иркутск, 1972.
2. Т. Ф. Андреева. В кн.: Биохимические методы в физиологии растений. М., «Наука», 1971.
3. Д. Б. Кепова, Н. Б. Петров, В. И. Сомин. Вопросы питания, 1971, № 5.
4. Б. Г. Белецкий. В кн.: Физико-химические методы изучения, анализа и фракционирования биополимеров. М., Изд-во АН СССР, 1966.
5. Г. К. Барашков. Химия водорослей. М., Изд-во АН СССР, 1963.
6. О. В. Заленский, Т. А. Глаголева, Н. С. Мамушина. Физиология растений, 1965, 12, вып. 6, 1081.

7. В. Л. Кретович. Основы биохимии растений. М., «Высшая школа», 1971.
8. Н. Г. Томова, З. Г. Евстигнеева, В. Л. Кретович. Физиология растений, 1964, 11, вып. 6, 988.
9. В. А. Гусейнов, В. И. Рунов. Биохимия, 1971, 36, вып. 1, 22.
10. Е. Г. Зака. Физиология растений, 1965, 12, вып. 2, стр. 263.
11. Б. П. Плешков. Практикум по биохимии растений. М., «Колос», 1968.

I. N. Trubachev, V. A. Barashkov

COMPARISON OF THE EXTRACTION DIFFERENT METHODS  
OF FREE AMINO ACIDS FROM CHLORELLA  
FOR THEIR QUANTITATIVE DETERMINATION

The stock composition of free amino acids of the unicellular green alga *Chlorella vulgaris*, grown up by the continuous intense cultivation with using of extraction different methods is investigated. The comparative estimation of the used methods is given. The data of the *Chlorella* correlation of free and albuminous amino acids are given.



КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.675 : 631.531

И. П. ЛУБЯГИНА

К БИОЛОГИИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН  
*ANEMONE ALTAICA* FISCH. И *ANEMONE COERULEA* D. C.

Изучены некоторые особенности биологии прорастания семян *Anemone altaica* Fisch. и *A. coerulea* D. C. в естественных условиях их произрастания.

Дано описание методики наблюдений за ростом и дифференциацией зародыша в семенах в условиях, близких к естественным, после отделения от материнского растения.

Ботанико-географические зоны ботанических садов воспроизводят тот или иной тип растительности. Одной из интересных формаций является черневая тайга — реликт третичного времени.

Создание экспозиции черневой тайги требует знания особенностей семенного размножения ее эдификаторов, среди которых большой интерес представляет группа эфемероидов с коротким периодом вегетации, приспособленных к росту сразу после схождения снега при относительно низких температурах и сильном увлажнении.

В данной статье изложены результаты изучения биологии прорастания семян ветреницы алтайской (*Anemone altaica* Fisch.) и ветреницы голубой (*A. coerulea* D. C.), имеющих, как большинство лютиковых, недоразвитый зародыш [1—3]. Данных о прорастании семян названных видов в литературе мы не нашли.

О семенах с недоразвитым зародышем в литературе есть данные [1, 4], но проведенные исследования касаются в основном стратификации при тех или иных температурных режимах в лабораторных условиях.

Мы задались целью проследить за ростом и дифференциацией зародыша в семенах, попавших в почву сразу после созревания, так как большое влияние на прорастание семян в природе оказывают окружающие условия.

Исследование биологии прорастания семян и развития всходов проводилось в природных условиях в Таштагольском районе Кемеровской обл., в окрестностях пос. Подкастунь, в зоне черневой тайги. В этом районе ветреницы голубая и алтайская растут по тальным полянам, опушкам и под пологом кустарников.

По нашим наблюдениям, ветреница алтайская цветет с 10—15 апреля по 15—20 мая. Семена созревают 1—8 июня. Плод — многосемянка. Семена с коротким загнутым носиком, покрыты жесткими, отстоящими волосками. Длина семян 3—3,5 мм, ширина — 1,4—1,6 мм, вес 1000 семян около 2 г.

Ветреница голубая цветет с 25—30 апреля по 20—25 мая. Плод — многосемянка, созревающая к 1—6 июня. Семена начинают осыпаться, еще не достигнув полной спелости. В это время они зеленовато-желтоватого цвета, опушенные, с загнутым носиком. Длина семян 3—3,2 мм, ширина — 1,3—1,5 мм, вес 1000 семян 1,4—1,6 г.

Семена ветреницы алтайской отличаются от семян ветреницы голубой более темной окраской и несколько более крупными размерами.

Собирали семена 5—12 июня в фазе полной спелости с разных растений одной популяции. Собранные семена предназначались для трех вариантов опыта.

В первом варианте семена сразу после сбора закладывали в чашки Петри по 100 штук, в трех повторностях для проращивания в лабораторных условиях при температуре 18—20° и постоянном увлажнении. В этом варианте семена очень быстро (на 4—6-й день) покрывались плесенью и погибали не прорастая.

Во втором варианте опыта семена высевали свежесобранными по 100 штук, в трех повторностях, на делянках в местах естественного произрастания ветрениц. Этот вариант опыта предназначался для просмотра и замера проростков весной и дальнейшего наблюдения за развитием всходов.

В третьем варианте опыта семена, перемешанные с небольшим количеством земли, взятой из-под материнских растений, по 100 штук были завязаны в капроновую ткань и помещены в ящик, наполненный этой же землей и вкопанный на уровне поверхности почвы. Через 15—20 дней семена брали для замера длины и роста зародыша по методике И. В. Грушвицкого [1]. При этом выяснилось, что в семенах, попавших в благоприятные

условия сразу после созревания, рост зародыша не прекращается, хотя и замедлен в первый период.

У ветреницы алтайской зародыш в первый месяц после отделения от материнского растения растет очень медленно. Интенсивный рост отмечен во второй месяц, так что к началу третьего месяца зародыш вырастает во всю длину эндосперма, полностью дифференцируется и семена дружно прорастают (см. таблицу).

В свежесобранных семенах ветреницы алтайской отношение длины зародыша к длине эндосперма составляет 6,5%, к началу третьего месяца (15 августа) зародыш достигает размеров эндосперма, перикарпий разрывается, появляются корешок и гипокотиль.

К первому сентября корешок достигает 2 см и резко отличается от гипокотыля коричневой окраской. В таком состоянии проростки уходят под зиму. Всходы (91%) появляются рано весной, в виде одного пальчато-рассеченного листочка на тонком черешке. В течение июня гипокотиль благодаря накоплению питательных веществ превращается в клубенек, на котором в конце июня закладывается почка возобновления.

Изменение длины зародыша в семенах в 3-м варианте опыта

дата	<i>Anemone altaica</i>			дата	<i>Anemone coerulea</i>		
	эндосперма	зародыша	Отношение длины зародыша к эндосперму, %		эндосперма	зародыша	Отношение длины зародыша к эндосперму, %
8/VI	2,28	0,15	6,5	10/VI	2,00	0,125	6,2
1/VII	2,275	0,30	13,1	5/VII	1,97	0,30	15,2
25/VII	2,05	0,50	24,3	30/VII	2,20	0,35	16,0
15/VIII	Проросло 97 %, корешки до 2 см			15/VIII	2,150	1,90	88,3
				1/IX	Проросло 95 %		

У ветреницы голубой в свежесобранных семенах отношение длины зародыша к длине эндосперма составляет 6,2%, к 15 августа это отношение равно 88,3%. В отличие от первого вида рост и дифференциация зародыша продолжаются на 15 дней дольше и семена прорастают к первому сентября (см. таблицу). Всходы (90%), как и у первого вида, появляются весной. Дальнейшее развитие всходов, формирование клубенька, закладывание почки идут так же, как и у ветреницы алтайской с небольшой разницей в календарных сроках.

ВЫВОДЫ

1. У ветрениц алтайской и голубой рост зародыша в семенах, после отделения их от материнского растения, продолжается 2—2,5 месяца в теплый период года при благоприятных условиях.

2. Всходы появляются только весной следующего года, что обеспечивает благополучную перезимовку проросших семян.

3. Семена лучше всего высевать свежесобранными, так как при этом они не требуют дополнительной обработки.

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
9/II 1973

ЛИТЕРАТУРА

- И. В. Грушвицкий. В сб.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап., 23, вып. 61. Ульяновск, 1968, стр. 169.
- И. А. Иванов. Бюлл. ГБС АН СССР, вып. 61. М., «Наука», 1966, стр. 72.
- Г. П. Рысина. Бюлл. ГБС, вып. 74. М., «Наука», 1969, стр. 40.
- И. А. Иванов. В сб.: Вопросы биологии семенного размножения. Уч. зап., 23, вып. 3. Ульяновск, 1968, стр. 182.

BIOLOGY OF GERMINATION  
OF SEEDS ANEMONE ALTAICA AND ANEMONE COERULEA

The biology of germination of seeds *Anemone altaica* and *Anemone coerulea* have been studied in their natural conditions of growth. The description is given of the method of observation on growth and differentiation in seeds after separation from parent plant under conditions similar to those of natural.

УДК 595.733(550.3)

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВ РЕЛИКТОВЫХ СТРЕКОЗ,  
ТИХООКЕАНСКИЙ РУДНЫЙ ПОЯС  
И ТЕОРИЯ ДРЕЙФА КОНТИНЕНТОВ

Изучение распространения реликтовых стрекоз показало их сосредоточенность вокруг Тихого океана, а нанесение этих же данных на карты А. Вегенера убеждает, что тихоокеанское обрамление — только неверное впечатление. Реликтовые очаги сосредоточены по окраине Пангеи.

Совершенно так же обстоит дело и с тихоокеанскими горным, вулканическим и рудным обрамлениями. Подобное положение хорошо согласуется с теорией континентального дрейфа.

Предлагается заменить выражения «тихоокеанское кольцо», или «тихоокеанский пояс», понятием «ожерелье Пангеи», которое может быть реликтовым, горным, вулканическим, рудным и т. д.

Давно известны тихоокеанское горное обрамление и тихоокеанское вулканическое кольцо. Позже к этому присоединяется и тихоокеанский рудный пояс. Теперь к этим образованиям можно добавить еще одно тихоокеанское «кольцо»: реликты в сухопутной фауне стрекоз сосредоточены главным образом близ тихоокеанских берегов материков, что было показано нами ранее [1]. Это справедливо, если не быть придирчивым и не искать геометрических тождеств, которых и не может быть, так как вымирание и расселение не были однотипными и идущими по одним общим схемам. Но общая картина распространения реликтовых групп очень четкая.

Недавно Ю. М. Пушаровский [2] отметил, что «признание существования тихоокеанского рудного пояса явно противоречит гипотезе дрейфа континентов. Этот пояс не мог возникнуть в результате случайной комбинации континентов. Он отражает характерную черту геологического развития именно тихоокеанского обрамления. Ведь нет же подобного пояса вокруг Атлантики или Индийского океана!» Можно к этому добавить, что на берегах Атлантики почти нет и древних реликтов в фауне стрекоз, а наличие их на востоке США не характерно, так как тут имеется всего один вид семейства, которое четко сосредоточено по берегам Тихого океана и представлено многими викарирующими видами.

Казалось бы, все говорит о том, что обрамление Тихого океана имеет свои характерные черты, отсутствующие на побережьях других океанов, возникшие давно и сохраняющиеся в неизменном виде. И тем не менее вместо признания существования различных тихоокеанских обрамлений и постоянства материков, я утверждаю противоположное — существование движения материков, когда изменяется их положение относительно друг друга и полюсов. Мало того — я утверждаю, что наличие «тихоокеанских поясов и колец» является одним из серьезных аргументов в пользу теории А. Вегенера, а не против нее, как считает Ю. М. Пушаровский [2].

Изучая распространение реликтовых семейств стрекоз и обнаружив их преимущественную сосредоточенность по берегам Тихого океана, я был поставлен в тупик, так как найти логическую связь одного с другим не удавалось. Стрекозы, за исключением немногих видов, с морями и океанами не связаны — это вполне континентальные животные [3]. К тому же на берегах Атлантики такой сосредоточенности нет — опять полное совпадение с геологическими структурами!

И вот в итоге этого исследования я прихожу к выводу, что нет тихоокеанского сосредоточения реликтовых стрекоз, а вслед за этим убеждаюсь, что нет и горного обрамления этого океана и вулканического кольца. Да, это так! Все эти системы — только результат поверхностной оценки явления и методической ошибки. В вопросах истории совершенно недопустимо нанесение на современную карту структур, связанных с прошлыми геологическими эрами, когда географические соотношения были иными.

Конечно, для практики, для современной географии все это есть (как проявление формы, а не сущности), но только до тех пор, пока мы не касаемся вопросов исторического характера, безразлично с чем связанных: с фауной, флорой, или с развитием геологических структур.

Если же нанести ареалы реликтовых семейств стрекоз, горные цепи окраин Америки, Азии и Австралии на схемы, предложенные А. Вегенером [1], то окажется, что все пояса и кольца обрамляют не Тихий океан, а древний материк Пангею.

Но Пангея в мезозое начала «расползаться», и теперь мы имеем разорванную обрамляющую ее полосу, которая идет по восточному берегу Азии, через Зондские острова, восточную Австралию (и Новую Зеландию), через Антарктиду (и южную Африку) и далее по побережью западной Америки, проявляясь, конечно, не всюду, что связано с неоднотипным движением материковых глыб. Это особенно проявляется в области современного Индийского океана — места наибольшего дробления Гондваны. Вот поэтому берега молодой Атлантики так непохожи на берега Тихого океана, бывшего Мирового океана, омывавшего Пангею. Атлантика же совсем недавно имела вид небольшой щели, которая затем расширилась и заливалась водами Мирового океана — следовательно, происхождение нового океана совсем иное, по сравнению с Тихим океаном — тут имел место разрыв. Это определило и иную структуру берегового обрамления Атлантического океана, что проявилось равно и в геологических, и в биологических структурах.

Такое построение сразу сделало понятным распространение некоторых семейств реликтовых стрекоз в области Тихого океана. Это случайное совпадение, когда при рассмотрении современной географической карты нам кажется, что суша обрамляет Тихий океан, а не наоборот — океан обрамляет «расползающуюся» сушу.

Таким образом, наличие тихоокеанского рудного пояса и отсутствие такового по берегам Атлантического океана не отрицает, а утверждает теорию континентального дрейфа, опирающуюся на многочисленные факты геодезии, геофизики, геоморфологии, геологии, палеонтологии, биогеографии и истории современной флоры и фауны.

Вместо термина «тихоокеанский пояс», или «тихоокеанское обрамление», я предлагаю выражение «ожерелье Пангеи», которое может быть рудным, горным, вулканическим и т. д.

Это не первый случай, когда биогеография первая решает вопросы исторической географии!

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
14/VI 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Ф. Белышев. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1968, № 15, вып. 3.
2. Ю. М. Пушаровский. Природа, 1972, № 1.
3. B. F. Belyshev. Deut. Entom. Zeitschr., N. F., 1968, 15, H. I—III.

B. F. Belyshev

DISTRIBUTION OF RELICT DRAGONFLY FAMILIES  
PACIFIC ORE ZONE AND THEORY OF DRIFT CONTINENTS

Study of relict dragonfly distribution indicates on their concentration round the Pacific ocean and drawing of these data on A. Wegener's maps reveals that Pacific setting is only incorrect impression. Relict foci are situated along the skirts of Pangea.

It applies equally to Pacific mountain, volcanic and ore setting as well. Such situation conforms to theory of continental drift.

Expressions "Pacific ring" or "Pacific setting" is suggested to substitute for the concept "Necklace of Pangea" which can be relict, mountain, volcanic, ore and etc.

А. Ю. ХАРИТОНОВ

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ  
В ИЗМЕНЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ  
СИБИРСКИХ СТРЕКОЗ (*ODONATA, INSECTA*)  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ  
ИЗУЧАЕМЫХ ФАУН

Все установленные Б. Ф. Бельшевым закономерности в географической изменчивости биоэкологических проявлений стрекоз на Байкальском меридиане и южносибирской параллели вполне подтверждаются и данными, полученными на Приуральском меридиане и на Полярном круге.

Изучение сибирских стрекоз показало, что одни и те же виды обнаруживают существенные различия в своей биологии в разных частях ареала. По мнению Б. Ф. Бельшева [1—4], изменение биологических особенностей стрекоз на протяжении ареала имеет характер закономерностей. Однако многие из этих закономерностей признаются им лишь рабочими гипотезами и требуют подтверждения более широкими исследованиями. Работа Б. Ф. Бельшева проводилась на территории, простирающейся от заполярных районов нижней Лены до южного Прибайкалья в широтном направлении и от Приалтайских степей до Байкала в долготном. Мы располагаем материалом с совершенно не изученной ранее в одонатологическом отношении территории восточного Приуралья. Это дает возможность сравнить полученные результаты и проверить правильность сделанных ранее выводов.

В одной из своих работ [4] Б. Ф. Бельшев утверждает, что «с изменением широты местности сроки развития весеннего отдела фауны стрекоз изменяются, а у осеннего остаются более или менее постоянными на одном меридиане» (правило № 20). Действительно, и при наших исследованиях сравнение сроков лета стрекоз в Заполярном и Южном Приуралье показало, что на севере появление весеннего отдела фауны сильно запаздывает. Если близ г. Челябинска первые стрекозы начинают летать в начале третьей декады мая, то у г. Салехарда лишь в начале третьей декады июня, т. е. запаздывание равно приблизительно месяцу, как и на Прибайкальском меридиане [2]. Развитие же осеннего отдела фауны на севере и юге Приуралья остается относительно постоянным.

Согласно другому положению Б. Ф. Бельшева [1, 5], существует закономерный сдвиг в сроках начала лета стрекоз в сторону осени при движении с запада на восток. Ранее такое сравнение проводилось на широте Приалтайских степей и южного Прибайкалья, теперь появилась возможность сделать его и в условиях Заполярья. Как и в Южной Сибири, за Полярным кругом появление стрекоз на р. Лене происходит на 8—9 дней позже, чем на р. Оби. Исключение из этого правила составляет лишь один вид *Aeschna squamata* Müll. и объясняется оно, вероятно, тем, что стрекозы этого вида редки и имеющиеся наблюдения об их развитии случайны.

Третья закономерность, сформулированная Б. Ф. Бельшевым [4] как правило № 21, гласит, что «развитие личинок северного отдела фауны стрекоз и на юге, и на севере происходит аналогично, а у видов южного отдела — различно». Им было замечено, что за Полярным кругом на р. Лене перед последним метаморфозом стрекоз отсутствуют личиночные линьки и зимовка личинок происходит на последней стадии, а на юге Прибайкалья у видов южного отдела фауны личинки перед окрылением линяют несколько раз. Это наблюдение подтвердилось нами и в восточном Приуралье (Челябинск и Салехард).

Четвертое из рассматриваемых нами утверждений сводится к тому, что дата появления стрекоз одного и того же вида в определенном районе в аквариуме представляет собой среднегодовую дату окрыления, а в природе варьирует в зависимости от погодных условий. Эта закономерность подтвердилась и при наших исследованиях в восточном Приуралье. В частности, летом 1973 г. на Салехардском стационаре Уральского научного центра АН СССР наблюдалось запаздывание многих фенологических явлений на 10—14 дней по сравнению с обычными сроками. Соответствующий сдвиг наблюдался и в развитии одонатофауны. Например, вылуп *Somatochlora sahlbergi* Трубот начался в аквариуме 3 июля, а в природе 14 июля, *Agrion hylas* Трубот — соответственно 2 и 12 июля, *Aeschna squamata* Müll. — 11 и 22 июля.

Все это подтверждает отмеченные Б. Ф. Бельшевым [1—4] изменения биологических особенностей стрекоз в разных частях ареала, которые рассматриваются им как биологические правила. Возможно, подобные закономерности будут распространяться и на других насекомых и в первую очередь на гидробионтов.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
30/1 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Ф. Бельшев. Бюлл. Вост.-Сиб. фенол. комисс. Иркутск, 1963, вып. 2, 3, 57.
2. Б. Ф. Бельшев. Зоол. ж., 1965, 44, 7, 1014.
3. Б. Ф. Бельшев. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1966, № 4, вып. 1, 120.
4. В. Ф. Belyschew. Dtsch. Ent. Z. Berlin, 1968, 7, Bd. 4/5, 317.
5. Б. Ф. Бельшев. Энтомол. обозр. М.—Л., 1960, 39, 2, 395.

А. Ю. Харитонов

ON SOME REGULARITIES IN VARIABILITY  
OF DRAGONFLY MANIFESTATION DEPENDING  
ON GEOGRAPHICAL LOCATION OF THE FAUNAE EXAMINED

All Belychev's regularities in geographical variability of ecological dragonfly manifestation Baikal meridian and south Siberian parallel are quite confirmed by the data obtained Ural meridian and Arctic Circle as well.

А. С. ЛАПИК, М. П. ПАВЛОВА

ИССЛЕДОВАНИЕ ОСТРОЙ И ПОДОСТРОЙ  
ТОКСИЧНОСТИ ПЕНТАМЕТИЛФЕНОЛА

В опытах на мышах и крысах исследована острая и подострая токсичность пентаметилфенола. Показано, что препарат мало активен при введении в желудок. Внутривентриальное введение доз свыше 1 г/кг вызывает у мышей и крыс симптомы неспецифического нейротоксического действия и умеренный лейкоцитоз. Среднесмертельная доза для крыс при внутривентриальном введении рассчитана на уровне  $5,2 \pm 0,8$  г/кг. Кумулятивный эффект не выражен.

Пентаметилфенол перспективен для широкого использования в промышленности в качестве антиокислителя нефтепродуктов и полимерных материалов, а также для получения разнообразных хиноидных соединений [1].

В связи с отсутствием в литературе данных о биологических свойствах пентаметилфенола было проведено экспериментальное изучение острой и подострой токсичности этого соединения.

Методика. Опыты проводили на беспородных белых мышах и крысах. Препарат назначали в виде водной взвеси на слези крахмала внутрь или внутривентриально однократно в дозах от 0,5 до 6 г/кг и повторно в дозе 0,5 г/кг в течение 15 дней. Каждую дозу испытывали на 6—8 животных. Состояние животных оценивали по показателям: дозу испытывали на 6—8 животных. Состояние животных оценивали по показателям: вес тела, поедаемость корма, психомоторная активность [1], потребление кислорода [2]; после первой и десятой дозы анализировали картину периферической крови, общий белок и активность холинэстеразы [3]. В конце опыта определяли коэффициенты внутренних органов.  $LD_{50}$  рассчитывали по методу Кербера [4]. Местное раздражающее действие на животных проверяли путем нанесения водной или масляной взвеси препарата (10 и 20%) на участки спины, освобожденные от шерсти.

Результаты опытов. Пероральное однократное назначение пентаметилфенола в дозах от 0,5 до 3 г/кг не отразилось на указанных выше тестах и общем состоянии мышей и крыс при наблюдении в течение 12 дней. Местного раздражающего действия на кожу не выявлено.

При внутривентриальном введении доз свыше 1 г/кг появлялись заметные признаки интоксикации: вялость, нарушение координации движений, подавление эмоциональной и двигательной активности, снижение веса. При дозе 2 г/кг отмечалось судорожное подергивание головы и передних конечностей, иногда общий тремор. Со стороны крови наблюдался умеренный лейкоцитоз. Количество лейкоцитов при дозе 2 г/кг возрастало на  $35 \pm 5\%$ .

Летальный исход отмечен только при введении доз свыше 4 г/кг. Среднесмертельная доза для крыс при внутривентриальном введении рассчитана на уровне  $5,2 \pm 0,8$  г/кг.

Отсутствие признаков интоксикации при пероральном введении связано, вероятно, с плохим всасыванием препарата.

Повторное (10- и 15-кратное) ежедневное введение крысам дозы 0,5 г/кг внутрь и внутрибрюшинно ни в одном случае не вызвало гибели животных и сколько-нибудь заметных признаков изменения их поведения и состояния. Со стороны крови также не найдено отклонений.

Таким образом, полученные данные указывают на сравнительно слабую активность соединения и отсутствие заметных признаков кумулятивного действия препарата.

Заключенные. Пентаметилфенол мало активен при назначении мышам и крысам перорально. Внутрибрюшинное введение вызывает у животных симптомы неспецифического нейротоксического действия и умеренный лейкоцитоз. Среднесмертельная доза для крыс при внутрибрюшинном введении составила  $5,2 \pm 0,8$  г/кг. По данным острой и подострой токсичности препарат можно отнести к группе малотоксичных соединений.

Новосибирский институт органической химии  
СО АН СССР

Поступила в редакцию  
20/IV 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. М. Б. Вольф. Химическая стабилизация моторных и реактивных топлив. М., 1970, стр. 121.
2. Н. Е. Зильберман, И. П. Лапин, Фармакология и токсикология, 1965, 4, 495.
3. Н. И. Колабухов. Докл. АН СССР, 1940, 26, 1.
4. М. А. Беленский. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта, 1963, стр. 49.
5. М. М. Эйдельман. Лабораторное дело, 1963, 10, 23.

A. S. Lapik, M. P. Pavlova

#### INVESTIGATION OF ACUTE AND SUBACUTE TOXICITY OF PENTAMETHYLPHENYL

Acute and subacute toxicity of pentamethylphenyl was investigated in the experiments on mice and rats. This substance was shown to be of little activity in stomach injection. Intraperitoneal injection of doses above 1 g/kg causes symptoms of nonspecific neurotoxic effect and moderate leucocytosis in mice and rats. Mean mortal dose for rats at intraperitoneal injection was calculated at the level of  $5,2 \pm 0,8$  g/kg. Cumulative effect was not observed.

Р. И. САЛГАНИК, Е. В. КИСЕЛЕВА,  
Р. И. БЕРСИМБАЕВ, Н. Б. ХРИСТОЛЮБОВА

#### МНОГОКЛЕТОЧНАЯ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА, ОБЕСПЕЧИВАЮЩАЯ РЕГУЛЯЦИЮ СЕКРЕЦИИ СОЛЯНОЙ КИСЛОТЫ В ЖЕЛУДКЕ ЖИВОТНЫХ

Получены цитологические и электронномикроскопические данные, позволяющие предположить, что пентагастрин (гастрин) индуцирует в эндокринных клетках слизистой оболочки желудка образование гистамина, а выделяемый гистамин стимулирует секрецию соляной кислоты обкладочными клетками. Сформулировано представление о существовании многоклеточных функциональных ансамблей в слизистой оболочке желудка и иных тканях.

В серии работ [1—7] показано, что стимулирующее действие пентагастрина (ПГ) на секрецию HCl в желудке животных опосредовано цепью медиаторов и ферментов. Установлено, что ПГ стимулирует в слизистой желудка крыс ДНК-зависимый синтез РНК и индуцирует, таким образом, гистидиндекарбоксилазу [1, 2]; образующийся гистамин активирует аденилатциклазу [3], а возникающий в результате этого циклический 3,5-аденозинмонофосфат (цАМФ) активирует карбоангидразу [4—6] за счет фосфорилирования ее цАМФ-зависимой протеникиназой [7]. Карбоангидраза играет ключевую роль в образовании HCl, поскольку обеспечивает продукцию  $H^+$  и  $HCO_3^-$  которые обмениваются на  $Cl^-$  [8]. Такая многокомпонентная система представляет собой своего рода каскад усилителей первичного гормонального сигнала [6].

Можно было предположить, что последовательные звенья этой цепи сосредоточены не в одной клетке, а распределены между смежными иерархически взаимодействующими клетками. Такое распределение участков цепи могло бы служить важным дополнительным средством усиления действия гормона или средством повышения надежности системы. Группа таких взаимодействующих клеток могла бы составлять упорядоченный в пространстве функциональный ансамбль.

В настоящее время получены экспериментальные данные, совместимые с этим предположением. Крысам линии Вистар весом 180—200 г вводили подкожно по 0,4 мкг ПГ или по 450 мкюри  $^3H$ -ПГ, трижды с интервалами в 20 мин, или по 200 мкг гистамина внутримышечно, дважды с интервалами в 30 мин, или цАМФ и теofilлин внутрибрюшинно по 5 мг, дважды с интервалами в 30 мин в расчете на 100 г веса тела. Через 60 мин крыс забивали, извлекали желудок и готовили препараты для световой и электронной микроскопии и автордиографии [9].

Оказалось, что ПГ вызывает в эндокринных  $\alpha$ -подобных клетках, которые продуцируют гистамин и соседствуют с обкладочными клетками, секретирующими HCl, изменения, характерные для генетической индукции: увеличение числа рибосом, расширение цистерн эндоплазматического ретикулума и др. Таких изменений не вызывает в эндокринных клетках гистамин. Однако и ПГ, и гистамин, и цАМФ вызывают совершенно одинаковые изменения в обкладочных клетках [10], которые состоят в резком увеличении площади поверхности мембран секреторных канальцев (~ в 2,5 раза), наряду с таким же уменьшением площади поверхности трубчато-везикулярных элементов (см. таблицу).

Изменения площади поверхности (Sv) ультраструктур обкладочных клеток слизистой оболочки крыс при введении ПГ, гистамина и цАМФ

	мкм <sup>2</sup> /мкм <sup>2</sup>	Контроль	ПГ	Гистамин	цАМФ
Канальцевые структуры		0,85±0,34	2,43±0,22	2,39±0,31	2,36±0,14
Тубулярно-везикулярные структуры		3,70±0,14	1,55±0,3	1,56±0,42	1,53±0,26

Можно предположить, что ПГ индуцирует в эндокринных клетках ферменты синтеза и секреции гистамина; выделяемый ими гистамин активирует в соседних обкладочных клетках аденилатциклазу и синтез цАМФ, который, в свою очередь, активирует карбоангидразу, самосборку канальцев и, как следствие этого, секрецию HCl. Если это так, то мишенью для ПГ (и для гастрина) должны быть не обкладочные клетки, как это принято считать, а эндокринные или иные клетки, передающие гормональный сигнал. Опыты с меченым  $^3H$ -ПГ действительно показали, что треки радиоактивности сосредоточены над эндокринными и главными клетками, а обкладочные клетки свободны от них. Ткани, не являющиеся мишенями для гастрина (печень, скелетные мышцы и др.), практически не присоединяют  $^3H$ -ПГ.

Эти данные позволяют постулировать наличие в слизистой желудка системы последовательно взаимодействующих между собой клеток, составляющих функциональную единицу, которая обеспечивает секрецию HCl. Эта система включает, очевидно, эндокринные клетки, рецептирующие гастрин и продуцирующие в ответ гистамин, и обкладочные клетки, рецептирующие гистамин и секретирующие в ответ HCl.

Ряд данных позволяет предположить, что сходные цепи посредников и многоклеточные функциональные ансамбли могут обеспечивать действие и иных гормонов (эстрадиол, тестостерон) [11, 12]. Формирование таких функциональных ансамблей должно было, очевидно, служить фактором отбора ряда оптимальных параметров: размеров взаимодействующих клеток, поверхностей контактов расположения их и др.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
6/VII 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Р. И. Салганик, С. В. Аргутинская, Р. И. Берсимбаев. Вопр. мед. химии, 1971, 17, 5, 516.
2. R. I. Salganik, S. V. Argutinskaya, R. I. Bersimbaev. Experientia, 1971, 27, 1, 53.
3. R. I. Bersimbaev, S. V. Argutinskaya, R. I. Salganik. Experientia 1971, 27, 12, 1389.
4. R. I. Salganik, R. I. Bersimbaev, S. V. Argutinskaya. Experientia, 1972, 28, 10, 1190.
5. Р. И. Берсимбаев, Т. В. Зимолина, С. В. Аргутинская, Р. И. Салганик. Биохимия, 1973, 38, 1, 174.
6. Р. И. Салганик, Р. И. Берсимбаев, С. В. Аргутинская. Докл. АН СССР, 1972, 206, 1, 236.

7. Р. И. Берсимбаев. Дисс., Новосибирск, 1974.
8. J. G. Fort. In "Membrane and ion transport", 1971, 3, 111, Wiley, London.
9. Н. Б. Христолюбова, А. Ю. Керкис. Цитология, 1968, 10, 11, 1496.
10. Е. В. Киселева, Н. Б. Христолюбова. Матер. IX ВКЭМ, тез. докл. 1973, 429.
11. O. Hechter, K. Yoshigawa, D. Halkerston, C. Cohn, P. Dodd. In book: Molekular basis of some aspects of mental activity, 1961, 291.
12. A. Andres, V. Gchernitchin. Steroids, 1967, 10, 6, 315.

R. I. Salganik, E. V. Kiseleva,  
R. I. Bersimbaev, N. B. Khristolyubova

MULTICELLULAR FUNCTIONAL SYSTEM  
OF REGULATION OF HYDROCHLORIC ACID SECRETION  
IN ANIMAL STOMACH

Some cytophysiological and electronmicroscopic data are obtained suggesting that pentagastrin (gastrin) induces histamine formation in endocrine cells of gastric mucosa, and the histamine stimulates secretion of hydrochloric acid by oxyntic cells. A conception of existence of multicellular functional complexes in gastric mucosa and other tissues is formulated.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ СО АН СССР

Главный редактор чл.-корр. М. Ф. Жуков

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор д-р биол. наук Г. В. Крылов

Д-р биол. наук В. Ф. Альтергот, д-р с.-х. наук В. Б. Енкен, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев,  
д-р биол. наук Р. И. Салганик, д-р биол. наук К. А. Соболевская, чл.-корр. И. А. Терсков

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 Т. К. Овчинникова, Г. Я. Герасимчук

Корректоры И. Г. Примогенова, Л. Л. Тычкина

Сдано в набор 15 мая 1974 г. Подписано к печати 17 июля 1974 г. МН 00160. Формат 70×103/16.  
Бумага типографская № 2. 9,5 печ. л., 13,3 усл. печ. л., 12,7 уч.-изд. л. Тираж 1505 экз. Заказ 100.  
Цена 70 коп.

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

7. P. H. Be  
8. J. G. Fo  
9. H. B. X  
10. E. B. K  
11. O. Hec  
Molekula  
12. A. And

Some  
pentagastr  
and the hi  
of existen  
formulated

**СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА“**

готовит к выпуску следующие книги:

- Морфология и биология новых видов фауны Сибири.  
Сегаль А. Н. Очерки экологии американской норки.  
Материалы по экологии меховых млекопитающих Субарктики.  
Дмитриенко В. К., Петренко Е. С. Муравьи таежных биоцено-  
зов Сибири.  
Генетика и селекция микроорганизмов.  
Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их па-  
разитов.  
Микробиология — народному хозяйству.  
Ратнер В. А. Молекулярно-генетические системы управления.  
Исаев А. С., Гирс Г. Н. Взаимодействие дерева и насекомых  
ксилофагов.  
Любарский Л. В., Васильева Л. Н. Дереворазрушающие гри-  
бы Дальнего Востока.  
Иванова-Казас О. И. Сравнительная эмбриология беспозво-  
ночных животных.

*Книги высылаются наложенным платежом. Заказы на-  
правляйте по адресу: 630090, Новосибирск-90, Морской  
проспект, 22. Магазин «Наука».*