

П-167/2  
15

ИЗВЕСТИЯ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК  
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 3

1974

№ 15

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
НОВОСИБИРСК



# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания  
журнала 1957  
Год основания  
серии 1963

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

№ 15(240)  
Вып. 3

Декабрь  
1974

## СОДЕРЖАНИЕ

А. В. Кириш. Макро- и микроморфологическая характеристика дерновой солоды и дерново-подзолистой почвы	3
Т. М. Корсунова. Оптические свойства гумусовых кислот осолоделых и оподзоленных почв юга Западной Сибири	9
В. П. Седед. Влияние экологических факторов на сроки созревания семян дикорастущих злаков в северной части Камчатской области	14
Н. Н. Лашинский. Соприженность между видами и структура напочвенного покрова в лишайниково-брусничных сосняках Нижнего Приангарья	22
А. В. Ронгинская. Флюктуационная изменчивость полидоминантных лесных лугов с коротко-ножкой перистой в районе Нижнего Приангарья	27
В. Г. Кольцова. История развития пихтарников среднегорного пояса Государственного заповедника «Столбы» по данным спорово-пыльцевому анализу почв	34
Л. А. Игнатьева. Учет массы травяного яруса слово-кедрово-пихтового и березового леса в зоне южной тайги Западной Сибири	44
Б. К. Петрова. Фауна синантропных каллифорид ( <i>Diptera, Caliphoridae</i> ) Дальнего Востока	51
Н. Б. Кнор. Видовой состав и экологические особенности чернотелок ( <i>Coleoptera Tenebrionidae</i> ) Бурятии	56
Г. В. Ларионов, С. А. Бахвалов. К вопросу о трансвариантной передаче вируса ядерного полиэдроза шелкопряда монашенки	60
Т. К. Кальвиш, В. И. Жимерикин. Влияние грибной и вирусной инфекции на популяцию рыжего соснового пильщика в очаге его массового размножения	66
В. В. Хвостова, А. И. Шапова. Дифференциальная окраска хромосом ржи и ее значение в цитогенетике тритикале	70
А. И. Шапова, Л. А. Кравцова. Сравнительное изучение карิโอ типов двух видов лука, различающихся по суммарной длине хромосом набора	74
И. С. Попова, О. И. Сливкова. Цитомиксе в популяциях тетраплоидной ржи	77
И. А. Цильке. Моносомный анализ веса зерна с колоса у мягкой яровой пшеницы	85
Л. Л. Губанова, Т. А. Носикова. Получение стрептомициноустойчивых мутантов у ауксотрофных штаммов некоторых микрорганзмов при помощи различных мутагенов	90
В. А. Захарова, И. А. Немченко, Ф. Я. Сидько. Влияние дисперсности среды на поглощение света	94
В. П. Августиневич. Синхронно-плотностатное культивирование оптически плотных суспензий микроводорослей	99
В. К. Войников, В. Д. Федотова, Т. К. Усова. Изучение электрического сопротивления тканей проростков озимых при действии пониженных температур	103
С. С. Мордкович, С. А. Мокридова. Явление вторичного осеннего побегообразования у яровой пшеницы. I. Роль повреждения засухой и фазы развития	107
И. И. Наплекова, Л. Г. Сафронова, Т. Астанов. Синтез витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами на средах с различными источниками углерода	116
И. И. Наплекова, Л. Г. Сафронова, Т. Астанов. Влияние источников азота на синтез витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами	123
Г. И. Высочина. К биохимической характеристике <i>Polygonum ranjuntini</i> Charkev. и <i>Polygonum Dshavachitschwilli</i> Charkev.—кавказских видов рода <i>Polygonum</i> L.	130
А. Г. Валуцкая, И. И. Гуськова, Е. В. Тюрина. Флавоноиды сибирских представителей семейства зонтичных	134
В. Г. Розин. Об оценке предельной транспортной активности транспортирующих эпителиев	139
В. Г. Розин. О концентрации плазмемных белков в прямых сосудах мозговой зоны почки	143
Е. В. Киселева. Влияние пентагастрина и гистамина на ультраструктуру эндокринных гистаминсодержащих клеток в желудке крыс и вероятная роль этих клеток в регуляции секреции соляной кислоты	148
А. М. Арефьева, С. М. Свиридов, Л. И. Корочкин, Е. И. Малецкая. Обнаружение белка S-100 в клетках ганглиозного слоя сетчатки мыши	153
Л. Н. Медведев, Т. В. Авраамова. Содержание К, Na и АТФ в эритроцитах анемизированных кроликов	155

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

С. Ф. Коваль. Исследование свойств клеточных мембран и устойчивости растений по вымываемости электролитов	161
---	-----

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

В. К. Морозков. Гельфильтрация гуминовых кислот каштановой и дерново-подзолистой почв	169
А. С. Ланин, М. П. Павлова, С. С. Казанина. Экспериментальная оценка токсических свойств бис (4-аминофенилового эфира) гидрохинона	171





CONTENTS

A. V. Kinsht. Macro- and micromorphological characteristics of soddy solod and soddy podzolic soil	3
T. M. Korsunova. Optical properties of humic acids of solodic and podzolic soils of the south of the West Siberia	9
V. P. Seledets. Influence of ecological factors on the periods of grass seeds ripening in the Kamchatka Region	14
N. N. Lashchinsky. Correlation between specific and structure of oversoil cover in the pine forest with <i>Vaccinium vitis-idaea</i> and lichenes in the region of Nizhney Priangarye	22
A. V. Ronginskaya. Fluctuation variability of polydominant forest meadow with <i>Brachypodium pinnatum</i> in the Nizhney Priangarye	27
V. G. Koltsova. History of fir forests of middle mountainous zone of the State forest reserve "Stolby" on the data of soil spore-pollen analysis	34
L. A. Ignal'eva. Biomass estimation of the grass storey of spruce cedar — fir and birch forests in the southern taiga zone of the Western Siberia	44
E. K. Petrova. Fauna of simanthropous calliphorides of the Far East ( <i>Diptera, Calliphoridae</i> )	51
I. B. Knor. Specific composition and ecological peculiarities of darkling beetles ( <i>Coleoptera, Tenebrionidae</i> ) of Buryatia	56
G. V. Larionov, S. A. Bakhvalov. On the question of trans-ovum transmission of virus of nuclear polyhedrosis of nun moth	60
T. K. Kalvish, V. N. Zhimerikina. Effect of fungal and viral infection on population of pine sawfly in the places of its mass propagation	66
V. V. Khvostova, A. I. Shchapova. Differential rye chromosomes staining and its role in triticales cytogenetics	70
A. I. Shchapova, L. A. Kpavtsova. Comparative study of the karyotypes of the onion species differed in total length of chromosome set	74
I. S. Popova, O. I. Slivkova. Cytomixis in Populations of Tetraploid Rye	77
I. A. Tsilke. Monosomic analysis of grain weight per spike in common spring wheat	85
L. L. Gubanova, T. A. Nosikova. Production of the streptomycin-resistant mutants of auxotrophic strains of some microorganisms by various mutagens	90
V. A. Zakharova, I. A. Nemchenko, F. Ya. Sidko. Influence of medium dispersity on light absorption	94
V. P. Avgustinovich. Synchronous-turbidostatic cultivation of optically dense suspensions of microalgae	99
V. K. Voinikov, V. D. Fedotova, T. K. Usova. Study on the electrical resistance of the tissues of seedlings of winter-crops as effected by low temperatures	103
S. S. Mordkovich, S. A. Mokridova. Secondary autumn sprout formation of spring wheat. I. Different types and development stages as effected by drought	107
N. N. Naplekova, L. G. Safronova, T. Astanov. Vitamin synthesis by cellulolytic microorganisms in the medium with different sources of carbon	116
N. N. Naplekova, L. G. Safronova, T. Astanov. Influence of different sources of nitrogen on vitamin synthesis by cellulolytic microorganisms	123
G. I. Vysochina. Biochemical description of <i>Polygonum panjutinii</i> Charkev. and <i>P. dshawachschwillii</i> Charkev. — Caucasian species of genus <i>Polygonum</i> L.	130
A. G. Valutskaya, I. N. Guskova, E. V. Turyina. Flavonoid compounds of siberian species of the umbelliferae	134
V. G. Rosin. On the estimate of Limit estimation transport activity of transporting epithelia	139
V. G. Rosin. On the concentration of plasma proteins in the vasa recta of renal medulla	143
E. V. Kiseleva. Effect of pentagastrine and histamine on the ultrastructure of endocrine histamine-containing cells in rat stomach and the probable role of these cells in the regulation of hydrochloric acid secretion	148
A. M. Aref'eva, S. M. Sviridov, L. I. Korochkin, E. U. Maletskaja. Detection of S-100 protein in the cells of ganglionic layer of mouse retina	153
L. N. Medvedev, T. V. Avraamova, K. Na and ATP Content in the Erythrocytes of Anaemic Rabbits	155
<b>RESEARCH METHODS</b>	
S. F. Koval. Study on the properties of cell membranes and plant resistance by washing out of the electrolyte. I. Measuring technique	161
<b>SHORT NOTES</b>	
V. K. Morozkov. Gel-filtration of humic acids from the chesnut and soddy podzolic soils	169
A. S. Lapik, M. P. Pavlovam, S. S. Kasanina. Experimental evaluation of the toxic characteristics of bis (4-aminophenyl Ester) of the Hydroquinone	171

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1974

УДК 631.4.519.12

А. В. КИНШТ

МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
ДЕРНОВОЙ СОЛОДИ И ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ

Рассматривается макро- и микроморфологическая характеристика двух морфологически сходных почв — дерновой солоды и дерново-подзолистой почвы. На основе этого делается попытка восстановить некоторые черты развития этих почв. Показано, что развитие профиля дерновой солоды происходило в пульсирующем режиме увлажнения от болотного до лугового и от лугового до лугово-степного. Развитие же профиля дерново-подзолистой почвы происходило в два различных этапа по условиям Eh, pH.

Большое внимание исследователей привлекают вопросы генезиса двух типов почв с элювиально-иллювиальным профилем — дерновых солодей и дерново-подзолистых почв. Несмотря на то, что эти почвы формируются в различных условиях, морфологические и некоторые химические показатели их очень сходны.

Показано, что единственный, по существу, прием анализа почв, который считался достоверным критерием определения солодей, — щелочная вытяжка по Гедройцу, неудовлетворителен, так как, применяя его, исследователи и в почвах подзолистого типа находят подвижную кремнекислоту [1].

Этот анализ не всегда достоверен, так как в вытяжку кроме подвижной кремнекислоты переходит и мелкокристаллический кварц [2, 3]. Наличие Na в нижних горизонтах профиля может быть следствием и современных процессов, и реликтовых.

Следует учитывать также, что профили многих почв и подзолистого типа и солодей полигенетические. В частности, оподзоливание может накладываться на осолодение [4], что еще более усложняет различение этих двух морфологически очень сходных типов почв. Поэтому в настоящее время, пожалуй, единственным критерием определения этих типов почв остается почвенно-экологическая характеристика, в частности анализ палеогеографических условий. Этого явно недостаточно для генетического различения этих типов почв.

Конечно, маловероятно ожидать от одного какого-либо анализа решения вопроса о различии в происхождении двух очень сходных типов почв. Для детального анализа их генезиса необходимо использовать возможно более широкий круг исследований.

Нами предпринята попытка выявить на основе детального морфологического и микроморфологического анализа некоторые особенности элювиально-иллювиального профиля солодей и подзолистых почв. Прежде всего от этого анализа ожидается возможность восстановления некоторых общих черт развития и условий формирования солоды и дерново-подзолистой почвы. Для того чтобы частично сивеллировать показания различных условий формирования этих почв, образцы были взяты в пределах одного природного региона и на сходных породах. В районе Причановской депрессии (Барабинской низменности) — образ-



цы дерновой солоды; на северо-западной окраине Барабинской низменности — дерново-подзолистой почвы. Обе почвы развиты на однопильных озерно-аллювиальных тяжелых суглинках.

Разрез дерновой солоды заложен на шлейфе гривы в микропонижении, занятом осиново-березовым колком (грива Максеевская вблизи пос. Карачи). Приводим макроморфологическое описание профиля этого разреза.

*А<sub>д</sub>*, 0—3 см. Плотная дернина, легко отслаивающаяся, переплетенная большим количеством корней травянистой растительности. Переход резкий по цвету.

*А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>*, 3—12 см. Серый, с обильной светло-серой присыпкой. Большое количество корней травянистой растительности. Переход резкий.

*А<sub>2</sub>*, 12—26 см. Палево-белый, легкосуглинистый, пластинчато-листоватой структуры с непрочными агрегатами. Горизонтальные грани структурных отдельностей ожелезены. Много непрочных, легко размазывающихся железисто-гумусовых стяжений. Переход резкий по цвету, структуре и плотности.

*В<sub>1</sub>*, 26—51 см. Интенсивно-бурый, тяжелосуглинистый, мелкоореховатый. На изломе агрегатов цвет равномерный, присыпки нет, ходы корней и трещины заполнены светло-серым материалом горизонта *А<sub>2</sub>*. Переход постепенный по цвету и структуре.

*В<sub>2</sub>*, 51—80 см. Темно-бурый, легкоглинистый, крупноореховатый. Корней мало. По граням структурных отдельностей — тонкие железисто-глинистые натеки. Переход постепенный по цвету и структуре.

*В<sub>3</sub>*, 80—150 см. Пятнисто-бурый, легкоглинистый, крупноореховато-призматической структуры, очень плотный. По граням структурных отдельностей — железисто-марганцовистые натеки. С глубиной увеличивается количество паточной глины. Переход постепенный по цвету, но ясный по структуре.

*В<sub>С</sub>*, 105—160 см. Охристо-бурый, неоднородно окрашенный, среднесуглинистый, мелкокомковатый, карбонатный. Из нижележащего горизонта по трещинам и корням внедряются мощные заклины оглеенной породы с желваками карбонатов. Переход постепенный.

*С*, 160—200 см. Охристо-бурый с пятнами оглеения, легкоглинистый, плотный. Много численные вкрапления карбонатов в виде псевдомидиелля и конкреций. Внешняя часть крупных (более 2—3 см) карбонатных конкреций, как правило, непрочная, легко рассыпающаяся, а ядро очень плотное. Внутри карбонатных конкреций нередко включены железистые новообразования.

Микроморфологическое описание, приводимое ниже, во многом уточняет и дополняет морфологическое описание профиля этой почвы.

*А<sub>д</sub>*. Минеральная часть практически отсутствует. Основную массу составляет живая и отмершая корневая система.

*А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>*. Относительно *А<sub>д</sub>* значительно обогащена минеральной частью. Происходит интенсивная гумификация отмерших корней.

*А<sub>2</sub>*. Относительно обогащена крупными фракциями. Глинистых пленок вокруг зерен минералов нет. По горизонтальным граням структурных отдельностей незначительная концентрация пылеватых частиц. Зерна первичных минералов, как правило, интенсивно корродированы. Части изометричные, практически непрозрачные глинисто-гумусо-железистые новообразования. У некоторых из них от центра к краю увеличивается количество железистой компоненты и уменьшается количество глинистой. Ориентировка глины внутри конкреций слабая. Кроме хорошо ограниченных новообразований встречаются диффузные пятна железистых стяжений.

*В<sub>1</sub>*. В верхней части незначительное накопление глинистого материала, количество которого с глубиной равномерно возрастает по всему горизонту *В*. Появляется ориентированная глина, ориентировка ее сверху вниз улучшается. С увеличением количества глины структурные агрегаты оформляются в четкие отдельности изометричной формы. Причем внутри агрегатов от центра к краю количество глинистых частиц возрастает и ориентировка их улучшается. Выветренность первичных минералов незначительна по всему горизонту *В*. Новообразования, состоящие из чередующихся железисто-глинистых и глинисто-железистых концентрических слоев, как правило, не более 1 мм.

*В<sub>2</sub>*. Пылевато-глинистая плазма равномерная по всему подгоризонту. По краям структурных отдельностей увеличивается количество паточной глины. Много глинисто-железистых новообразований размером до 2 мм. По морфологии они подобны новообразованиям подгоризонта *В<sub>1</sub>*. Крупные зерна и конкреции окружены пленкой ориентированной глины. Диффузные гумусо-железистые образования редки.

*В<sub>3</sub>*. По всему подгоризонту преобладает равномерная пылевато-глинистая плазма. Глинистая составляющая глинисто-железистых новообразований мала, в результате эти конкреции почти непрозрачны. Ориентировка глинистых частиц вокруг крупных зерен и новообразований очень хорошая, в результате чего появляется вокругскелетная структура. Диффузные железистые стяжения редки.

*В<sub>С</sub>*. Появляется равномерная глинисто-карбонатная плазма. Ориентировка глинистых частиц слабее, чем в горизонте *В*. Первичные минералы затронуты выветриванием

слабо. Железистые конкреции, как правило, зональные, плотные, с резкими краями. Имеются диффузные пятна железа. Появляются карбонатные новообразования изометричной формы. Включения первичных минералов и глинистых частиц внутри карбонатных конкреций не наблюдается. Контакты с железистыми новообразованиями однотипны — полное или частичное включение плотных и диффузных железистых новообразований внутрь карбонатных. Нередко карбонатные конкреции окружены глинистой или глинисто-железистой пленкой. Граница между новообразованиями и карбонатами плазмы повсюду резкая.

*С*. Глинисто-карбонатная плазма, равномерная по всему горизонту. Ориентировка глинистых частиц практически отсутствует. Железистые и карбонатные новообразования такие же, как в горизонте *В<sub>С</sub>*.

Скелетная часть представлена слабовыветренными минералами кварц-полевошпатового состава.

Приведенные данные позволяют представить некоторые черты формирования профиля дерновой солоды. Распределение глинистого материала свидетельствует об элювиально-иллювиальном профиле. Причем из горизонта *А<sub>2</sub>* выносятся и первичный глинистый материал, и продукты интенсивного выветривания первичных минералов.

К особенностям данного профиля относится и наличие железистых новообразований, что характерно для гидроморфной стадии развития почв [5, 6]. По-видимому, дерновые солоды прошли в своем развитии болотную стадию и в прошлом представляем собой так называемые болотные солоды, выделенные на юге Западной Сибири Е. И. Ивановой [7] и Н. И. Базилевич [8]. Причем слоистость железистых образований указывает на пульсационный режим их увлажнения, характеризующийся чередованием периодов интенсивного и незначительного гидроморфизма.

Кроме железистых новообразований в нижней части профиля широко распространены отложения карбонатов в виде конкреций и плазмы. Резкие границы между ними указывают на одновременное их образование.

Формирование карбонатных конкреций для лесостепной зоны можно отнести к луговой стадии развития профиля [5]. Формирование же плазменной части — к стадии остепнения [9]. Процесс остепнения солоды в Западной Сибири неоднократно отмечался многими исследователями [8, 10, 11].

Рассмотрим взаимоотношения железистых, карбонатных новообразований и карбонатной плазмы. Включение плотных железистых новообразований внутрь карбонатных конкреций указывает на наложение луговой стадии почвообразования на болотную. Кроме того, нередко можно встретить наложение диффузных железистых стяжений на карбонатную плазму и глинисто-железистых пленок на карбонатные конкреции. Такое распределение железистых и карбонатных отложений, видимо, следствие колебания режима увлажнения от болотного до лугового и от лугового до лугово-степного.

На основании изложенного материала о профиле дерновой солоды в целом можно сказать следующее. Профиль занимает аккумулятивное положение в геохимическом ландшафте. По морфологическому строению относится к элювиально-иллювиальным, с нарастающим количеством глинистого материала в иллювиальном горизонте сверху вниз (см. таблицу). За время формирования профиля почвы резкого колебания в условиях Eh, pH не наблюдалось. Режим увлажнения колебался от болотного до лугового, затем от лугового до лугово-степного.

Теперь рассмотрим дерново-подзолистую почву, разрез которой заложен в березовом лесу паркового типа (6 км к югу от с. Кыштовки). Макроморфологическое описание этого профиля следующее.

*А<sub>1</sub>*, 0—3 (5) см. Темно-серая, сильно переплетенная корнями травянистой растительности, легко отслаивающаяся дернина. Переход резкий по цвету.

*А<sub>2</sub>*, 3(5)—23 см. Белесоватый светло-серый тяжелосуглинистый, горизонтально-листовато-пластинчатая слабо выраженная структура, на гранях ее незначительный бу-



Содержание физической глины и ила в дерновой солоди и дерново-подзолистой почве

Горизонт	Дерновая солода			Дерново-подзолистая почва		
	глубина, см	физ. глина, %	ил, %	глубина, см	физ. глина, %	ил, %
A <sub>0</sub>	0—3	Не опр.		0—3(5)	40,0	11,1
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	3—12	27,1	8,1			
A <sub>2</sub>	12—26	26,0	7,7	3(5)—23	41,1	11,4
B <sub>1</sub>	26—51	48,9	36,9	23—47	69,2	50,8
B <sub>2</sub>	51—80	55,4	43,8	47—89	64,7	46,8
B <sub>3</sub>	80—105	56,7	47,3	89—115	61,8	44,0
BC	105—160	33,4	29,4	115—140	62,8	43,2
C	160—200	62,6	41,1	140—200	53,8	41,9

рый налет. По всему горизонту много непрочных, легко размазывающихся железисто-гумусовых стяжений. Переход с легкими заклинами, но ясный по структуре и цвету.

B<sub>1</sub>, 23—47 см. Коричневый, среднеглинистый, мелкоореховатый, ореховатый в нижней части. В верхней части горизонта по граням структурных отдельностей хорошо заметна белесоватая присыпка, исчезающая в нижней части. Переход заметный по структуре, но плавный по цвету.

B<sub>2</sub>, 47—89 см. Интенсивно коричневый, легкоглинистый, крупноореховато-призматический. В нижней части горизонта по граням структурных отдельностей белесоватая присыпка. Переход постепенный по цвету и структуре.

B<sub>3</sub>, 89—115 см. Неоднородно окрашен, коричнево-бурый, легкоглинистый. Крупнопризматической структуры. Очень плотный. По граням структурных отдельностей значительное количество белесоватой присыпки. По крупным трещинам, уходящим в нижележащий горизонт, появляются обильные пленки свежеокисленного железа. Переход постепенный по цвету, но ясный по структуре.

BC, 115—140 см. Неоднородно окрашенный, серовато-бурый, легкоглинистый. Разбит крупными вертикальными трещинами на блоки размером 15—20 см и высотой 60—70 см, переходящими в нижележащий горизонт. Внутри текстурных отдельностей пятнистость и легкая оглеенность, на гранях интенсивные пленки свежеокисленного железа. По порам и ходам корней зоны окисления. Переход постепенный.

C, 140—200 см. Серовато-бурый, легкоглинистый, крупнопризматический. Вертикальные грани текстурных отдельностей покрыты железисто-карбонатной пленкой. В верхней части горизонта появляются плотные карбонатные конкреции до 10 мм. Ниже количество конкреций увеличивается, размер их уменьшается.

Морфологическое изучение профиля этой почвы дало следующую картину.

A<sub>1</sub>. Минеральная составляющая незначительна. Основная масса — органические остатки на разных стадиях разложения и корни травянистой растительности.

A<sub>2</sub>. Относительно обогащен крупными фракциями кварц-полевошпатового состава. Глинистых пленок и ориентированной натечной глины нет. Зерна первичных минералов сильно выветрены. Гумусово-железистые новообразования различны по своей морфологии: одни более или менее однородны по всей массе, с четкими краями, другие представляют собой остатки конкреций с выщелоченной основной массой.

B<sub>1</sub>. По сравнению с горизонтом A<sub>2</sub> обогащен глинистым материалом. Глинистая плазма равномерная по всему горизонту. По стенкам пор появляется много ориентированной глины. Края структурных отдельностей покрыты пленкой натечной хорошо ориентированной глины. Первичные минералы по всему горизонту B выветрены слабо. Глинисто-железистые образования от центра к краю становятся темнее вследствие увеличения железистой компоненты. Диффузные железистые новообразования редки. В целом железистых новообразований меньше, чем в горизонте A<sub>2</sub>.

B<sub>2</sub>. Распределение глинистого материала неравномерное. Пылинита меньше, чем в подгоризонте B<sub>1</sub>, но ориентировка глинистых частиц очень хорошая. Разлит пылинит неравномерно — в вертикальных порах части глинистые отложения только по одной стенке, в горизонтальных — на обеих. В порах встречаются железисто-глинистые и глинисто-железистые натечи с хорошей ориентировкой глинистых частиц. Плотные железистые новообразования, по морфологии подобные новообразованиям подгоризонта B<sub>1</sub>, встречаются редко, диффузные железистые стяжения — несколько чаще.

B<sub>3</sub>. Увеличивается количество пылинита, улучшается ориентировка глинистого материала вокруг крупных зерен. Плотные железистые новообразования редки, а те, что есть, окружены пленкой ориентированной глины. Встречаются диффузные железистые стяжения. По стенкам пор части железисто-глинистые натечи.

BC. Сохраняются натечи пылинита. Диффузные отложения железа обильны по всему горизонту.

C. Появляется глинисто-карбонатная плазма. Ориентированной глины практически нет. Хорошо образованные железистые конкреции редки. Диффузные стяжения встречаются чаще. Карбонатные новообразования изометричной формы с четкими гранями. Контакт между конкрециями и глинисто-карбонатной плазмой четкий.

На основании приведенных данных можно сказать следующее. Распределение глинистого материала и соотношение выветренных и невыветренных минералов позволяют рассматривать профиль дерново-подзолистой почвы и профиль солоди как элювиально-иллювиальные. Морфология иллювиального горизонта довольно сложная. Поэтому остановимся на этом горизонте подробнее.

В целом по горизонту количества физической глины более высокое, чем в нижележащих горизонтах (см. таблицу). Однако содержание глины в самом горизонте B убывает сверху вниз. Кроме того, верхняя и нижняя части его (подгоризонты B<sub>1</sub> и B<sub>3</sub>) характеризуются равномерным не пятнистым распределением плазмы, для середины же его (B<sub>2</sub>) характерно пятнистое распределение плазмы. Можно предположить, что горизонт B полигенетический, сформированный в два этапа.

В начальный период формировался иллювиальный горизонт с максимальным накоплением ила в нижней части, подобный иллювиальному горизонту солоди, обязанный своим происхождением вымыванию глины.

Сохранность конкреций в обеих почвах различная. В дерновой солоди железистые новообразования по всему профилю не несут следов выветривания, в дерново-подзолистой почве в горизонте A<sub>2</sub> встречаются разрушенные конкреции. Это свидетельствует об образовании их в условиях, отличных от современных. Можно предположить, что после образования железистых новообразований в дерново-подзолистой почве произошла смена физико-химических условий формирования почвы (Eh, pH). Конкреции оказались неустойчивыми, и часть из них подверглась разрушению. С этой сменой условий можно связать и изменение миграции продуктов выветривания, что дало толчок к преобразованию иллювиального горизонта и увеличению концентрации глинистого материала в верхней части горизонта B по сравнению с нижней.

Различная сохранность железистых конкреций в дерново-подзолистой почве и дерновой солоди подтверждает, что условия формирования дерново-подзолистой почвы во второй период ее формирования отличны от условий формирования профиля дерновой солоди.

Содержание конкреций в профиле дерновой солоди и дерново-подзолистой почвы различно. В дерновой солоди железистых новообразований много, что можно рассматривать как следствие аккумулятивного положения и в геохимическом ландшафте. В профиле дерново-подзолистой почвы конкреций мало вследствие элювиально-аккумулятивного положения почвы в геохимическом ландшафте [5, 6]. Вероятно, элювирование в дерново-подзолистой почве создается боковым стоком, на что указывают преимущественное расположение пылинита по горизонтальным порам и концентрация натечной ориентированной глины на одной из стенок вертикальных пор. В дерновой же солоди следов бокового стока не наблюдается.

Кроме железистых конкреций, распространенных по всему профилю, в нижних горизонтах обеих почв находятся карбонаты в виде новообразований и плазмы. Если в дерновой солоди по взаимоотношению карбонатных, железистых новообразований и карбонатной плазмы можно с достаточной достоверностью говорить о колебании их режима от болотного до лугового и от лугового до лугово-степного, то в дерново-подзолистой почве о таких колебаниях сказать нельзя.

На основании рассмотренного материала можно сделать вывод, что в первый этап развития дерново-подзолистой почвы был сформирован профиль, морфологически сходный с профилем солоди. Вероятно, это



явилось следствием осолодения, характерным для многих почв Западной Сибири. Только второй этап развития дерново-подзолистой почвы был собственно этапом подзолообразования. В это время и оформились основные морфологические различия с дерновой солодой, которые заключаются в строении иллювиальных горизонтов.

### ВЫВОДЫ

1. Несмотря на то, что рассмотренные почвы занимают различное положение в геохимическом ландшафте: дерновая солода — аккумулятивное, дерново-подзолистая — элювиально-аккумулятивное, они сходны по общим морфологическим показателям и относятся к элювиально-иллювиальным.

2. Судя по морфологии и взаимоотношению железистых и карбонатных кокреций, можно сказать, что формирование профиля дерновой солоды происходило в постоянно пульсирующем режиме увлажнения. При формировании дерново-подзолистой почвы режим увлажнения изменялся более или менее равномерно.

3. Строение профиля дерново-подзолистой почвы в отличие от профиля солоды указывает на формирование его в два этапа — осолодение и оподзоливание.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
7/VI 1974

### ЛИТЕРАТУРА

1. И. В. Тюрин. Пробл. сов. почвоведения, 1937, № 4.
2. Н. Г. Зырин. В сб. научн. студ. работ. Почвоведение, вып. VIII. М., 1940.
3. Н. И. Горбунов. Почвоведение, 1961, № 7.
4. К. П. Горшенев. Почвы Южной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1955.
5. А. В. Македон. Современные конкреции в осадках и почвах. М., «Наука», 1966.
6. В. А. Ковда. Основы учения о почвах, т. 2. М., «Наука», 1974.
7. Е. И. Иванова. Материалы к изучению процессов осолодения в почвах лесостепи Западной Сибири. Тр. Почв. ин-та АН СССР, 1930, вып. 34.
8. Н. И. Базилевич. Лесостепные солоды. М., «Наука», 1967.
9. А. И. Перельман. Геохимия ландшафта. М., 1966.
10. Г. В. Туркина. Осолодение почвы Алтайского края и современные процессы их образования. Автореф. канд. дисс. М., 1971.
11. Ж. А. Рупасова. Генезис и современные геохимические процессы солоды Центральной Барабы. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1971.

A. V. Kinsht

### MACRO- AND MICROMORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SODDY SOLOD AND SODDY PODZOLIC SOIL

The paper deals with macro- and micromorphological characteristics of two soils which are similar by morphology that is soddy solod and soddy podzolic soil. On the ground of these data an attempt has been made to reveal the development of some features of the soils in question. The development of the profile of soddy solod has been shown to occur in fluctuating moisture regimes from swampy to meadow and from meadow to meadow steppe. As for soddy podzolic soil, its development was proceeding in two different stages depending on Eh and pH values.

Т. М. КОРСУНОВА

### ОПТИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ГУМУСОВЫХ КИСЛОТ ОСОЛОДЕЛЫХ И ОПОДЗОЛЕННЫХ ПОЧВ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В работе приводятся и обсуждаются электронные (видимая область) и молекулярные (инфракрасные) спектры поглощения гумусовых кислот почв различной степени осолодения и оподзоливания. Отмечается усиление ароматического характера молекулы гуминовых кислот при ослаблении процессов осолодения и оподзоливания.

Одним из важных показателей природы гумусовых кислот являются их оптические свойства — характер поглощения света в видимой и инфракрасной частях спектра, позволяющие выявить особенности их строения, установить присутствие важнейших атомных групп и типов связей.

Мы изучали характер поглощения света в видимой и инфракрасной частях спектра препаратов гумусовых кислот, выделенных из осолоделых и оподзоленных почв с различной степенью осолодения и оподзоливания. Осолоделые почвы представлены дерновой солодой, серой лесной сильноосолоделой и темно-серой лесной слабоосолоделой почвами (центральная и северная части Барабинской низменности); оподзоленные — дерново-глубокоподзоленной, серой лесной оподзоленной и темно-серой лесной слабооподзоленной (западный пологий склон Салаирского кряжа и Присалаирская дренированная равнина). Условия залегания, морфология, физико-химические свойства и состав гумуса этих почв рассмотрены нами ранее [1—3].

Препараты гумусовых кислот выделяли из почв по методике, описанной в руководстве Д. С. Орлова с сотр. [4]. Для освобождения от минеральных примесей и снижения зольности применяли переосаждение, центрифугирование, водный диализ и ионообменные смолы (катионит КУ-2). Зольность полученных препаратов 9—12%.

Для изучения характера поглощения света препаратами гумусовых веществ в видимой области спектра растворяли навески гуминовых кислот (ГК) и фульвокислот (ФК): ГК — 5 мг сухого беззольного вещества в 100 мл 0,1 н. NaOH, ФК — 20 мг сухого беззольного вещества в 100 мл H<sub>2</sub>O. Спектры поглощения снимали на спектрофотометре СФ-10 в области от 400 до 750 мкм. Результаты приведены в виде кривых светопоглощения на рис. 1, 2 и в таблице, где оптическая плотность представлена величинами  $E_{1\text{см}}^{0,001\%}$  при длине волны  $\lambda = 465$  мкм, а также отношениями  $E_{465}/E_{650}$ .

Кривые светопоглощения как гуминовых, так и фульвокислот имеют одинаковый нисходящий характер с максимумом поглощения в синей части и минимумом в красной. Крутизна падения спектрофотометрических кривых большая для растворов фульвокислот, что подтверждается отношением  $E_{465}/E_{650}$  (см. таблицу). Оптическая плотность гуминовых кислот значительно выше, чем фульвокислот, ее снижение при увеличении длины волны носит более плавный характер.

В ряду осолоделых почв наибольшую оптическую плотность обнаруживают ГК и ФК из серой лесной сильноосолоделой почвы; в дерновой солоды величина оптической плотности этих кислот снижается (см. таблицу). Низкая оптическая плотность ГК из темно-серой лесной слабоосолоделой почвы объясняется, вероятно, высокой зольностью этого препарата (~20%), влияющей на качество спектра.



Оптическая плотность и величины  $E_{465}/E_{650}$  препаратов гумусовых кислот из почв

Горизонт	Глубина, см	Препараты ГК		Препараты ФК	
		$E_{465}^{0,001\%}$	$E_4/E_6$	$E_{465}^{0,001\%}$	$E_4/E_6$
<i>Разрез 2. Дерновая солодь</i>					
$A_1A_2$	2—10	0,083	3,9	0,017	8,1
$A_2$	10—20	0,075	3,8	0,019	10,1
<i>Разрез 3. Серая лесная сильноосолодевшая</i>					
$A_1$	3—15	0,094	3,9	0,025	8,0
$A_1A_2$	15—30	0,094	3,5	0,025	6,6
<i>Разрез 5. Темно-серая лесная слабоосолодевшая</i>					
$A_1+A_1A_2$	5—36	0,058	3,3	0,021	8,4
<i>Разрез 4. Дерново-глубокооподзоленная</i>					
$A_1A_2$	10—20	0,066	3,8	0,008	6,0
$A_2$	20—50	0,057	3,8	0,027	7,0
<i>Разрез 1. Серая лесная оподзоленная</i>					
$A_1$	8—22	0,063	3,6	0,019	7,9
$A_1A_2$	22—36	0,073	3,6	0,023	7,2

В ряду оподзоленных почв оптическая плотность возрастает от дерново-глубокооподзоленной почвы к серой лесной оподзоленной (соответственно 0,066 и 0,073).

Между оптическими свойствами гумусовых кислот и условиями их образования существует довольно четкая зависимость, что наглядно проявляется при анализе спектров поглощения в видимой области.

Коэффициенты экстинкции ( $E$ -величины) связаны со степенью конденсированности частиц гумусовых веществ, которую можно выразить в соответствии с гипотезой Касаточкина относительной долей участия конденсированного ароматического ядра и периферических алифатических цепей в построении частицы гуминовой кислоты. Следовательно, чем больше  $E$ -величина, тем более конденсирована молекула ГК. Судя по  $E$ -величинам, более конденсированное ароматическое ядро свойственно ГК из серых лесных почв как осолодевших, так и оподзоленных.

В целом светопоглощение и ГК и ФК имеет, как отмечается и другими исследователями, типичный вид плавно изменяющейся кривой без выраженного селективного поглощения, что характерно для этой группы веществ.

Поглощение света гумусовыми кислотами в инфракрасной области выражается сложным спектром с характерным рядом селективных полос поглощения, природа которых обусловлена специфическими волновыми колебаниями компонентов молекулы:  $\text{C—H}$  — ароматические,  $\text{C—H}_2$ ,  $\text{C—H}_3$  — алифатические,  $\text{C=C}$ -связи этих систем, азотсодержащие группировки — амины, амиды, валентные колебания сопряженных двойных связей  $\text{C=C}$  и  $\text{C=O}$  хинонов,  $\text{OH}$ -группы гидроксидов первичных, вторичных и третичных спиртов, карбоксильные  $\text{COOH}$ -группы и др. [5—9].

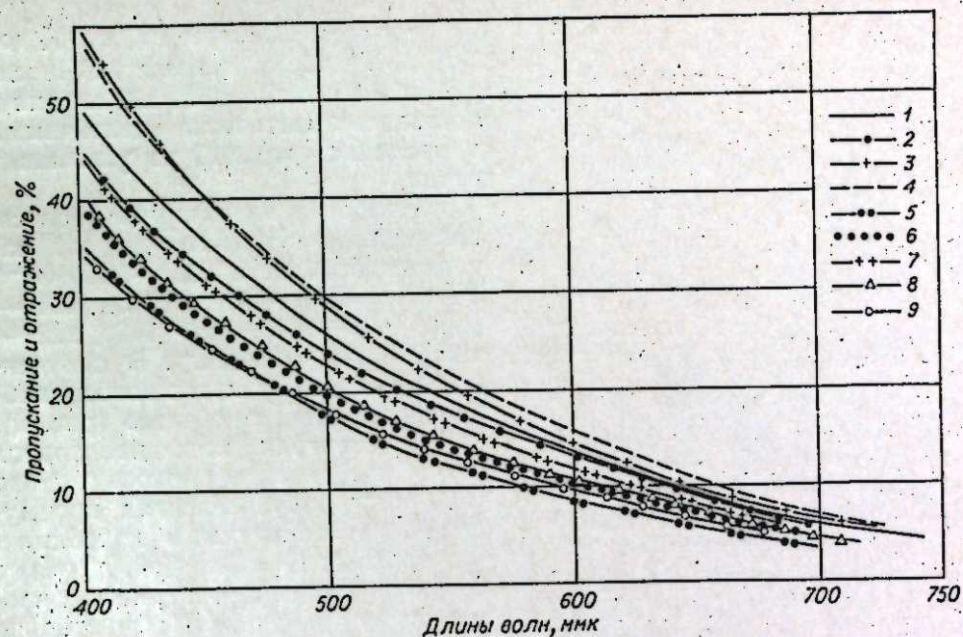


Рис. 1. Спектры поглощения света препаратами гуминовых кислот.  
1 — разрез 2 гор.  $A_1A_2$ ; 2 — 2 гор.  $A_2$ ; 3 — 3 гор.  $A_1$ ; 4 — 3 гор.  $A_1A_2$ ; 5 — 1 гор.  $A_1$ ; 6 — 1 гор.  $A_1A_2$ ; 7 — 4 гор.  $A_1A_2$ ; 8 — 4 гор.  $A_2$ ; 9 — 5 гор.  $A_1+A_1A_2$ .

Съемка инфракрасных спектров производилась на двухлучевом инфракрасном спектрофотометре типа ИКС-14. Растертые препараты гумусовых кислот запрессовывали в солевые пластины (КВг-техника) и проводили запись спектров в стандартных условиях с призмой  $\text{NaCl}$ .

Полученные ИК-спектры поглощения гумусовых кислот по набору полос оказались близкими, что подтверждает мнение о единстве основ

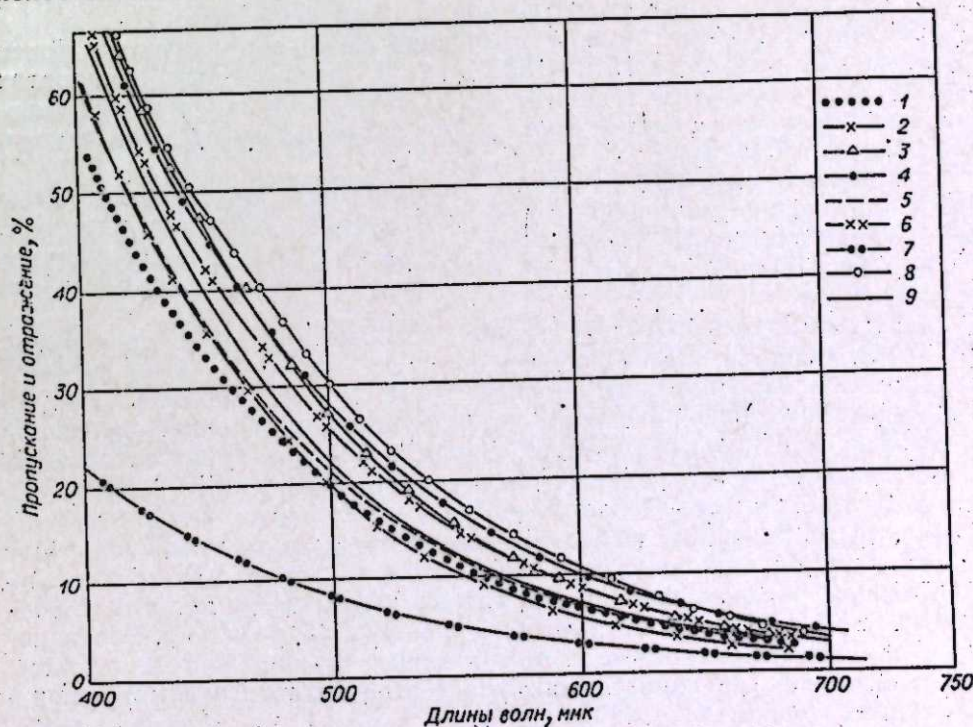


Рис. 2. Спектры поглощения света препаратами фульвокислот.  
1 — 2 гор.  $A_1A_2$ ; 2 — 2 гор.  $A_2$ ; 3 — 3 гор.  $A_1$ ; 4 — 3 гор.  $A_1A_2$ ; 5 — 1 гор.  $A_1$ ; 6 — 1 гор.  $A_1A_2$ ; 7 — 4 гор.  $A_1A_2$ ; 8 — 4 гор.  $A_2$ ; 9 — 5 гор.  $A_1+A_1A_2$ .



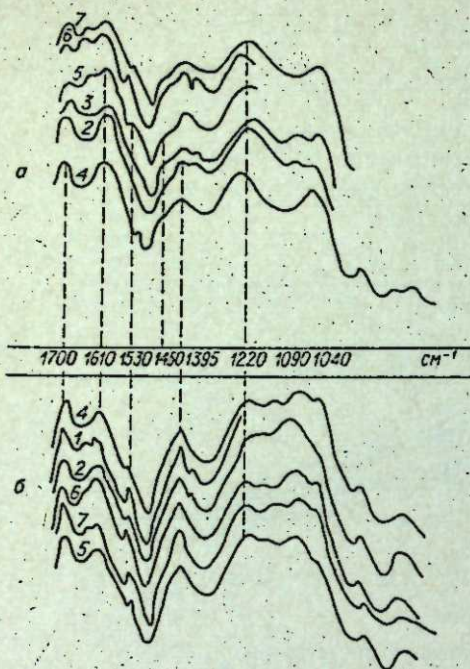


Рис. 3. ИК-спектры гумусовых кислот: а) гуминовых кислот; б) фульвокислот. 1—2 гор. А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>; 2—2 гор. А<sub>2</sub>; 3—3 гор. А<sub>1</sub>; 4—3 гор. А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>; 5—5 гор. А<sub>1</sub>; 6—4 гор. А<sub>2</sub>; 7—1 гор. А<sub>1</sub>А<sub>2</sub>.

их строения. Спектры ГК и ФК довольно четко различаются по относительной интенсивности поглощения, оставаясь практически идентичными в пределах каждой из указанных групп.

Наиболее характерные полосы поглощения гумусовых кислот находятся в области 1000—1800 см<sup>-1</sup>. Это  $\nu=1700-1720, 1640, 1610-1600, 1530-1510, 1480, 1420, 1220-1200, 1100-1000$  см<sup>-1</sup>. В полученных нами спектрах эти полосы наблюдаются довольно четко (рис. 3).

В спектрах всех препаратов четко выделяется полоса около 1600 см<sup>-1</sup>, обусловленная преимущественно валентными колебаниями двойных O=C-связей, а также сопряженных связей и связей в ароматических кольцах. На положение этой полосы сильно влияют амидные полосы (амид I) и поглощение ионизированного карбоксила COO<sup>-</sup> (которое обнаруживается также в области 1400—1390 см<sup>-1</sup>).

Двойные C=C-связи алифатических и ароматических систем проявляются также в области 1640 см<sup>-1</sup>, причем такое смещение в коротковолновую область характерно для многоядерных соединений. В изучаемых препаратах ГК эти полосы четко проявляются в образцах из темно-серой слабоосолоделой и серой лесной оподзоленной почв.

Менее интенсивные полосы колебания C=C-ароматических колец наблюдаются в области 1510—1530 см<sup>-1</sup>. В исследуемых препаратах полоса эта проявляется только в виде слабого уступа на крыле главной полосы; в этой области возможно наложение поглощения вторичных амидов и СН-групп.

Наличие в спектрах изучаемых препаратов перечисленных выше полос поглощения подтверждает ароматический характер ядра ГК, более ярко выраженный в серых и темно-серых почвах, что коррелирует с данными элементного состава и оптических свойств в видимой части спектра.

Другой характерной структурной полосой, присущей препаратам ГК и ФК, является полоса поглощения 1720—1700 см<sup>-1</sup>, обусловленная колебаниями карбоксильной группы COOH-. Интенсивность этой полосы колеблется: наибольшая отмечается в препаратах дерновой солоды и серой лесной сильноосолоделой почвы, что коррелирует с повышенным содержанием в гуминовых кислотах этих почв COOH-групп.

Деформационные колебания —CH<sub>2</sub>- и —CH<sub>3</sub>-групп (метилные и метиленовые группировки) обладают заметным поглощением около 1450 и 1390—1380 см<sup>-1</sup>. В изучаемых препаратах эти колебания представлены главным образом широкой, довольно интенсивной полосой 1380—1395 см<sup>-1</sup>. Полоса 1450 см<sup>-1</sup> выражена в виде слабого уступа. Различить по этим данным метилные и метиленовые группировки не удается. Сильное влияние на характер спектра в этой области оказывает ионизированная группа COO<sup>-</sup> (1400 см<sup>-1</sup>).

Широкая полоса поглощения наблюдается в интервале 1300—1200 см<sup>-1</sup>. Она может быть связана с различными группами: метильными

ми, OH— карбоновых кислот и фенолов, с колебаниями —C—O-связей простых эфиров. Во всех спектрах выражены полосы 1100—1000 см<sup>-1</sup>, в которых иногда (например, в спектрах препарата ГК дерновой солоды и серой лесной сильноосолоделой почвы) можно различить ряд последовательно расположенных максимумов. Происхождение этой полосы связано с деформационными колебаниями OH-групп первичных и вторичных спиртов. Однако в этом диапазоне спектра сильно проявляется поглощение глинистых минералов и других силикатов — валентные колебания Si—O, O—Si—O. В более длинноволновой области (900—910 см<sup>-1</sup>) наблюдаются колебания связей H—O—Al. Поэтому расшифровка спектра в длинноволновой области затруднена из-за влияния зольности.

Несмотря на внешнее сходство спектров поглощения препаратов ФК и ГК, при внимательном анализе обнаруживаются некоторые их различия, выражающиеся главным образом в неодинаковой интенсивности, в уширении и сдвигах полос поглощения. Относительная интенсивность полосы поглощения, обусловленной колебаниями O=C-связей, значительно ниже, что свидетельствует о их меньшей ароматичности. В то же время полоса колебания карбоксильной COOH-группы более интенсивна и превышает интенсивность полосы ароматических колебаний (см. рис. 3). Значительно интенсивнее проявляются в спектрах препаратов ФК колебания —CH<sub>2</sub>-, —CH<sub>3</sub>-групп.

Гуминовые кислоты и фульвокислоты из осолоделых почв по содержанию важнейших структурных элементов и типам связей близки к ГК и ФК из оподзоленных почв. Можно отметить лишь, что в ГК оподзоленных почв по сравнению с осолоделыми заметна слабо выраженная тенденция к увеличению степени ароматичности.

## ВЫВОДЫ

1. Гуминовые кислоты из осолоделых и оподзоленных почв имеют принципиально одинаковую форму электронных и молекулярных спектров поглощения, что свидетельствует об аналогии строения их макромолекул.

2. Электронный спектр гуминовых кислот из осолоделых и оподзоленных почв характеризуется сплошным поглощением в видимой области, достигающим максимума при 450 мкм. Различия наблюдаются лишь в интенсивности поглощения, что может свидетельствовать о неодинаковом соотношении ароматических ядер и периферических цепей.

3. Инфракрасные (молекулярные) спектры гумусовых кислот осолоделых и оподзоленных почв аналогичны по форме. В спектрах всех препаратов обнаруживаются основные характеристические максимумы поглощения, различающиеся по интенсивности. Ароматический характер ядра ГК более ярко проявляется в серых оподзоленных почвах.

4. Анализ поглощения света гумусовыми кислотами позволяет говорить об усилении ароматического характера молекулы при ослаблении осолодения или оподзоливания.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
25/1/1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. Т. М. Лапазина, Ж. А. Попова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1970, № 5, вып. 1, 37.
2. Т. М. Лапазина. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, № 15, вып. 3, 9.
3. Т. М. Лапазина. В сб.: Генетические особенности и вопросы плодородия почв Западной Сибири. Новосибирск, «Наука», 1972, с. 77.



4. Д. С. Орлов, Л. А. Гришина, Н. Л. Ерошичева. Практикум по биохимии гумуса. Изд-во МГУ, 1969.
5. Д. С. Орлов, О. Н. Розанова, С. Г. Матюхина. Почвоведение, 1962, № 1, 17.
6. Д. С. Орлов. В сб.: Методы минералогического и микробиологического изучения почв. М., «Наука», 1971, с. 148.
7. А. И. Курбатов, С. Н. Алешин. Докл. ТСХА, 1965, вып. 103, 11.
8. М. Н. Першина, Д. С. Орлов, Е. М. Анканова. Докл. ТСХА, 1971, вып. 162, 75.
9. F. J. Stevenson, K. M. Goh. Geochemical et cosmochemica acta, 1971, 35, 5, 471.

T. M. Korsunova

#### OPTICAL PROPERTIES OF HUMIC ACIDS OF SOLODIC AND PODZOLIC SOILS OF THE SOUTH OF THE WEST SIBERIA

The data have been given and discussed of electronic and molecular spectra of humic acids of soil with different degree of solodization and podzolization. Increase in aromaticity of humic acid molecule is to be observed with decreasing the degree of solodization and podzolization.

В. П. СЕЛЕДЕЦ

#### ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СРОКИ СОЗРЕВАНИЯ СЕМЯН ДИКОРАСТУЩИХ ЗЛАКОВ В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

Сравнивались сроки созревания семян злаков флоры Камчатской области на морском побережье и в удалении от него на 80 км. На морском побережье различные стадии созревания семян наступают на 5—15 суток позже. Разница в наступлении той или иной стадии спелости составляет на различных элементах мезорельефа 3—8 суток. Фитосреда оказывает значительное влияние на сроки созревания семян злаков. В тундровых и луговых цепозах ритм сезонного развития злаков сходен, но под пологом камчатской ольхи он значительно замедляется.

Изучение сезонной ритмики растений природной флоры, в частности эдификаторов сообществ, определяющих ландшафты северной части советского Дальнего Востока, имеет большое значение как при решении ряда ботанико-географических проблем, так и при разработке рациональной системы природопользования [1—5].

Наши исследования проводились в Олюторском районе Камчатской области в августе — сентябре 1970 г., что соответствует фенологическому лету на Северо-Востоке СССР [6], т. е. продуктивному периоду, в течение которого происходит формирование урожая растений умеренной и холодной зон [7]. Нашей задачей было установление влияния различных факторов (географического положения, климатических особенностей, рельефа и фитоценотического окружения) на сезонное развитие злаков. Фенологические наблюдения проводились ежедневно на профилях, выбранных с учетом разнообразия экологических условий местности.

Климат района исследования — субарктический, формирующийся под влиянием арктических и приходящих с Тихого океана воздушных масс. Зима холодная, продолжительная, снеговой покров держится

8 месяцев. Средняя температура января около  $-30^{\circ}$ . Температура возрастает с запада на восток. Абсолютные минимумы достигают  $-55^{\circ}$ . Лето прохладное, короткое. Средняя температура июля около  $+10^{\circ}$ , а в защищенных от ветра долинах  $+14^{\circ}$ . Абсолютный максимум  $+25^{\circ}$ . Продолжительность вегетационного периода от 65 до 110 дней. Осадков выпадает от 300 до 550 мм в год, большая часть их приходится на лето. Преобладают северные и северо-восточные ветры. Значительная часть территории лежит в зоне многолетней мерзлоты.

Олюторский район Камчатской области относится к зоне климата тундры и лесотундры. По степени суровости климата облесенные и необлесенные территории значительно различаются. На необлесенных территориях климат очень суров, он характерен для районов распространения типичных и кустарниковых тундр. На облесенных территориях климат менее суров: сила ветра меньше, снежный покров более рыхлый и равномерный, метелей в течение зимы меньше, снегозаносы менее интенсивны; такой климат характерен для лесной и лесотундровой зон. Имеются существенные различия в климатическом отношении между морскими побережьями и внутриконтинентальными районами. Зимой на побережьях теплее, а летом холоднее. В районах наших исследований средняя температура января на морском побережье от  $-12$  до  $-16^{\circ}$ , а на низменностях внутриконтинентальных районов от  $-24$  до  $-28^{\circ}$ . Скорость ветра зимой в приморских районах значительно выше, снежный покров меньше.

В северной части Камчатской области отчетливо выделяются 6 фенологических сезонов: зима, предвесенье, весна, лето, осень и предзимье. Предвесенье (март и две декады апреля) характеризуют сильные морозы ночью, днем они ослабевают. Начинается таяние снега, возникают проталины на южных склонах. Осадки выпадают еще в виде снега. Сильные ветры редки. Ледовый покров устойчивый и прочный, но польный увеличивается; прекращается нарастание наледей. Радиационный баланс близок к 0.

Весна длится с третьей декады апреля по май. В этот период наблюдается переход средней суточной температуры воздуха через  $0^{\circ}$  в сторону повышения; средняя минимальная температура отрицательная, но приближается к  $0^{\circ}$ . Интенсивно тает снег, разрушается и сходит снежный покров, начинается сток в перемерзающих реках и ручьях, вскрываются неперемерзающие реки. Радиационный баланс переходит к положительным значениям, хотя еще и не велик (2—4 ккал на  $1 \text{ см}^2$  в месяц). Наблюдается миграция главнейших перелетных птиц, начинается зеленеть растительность.

Лето длится с июня по август. Средняя суточная температура положительная, ночные температуры не ниже  $-8^{\circ}$ , средняя минимальная температура обычно выше  $0^{\circ}$ . Большая часть земной поверхности свободна от снежного покрова; к концу сезона растаивают почти все снежинки в горах и на побережье, остаются только перелетки. Осадки в виде дождя, ледовых явлений на реках и миграций перелетных птиц нет. Радиационный баланс положительный — до 6—8 ккал на  $1 \text{ см}^2$  в месяц. Начинается осеннее расцветивание листьев. По нашим наблюдениям, в 1970 г. покраснение листьев на вершинах и верхних ветвях березы Миндендорфа в среднем и нижнем течении р. Тылговаям наступило 21 августа.

Осень — сентябрь и первая декада октября. Средняя температура достигает  $0^{\circ}$  и переходит к отрицательным значениям, среднесуточные температуры становятся отрицательными. Осадки в виде дождя и снега [8, 9].

В период наших исследований погодные условия характеризовались следующими особенностями. Первая декада августа была сухой и прохладной, вторая и третья — теплыми и дождливыми. В период 4—9,



Температура воздуха и поверхности почвы

Положение метеостанций	Метеостанции	Месяцы	Температура воздуха, °C						Температура почвы, °C						Число дней	
			средн.	макс.	мин.	средн.	макс.	мин.	абс. макс.	абс. мин.	абс. макс.	абс. мин.	с морозом	с морозом на почве		
															число	абс. мин.
Берег Берингова на моря	Алука	Август	10,8	14,3	7,7	18,5	16	2,6	28	15	28	7	40	0	1	
		Сентябрь	8,4	11,4	5,4	14,4	7	1,0	20	10	19	4	32	0	5	
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Корф	Август	11,9	15,3	9,2	19,0	19	5,0	27,29	15	28	7	42	0	0	
		Сентябрь	9,6	12,4	7,5	17,6	3	4,1	20	11	21	4	31	0	1	
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Слаутное	Август	10,2	15,3	5,6	19,6	18	-1,6	30	12	22	5	31	3	4	
		Сентябрь	7,6	13,3	3,1	19,9	2	-3,1	21	8	17	2	26	8	10	
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Каменское	Август	10,7	15,6	5,9	19,9	18	-1,2	31	13	27	6	38	3	4	
		Сентябрь	7,9	12,2	3,9	18,5	1	-2,9	18	9	18	2	30	6	10	

13—16, 19—22 и 24—26 августа временами проходили дожди, преобладали ветры западной четверти 3—7 м/с, с отдельными усилениями на побережье до 10—14 м/с. В конце августа погода была преимущественно без осадков, ветер слабый. Сентябрь был теплым и дождливым. Среднедекадные температуры повсеместно превышали норму на 0,2—4 градуса. В первой декаде осадков было около нормы, во второй — от двух до пяти, в третьей — от одной до двух норм.

Для выявления степени влияния климата морского побережья на сезонное развитие злаков мы сравнивали сроки прохождения одноименных фаз в пунктах, расположенных примерно на одной широте на морском побережье и в глубине материка (табл. 1, 2). На побережье это были пункты Корф, Алука, а внутри материка удаленные от морского побережья — Хаилино, Слаутное и Каменское [10]. Для получения сравниваемых результатов выбирались однотипные местообитания, сходные ценозы, и при этом сравниваемые виды играли в них сходную роль; в нашем случае это были эдификаторы долинных и приморских лугов на однотипных элементах рельефа.

Морские побережья с постоянно повышенной влажностью воздуха и пониженной температурой летом не способствуют быстрому сезонному развитию злаков, здесь можно ожидать задержки по сравнению с континентальными районами. Действительно, различные стадии диссеминации на побережье наступают на 4—8, а в отдельных случаях на 15 суток позже, чем в континентальных районах; стадия

Положение метеостанций	Метеостанции	Месяцы	Осадки				
			Количество осадков, мм				
			ночь	день	сумма	макс. за сутки	число
Берег Берингова моря	Алука	Август	22,8	27,2	50,0	16,9	14
		Сентябрь	24,7	28,9	53,6	14,9	9
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Корф	Август	35,9	38,4	74,3	26,7	25
		Сентябрь	23,1	21,0	44,1	9,3	27
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Слаутное	Август	64,2	35,9	100,1	17,3	10
		Сентябрь	21,2	13,3	34,5	9,9	13
Речная долина на удалении более 100 км от берега моря	Каменское	Август	41,1	43,4	89,5	20,4	25
		Сентябрь	23,6	17,8	41,4	10,6	29

полного созревания позже на 13—15 суток, восковой спелости — на 5—11 (табл. 3). Наши данные согласуются с данными других авторов, изучавших влияние морей на фенологию прибрежных растений [11, 12]. Известно, что весенний переход к вегетации на одной и той же широте наступает на морских побережьях раньше, чем в глубине континента. Однако благодаря более быстрому последующему прогреванию континентов растительность быстрее развивается вдали от побережья. К концу лета сезонное развитие растений на побережье уже отстает от их развития в континентальных условиях. Это явление известно как «фенологическая инверсия» [11]; оно прослеживается и на нашем материале. Еще в конце июля — начале августа сезонное развитие злаков на побережье несколько опережает их развитие вдали от моря. В середине — конце августа ход созревания семян злаков в отдалении от моря уже явно опережает ход созревания семян на побережье (см. рисунок).

Нами изучалось также сезонное развитие злаков на различных элементах мезорельефа (табл. 4). В удаленном от морского побережья п. Хаилино мы сравнивали сезонное развитие злаков на высокой надпойменной террасе и в пойме р. Тылговаям. Конец цветения в пойме наступил на четверо суток позже, чем на надпойменной террасе. Различные этапы созревания в пойме запаздывали: молочная спелость на 4, молочно-восковая на 3—5, восковая и полная спелость на 3—8 суток. Начало диссеминации в пойме наступило на 4—7 суток позже, чем на надпойменной террасе. Это хорошо согласуется с материалами других авторов, полученными в европейской части СССР [13].

Влияние ценогической обстановки на сезонное развитие злаков изучалось нами на надпойменной террасе р. Тылговаям в окрестностях п. Хаилино. Здесь преобладают луговые сообщества, чередующиеся сольховыми и березовыми редколесьями на более дренированных участках, пушицевыми болотами в понижениях; иногда встречаются тундровые сообщества и галечники. Сезонное развитие злаков в различных ценозах проходит неодинаково (табл. 5), что, несомненно, следует отнести к влиянию ценозов. Различия в сезонном развитии можно рассматривать как фитогенные сдвиги фенофаз. Величина сдвига, по нашим наблюдениям, зависит от различий между ценозами. Сезонное развитие мезофильных луговых злаков в лесных сообществах по сравнению с луговыми, как правило, отстает на одну фенофазу, а во временном выражении — на одну фенологическую пентаду в том смысле, который



Таблица 3  
Сезонное развитие злаков-эдификторов луговых ценозов на морском побережье (п. Корф) и в континентальном районе (п. Хаилино)

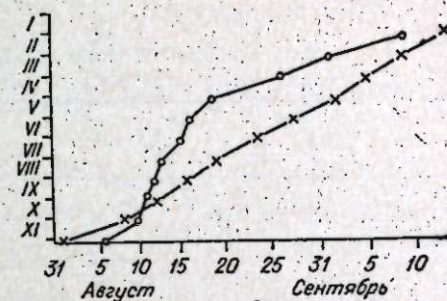
Вид	Концы колосения	Начало цветения	Разгар цветения	Концы цветения	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость	Восковая спелость	Полная спелость	Начало диссеминации	Разгар диссеминации	Концы диссеминации
<i>Agrostis clavata</i> Trin.	К	8/VIII	12/VIII	16/VIII	18/VIII	24/VIII	28/VIII	2/X	6/IX	10/IX	14/IX
	Х	10/VIII	11/VIII	12/VIII	13/VIII	15/VIII	16/VIII	18/VIII	26/VIII	2/IX	10/IX
<i>Agrostis scabra</i> Willd.	К	3/VIII	4/VIII	5/VIII	6/VIII	16/VIII	23/VIII	1/IX	6/IX	10/IX	14/IX
	Х	11/VIII	12/VIII	14/VIII	15/VIII	16/VIII	17/VIII	19/VIII	26/VIII	3/IX	10/IX
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	К	—	—	2/VIII	4/VIII	17/VIII	1/IX	5/IX	—	—	—
	Х	—	—	7/VIII	11/VIII	15/VIII	18/VIII	21/VIII	—	—	—
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	К	—	2/VIII	4/VIII	10/VIII	16/VIII	23/VIII	30/VIII	2/IX	—	—
	Х	—	6/VIII	8/VIII	10/VIII	12/VIII	14/VIII	15/VIII	17/VIII	—	—
<i>Poa alpigena</i> (Fries.) Lindm.	К	—	—	—	4/VIII	13/VIII	22/VIII	1/IX	—	—	—
	Х	—	—	—	7/VIII	12/VIII	17/VIII	18/VIII	—	—	—

Примечание: К — Корф, песчано-галечная морская коса; Х — Хаилино, долина р. Тыловаям, надпойменная терраса.

вкладывает в это понятие Г. Э. Шульц [14]. В тундровых и луговых ценозах сезонное развитие идет в примерно одинаковом ритме. Значительные различия в сезонном развитии злаков наблюдаются между луговыми и болотными сообществами и группировками приречных галечников. На болотах злаки отстают в сезонном развитии по сравнению с луговыми ценозами на одну фенологическую фазу, а на галечниках отставание составляет две фенофазы. Известно задерживающее влияние сомкнутых лесов на ритм сезонного развития растений травянистого яруса. Наши наблюдения показывают, что эти соотношения сохраняются и в условиях субарктики. Роль затеняющего полога здесь играют не высокоствольные деревья, а кустарники (камчатская ольха).

Исследование сезонного развития злаков северной части Камчатской области позволяет сделать следующие предварительные выводы.

Сезонное развитие растений может служить в условиях субарктики мерой биологической неравноценности местообитания. Так, различия метеорологических условий на морских побережьях и во внутриконтинентальных районах наглядно подтверждаются различиями в сезонном ритме злаков. В заключительных стадиях спелости и всех фазах диссеминации опережающее развитие злаков в континентальных условиях;



Сезонное развитие *Agrostis clavata* Trin. на побережье залива Корфа и вдали от побережья.

—х—х— Корф (побережье), —о—о— Хаилино (80 км от моря). I — конец диссеминации, II — массовая диссеминация, III — начало диссеминации, IV — полная спелость, V — восковая спелость, VI — молочно-восковая спелость, VII — молочная спелость, VIII — конец цветения, IX — массовое цветение, X — начало цветения, XI — конец колосения.

Таблица 4  
Влияние мезорельефа на сезонное развитие злаков (п. Хаилино)

Вид	Элементы мезорельефа	Концы цветения	Молочная спелость	Молочно-восковая спелость	Восковая спелость	Полная спелость	Начало диссеминации
<i>Agrostis clavata</i> Trin.	Надпойменная терраса	—	—	15/VIII	16/VIII	18/VIII	26/VIII
	Пойма	—	—	15/VIII	20/VIII	26/VIII	30/VIII
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	Надпойменная терраса	7/VIII	11/VIII	15/VIII	18/VIII	21/VIII	—
	Пойма	11/VIII	15/VIII	18/VIII	21/VIII	24/VIII	—
<i>Festuca altica</i> Trin.	Надпойменная терраса	—	—	—	9/VIII	11/VIII	15/VIII
	Пойма	—	—	—	18/VIII	26/VIII	3/IX
<i>Trisetum molle</i> (Michx.) Trin.	Надпойменная терраса	11/VIII	13/VIII	14/VIII	15/VIII	16/VIII	17/VIII
	Пойма	15/VIII	17/VIII	19/VIII	21/VIII	21/VIII	24/VIII



Таблица 5

Влияние фитоценотической среды на сезонное развитие злаков  
(надпойменная терраса р. Тыльговаям в окрестностях п. Хаилно)

Вид	Дата	Ценоз	Фенофаза
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	17/VIII	Луг, асс. <i>Alopecurus aequalis</i>	Разгар диссеминации
		Галечник, пионерная группировка	Восковая спелость
<i>Alopecurus glaucus</i> Less.	8/VIII	Луг, асс. <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	Конец цветения
		Лес, асс. <i>Alnus hirsuta</i>	Начало цветения
<i>Arctagrostis latifolia</i> (R. Br.) Griseb.	15/VIII	Луг, асс. <i>Arctagrostis latifolia</i>	Молочно-восковая спел.
		Тундра, асс. <i>Vaccinium uliginosum</i>	Молочно-восковая спел.
		Болото, асс. <i>Eriophorum brachyantherum</i>	Молочная спелость
<i>Festuca brachyphylla</i> Schult.	15/VIII	Щебнистое обнажение, асс. <i>Festuca brachyphylla</i>	Разгар диссеминации
		Кустарниковая тундра, асс. <i>Betula middendorffii</i>	Начало диссеминации
<i>Festuca rubra</i> L.	8/VIII	Луг, асс. <i>Arctagrostis latifolia</i>	Конец цветения
		Кустарник, асс. <i>Alnus kamtschatica</i>	Разгар цветения
<i>Poa alpigena</i> (Fries.) Lindm.	18/VIII	Луг, асс. <i>Poa alpigena</i>	Полная спелость
		Пойменный ивняк	Восковая спелость

по-видимому, является общим правилом. Что касается цикла вегетативных фаз, то, по нашим наблюдениям, период вегетации значительно продолжительнее на морском побережье, где отмирание надземной фитомассы идет более замедленными темпами.

Рельеф существенно влияет на ход сезонного развития злаков как на морских побережьях, так и в континентальных условиях. В пойме одноименные фазы сезонного развития злаков наступают позже, чем на надпойменной террасе.

На ход развития злаков влияет эколого-фитоценотическая обстановка. Мезофильные луговые злаки в составе лесных, кустарниковых и болотных ценозов, а особенно в составе группировок осыпей и галечников,

заметно отстают в фенологическом развитии (отставание составляет 1—2 фенофазы, а иногда и значительно больше).

В заключение приниму благодарности Н. С. Пробатовой, принимавшей участие в фенологических наблюдениях, и Г. Э. Шульцу за консультации при написании статьи.

Ботанический сад  
ДВНЦ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
15/III 1973

## ЛИТЕРАТУРА

- Г. Э. Шульц. Тр. фенологического совещания (29 ноября—4 декабря 1957 г.). Л., 1957, с. 553.
- Г. Э. Шульц. Изв. ВГО, 1958, № 3.
- Г. Э. Шульц. Тр. фенологического совещания (29 ноября—4 декабря 1957 г.). Л., 1957, с. 47.
- Г. Э. Шульц. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Л., 1962.
- Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., «Наука», 1967.
- А. П. Васильковский. Календарь природы Северо-Востока СССР. Магадан, Магаданское кн. изд-во, 1962.
- Г. Э. Шульц. В. сб.: Растительность лесотундры и перспективы ее дальнейшего изучения. Л., «Наука», 1967.
- Справочник по климату СССР, вып. 27, Камчатская область, ч. 2. Л., 1966.
- Н. К. Ключкин. Климат. В кн.: Север Дальнего Востока. М., «Наука», 1970.
- Метеорологический ежемесячник, вып. 27, № 8—9, 1970, ч. 2. Магадан, 1971.
- А. П. Васильковский. Географический сборник, № 9. Л.—М., 1957.
- Н. Н. Галахов. Географический сборник, № 16. Л.—М., 1963.
- А. П. Шенников. Волжские луга Средне-Волжской области. Л., 1930.
- Г. Э. Шульц. Доклады фенологического сектора ГО СССР, 1 (17). Л., 1965.

V. P. Seledets

INFLUENCE OF ECOLOGICAL FACTORS ON THE PERIODS  
OF GRASS SEEDS RIPENING IN THE KAMCHATKA REGION

The article presents results of comparative study on the dates of ripening of native grasses on seashore of the northern part of the Kamchatka Region and 80 km aside. It was found out that different stages of ripening on the seashore become 5—15 days later than at offshore areas. The divergence at the same stages of ripening is 3-8 days for different levels of mesorelief. Plant surrounding considerably influences the period of ripening of grass seeds. Seasonal development rhythm in tundra is similar to that of meadow communities while under closed canopy of *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. it is considerably less.



Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ

## СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ ВИДАМИ И СТРУКТУРА НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ЛИШАЙНИКОВО-БРУСНИЧНЫХ СОСНЯКАХ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

Проведен сопряженный анализ 13 видов на 250 площадках размером 1 × 1 м. Коэффициент сопряженности вычислялся по формуле Коула. Выделены две плеяды, резко отличные друг от друга по экологическим свойствам.

Установлено, что структура напочвенного покрова лишайниково-брусничных сосновых лесов Нижнего Приангарья представляет собой в сукцессионном плане процесс восстановления разнотравно-брусничных сосняков; расстроенных выборочными рубками и низовыми пожарами, столь характерными для южной тайги Средней Сибири.

Для познания структуры фитоценоза часто привлекают метод определения сопряженности между видами. Этот метод позволяет выявить закономерные сочетаемости видов, понять сущность взаимоотношений видов в растительном сообществе и подойти к оценке пространственной структуры. Все методы определения сопряженности сводятся к количественной оценке зависимости встречаемости, или обилия, одного вида от тех же показателей другого вида [1—10].

Сопряженность между видами может быть обусловлена как сходством их экологии, так и фитоценозическими взаимоотношениями. Положительная сопряженность указывает на склонность видов произрастать совместно, а абсолютная величина коэффициента сопряженности выражает устойчивость корреляции: Чем большим количеством положительных связей характеризуется вид, тем устойчивее его положение в ценозе. Виды с одними отрицательными связями можно рассматривать как новые для данных условий, только еще внедряющиеся, а также как виды, обреченные на вытеснение в ходе сукцессии.

Экологию вида характеризует отношение числа отрицательных и положительных связей. Чем больше отрицательных связей проявляет вид (при наличии положительных), тем уже его экологическая амплитуда.

В этой работе использованы данные о сопряженности видов растений в лишайниково-брусничных сосняках Дзержинского, Тасеевского и Мотыгинского районов Красноярского края. Сбор материала производился путем закладки площадок в 1 м<sup>2</sup> по диагонали пробной площади с интервалом между ними в 1 м [4]. На каждой площадке отмечалось покрытие каждого вида. При покрытии менее 1% вид получал отметку +. В каждом фитоценозе закладывалось 25 площадок, всего проанализировано 250 площадок.

Лишайниково-брусничные сосняки Нижнего Приангарья встречаются по песчаным увалам древних террас р. Тасеева и ее притоков и развиваются на песчаных слабоподзолистых почвах. Выборочные рубки и частые низовые пожары привели к резкому увеличению в покрове толокнянки *Arctostaphylos uva ursi* (L.) Spreng. и сокращению бруснички *Vaccinium vitis idaea* L.

Насаждения простые чистые сосновые, с единичной примесью лиственницы. Характерны куртинное произрастание сосны и неравномерная сомкнутость крон. Производительность не выходит за пределы IV бонитета. Многочисленный подрост (до 200 тыс. экз. на 1 га) располагается в окнах и характеризуется слабым приростом по высоте. Подлесок почти отсутствует: лишь по западинкам встречаются *Alnaster fruticosa*, *Ledum palustre* и *Rosa acicularis*. Иногда можно увидеть одиночные кусты *Juniperus communis*. Травяно-кустарничковый и мохо-

во-лишайниковый покров имеет куртинное размещение и наиболее хорошо развит только в окнах древесного полога. В его составе доминируют наряду с лишайниками (*Cladonia mitis*) кустарнички (*Vaccinium vitis idaea*, *Arctostaphylos uva ursi*) и травянистые виды (*Calamagrostis arundinacea*, *Pulsatilla patens*). Значительное присутствие в покрове трубчатых и бокаловидных лишайников — результат нарушения этих лесов низовыми пожарами.

Коэффициент сопряженности вычислялся по формуле, предложенной Коулом [2] и введенной в геоботанику В. И. Василевичем [3—5]:

$$C \pm \sigma \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \pm \sqrt{\frac{(a+c)(c+d)}{n(a+b)(b+d)}} \quad \text{при } ad \geq bc; (a+b) \leq (a+c),$$

$$C \pm \sigma \frac{ad - bc}{(a+c)(c+d)} \sqrt{\frac{(a+b)(b+d)}{n(a+c)(c+d)}} \quad \text{при } ad \geq bc; (a+b) > (a+c),$$

$$C \pm \sigma \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \pm \sqrt{\frac{(b+d)(c+d)}{n(a+b)(a+c)}} \quad \text{при } bc > ad; d \geq a,$$

$$C \pm \sigma \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)} \pm \sqrt{\frac{(a+b)(a+c)}{n(b+d)(c+d)}} \quad \text{при } bc > ad; a > d,$$

где  $a, b, c, d$  — число площадок с присутствием или отсутствием пары видов, сведения о которых вносятся в четырехпольную решетку. При этом  $C$  принимает значение от  $-1$  до  $+1$ ; при  $C=0$  связь отсутствует; при  $0 < C < 1$  сопряженность положительная, а если  $-1 < C < 0$ , сопряженность отрицательная. По абсолютной величине  $C$  можно судить, насколько тесны связи между исследуемыми видами в группировке.

Достоверность определения сопряженности вычислялась методом  $\chi^2$ . Связи считались достоверно установленными при  $p(\chi^2) < 5\%$ .

Всего на 250 площадках зарегистрировано 47 видов высших сосудистых и низших растений; в обработку же сопряженностей выбрано 13 видов, встречаемость которых на опытных площадках выше 30%.

Из анализа коэффициентов сопряженности, представленных в таблице, четко выделяются две плеяды. Каждый вид первой плеяды (*Cladonia deformis*, *Cl. elongata*, *Cl. mitis*, *Cl. crispata*, *Cl. coccifera*, *Cetraria pinastri*, *Polytrichum juniperinum*) резко отталкивается от видов второй плеяды (*Vaccinium vitis idaea*, *Viola rupestris*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Antennaria dioica*, *Pulsatilla patens*, *Calamagrostis arundinacea*) и только через *Cetraria pinastri*, произрастающую главным образом на полуразложившемся опаде. Эти плеяды проявляют слабую связь.

Значительные отрицательные связи между плеядами характеризуют пятнистость лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов, причем пятно, как правило, образуют виды одной плеяды.

Сравнение показало, что виды, общие для этих плеяд, имеют невысокие коэффициенты сопряженности с характерными видами каждой из плеяд. Это объясняется тем, что они преобладают на определенных участках — сухих, хорошо освещенных и лишенных растительности или в окнах древесного полога. Однако виды одной плеяды (особенно лишайники) имеют высокие коэффициенты связи. По-видимому, мы имеем дело с осколками двух ассоциаций, объединенных в данном ценозе.

Виды первой плеяды неоднородны по экологическим свойствам. *Cladonia deformis*, *Cl. elongata*, *Cl. crispata*, *Cl. coccifera* и *Polytrichum juniperinum* — пионеры, заселяющие боровые местообитания после вырубок и пожаров. Перечисленные виды клядопий Т. А. Работнов [11] называет «гаревой свитой», по присутствию и обилию их можно судить о наличии пожаров и о степени их давности. *Cladonia mitis* обычно сменяет трубчатые и бокаловидные лишайники в процессе сукцессии. Но она имеет высокие коэффициенты сопряженности со всеми видами







А. В. РОНГИНСКАЯ

## ФЛЮКТУАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛИДОМИНАНТНЫХ ЛЕСНЫХ ЛУГОВ С КОРОТКОНОЖКОЙ ПЕРИСТОЙ В РАЙОНЕ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

В статье излагаются результаты 10-летних стационарных исследований флюктуаций на лесном лугу разного характера использования. Размах многолетних изменений структуры травостоя определялся по формуле сходства структур В. И. Василевича и анализом изменений процентного участия 10 наиболее обильных видов травостоя. Исследования показали, что во флюктуациях структуры косячного лугового участка не заметно направленных изменений. Сенокосение выступает как фактор, усиливающий флюктуационную изменчивость. Заповедный режим способствует формированию структуры монодоминантного типа. Под влиянием удобрений усиливаются сукцессионные тенденции сообщества. Шестилетний сенокосный режим и удобрения привели к созданию структуры разнотравно-злакового травостоя с преобладанием не лесных, а луговых злаков.

Вопросы динамики растительного покрова издавна привлекают внимание геоботаников. В последние годы стремление глубже познать причинность явлений, обуславливающих формирование сообществ и направленность в их изменении, привело к попыткам получить количественную оценку динамических процессов. Используя формулу сходства структур [1], Т. А. Работнов [2] показал размах изменений, претерпеваемых сообществами пойменных лугов от года к году. Этот же коэффициент применила В. А. Зайкова [3, 4] для оценки изменений луговых фитоценозов под влиянием удобрений и флюктуаций.

Мы также использовали этот метод в своих стационарных исследованиях на лесных лугах Нижнего Приангарья.

Суходольные луга здесь антропогенны по происхождению. Они занимают гары и вырубку на месте сосновых и березово-сосновых травяных лесов по склонам водораздельных увалов, их выровненным вершинам. Экологические условия этих местообитаний и теперь определяют восстановление лесных ценозов, и только деятельность человека направляет процесс развития лугов в сторону преобладания травостоев лугового типа. В связи с ростом промышленного освоения района роль луговых ценозов в кормовой базе животноводства будет возрастать. Отсюда особо важное значение приобретают исследования форм динамики луговых фитоценозов и механизмов регуляции численности видов, определяющих их природные свойства и хозяйственные качества.

Исследования проводились на полидоминантном лесном лугу с коротконожкой перистой. Сообщества этого типа широко распространены в районе работ. В ценотическом отношении они представляют собой одну из первых стадий формирования лугов. Их полидоминантная структура довольно устойчива, сохраняется при умеренном сенокосном режиме использования и первые 4—5 лет при ежегодном внесении минеральных удобрений [5, 6]. Биологическая специфика таких сообществ определяется функциональным единством относительно немногих видов, составляющих ядро сообщества. 10—15 наиболее обильных и равномерно распределенных в пространстве видов высших растений создают до 70—80% надземной продукции этого ценоза; в основном эти виды и определяют особенности структуры и динамики.

В период полного развития травостой густой, проективное покрытие достигает 95—100, задернованность 12—14%. Разреженный первый ярус 80—100 см высотой состоит из генеративных побегов *Lathyrus gmelinii*, *Pleurospermum uralense*, *Helictotrichon pubescens*, *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*. Основная масса трав сосредото-

зированных к недостатку влаги и минеральных веществ в почве, выявленная ценотическая структура оказалась четко дискретной.

В горизонтальной микроструктуре напочвенного покрова лишайниково-брусничных лесов отчетливо выражены закономерно повторяющиеся две группы видов; каждая из которых является специфической для типичных ассоциаций. Пространственная неслучайность размещения их обусловлена разными причинами: либо это следствие экологии видов, характера их связи со средой обитания, межвидовых отношений растений, либо на первое место выдвигается влияние низовых пожаров. Именно сингузия лишайников обусловлена главным образом устойчивыми низовыми пожарами, которые способствуют быстрому расселению мелких трубчатых и бокаловидных видов и представляет собой совместно с *Polytrichum juniperinum* начальную стадию становления напочвенного покрова сосновых лесов песчаных надпойменных террас.

Таким образом, рассматриваемые сообщества сосновых лесов представляют собой в сукцессионном плане процесс восстановления разнотравно-брусничных сосняков, расстроенных выборочными рубками и низовыми пожарами, столь характерными для южной тайги Средней Сибири.

Центральный Сибирский  
ботанический сад СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
5/IV 1973

### ЛИТЕРАТУРА

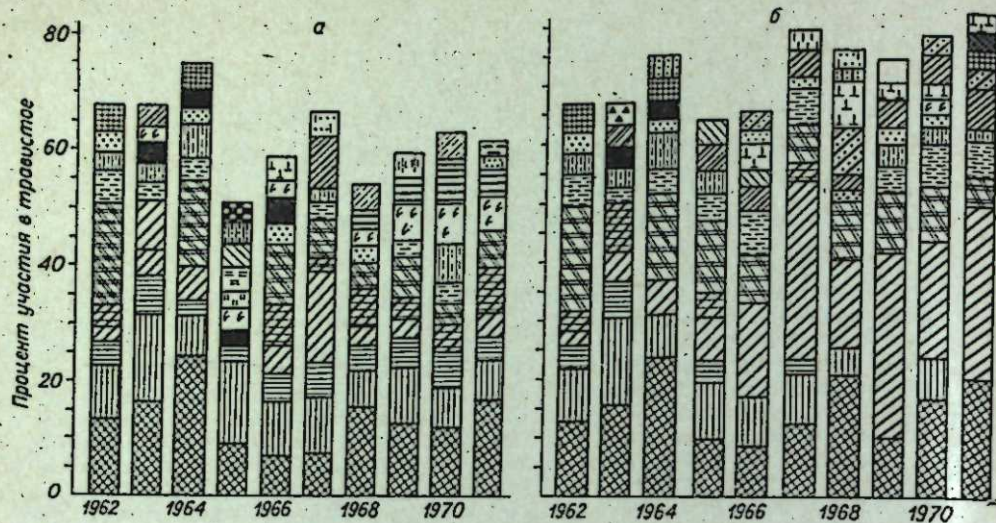
1. Н. Я. Кац. Бот. ж., 1943, 28, № 4.
2. C. Cole. Ecology, 1949, 30, 4.
3. В. И. Василевич. Докл. АН СССР, 1961, 139, № 4.
4. В. И. Василевич. Бот. ж., 1962, 47, № 9.
5. В. И. Василевич. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969.
6. Т. Э.-А. Фрей. Бот. ж., 1963, 48, № 2.
7. Ю. Н. Нешатаев. В сб.: Ботаника, вып. X. Минск, 1963.
8. Ю. Н. Нешатаев. В сб.: Применение математических методов в биологии, вып. IV. Л., 1969.
9. Б. М. Миркин, А. В. Денисова. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1969, XXIV, вып. 5.
10. Б. М. Миркин. Введение в количественные методы анализа растительности. Уфа, 1970.
11. Т. А. Работнов. Сов. бот., 1936, № 6.

N. N. Lashchinsky

### CORRELATION BETWEEN SPECIES AND STRUCTURE OF OVERSOIL COVER IN THE PINE FOREST WITH VACCINIUM VITIS IDAEA AND LICHENES IN THE REGION OF NIZHNEYE PRIANGARYE

The author has analyzed 250 descriptions of the 1X1M plots in the pine forest. Cole coefficient has been used for the calculation of interspecific bonds. 2 groups of species have been determined. These groups differ from each other by ecological features. It was found that the structure of the pine forest with *Vaccinium vitis idaea* and lichens in the region of the Nizhneye Priangarye represents itself as concerns the succession the process of reestablishment of forb-vaccinium vitis idaea pine forests which have been destroyed by selective felling and surface fire. The latter are the most common to the southern taiga of the Middle Siberia.





а) Косимый участок полидоминантного лесного луга; б) заповедный участок полидоминантного лесного луга; в) косимый участок с удобрениями.

1 — *Carex macroura* Meinh., 2 — *Iris ruthenica* Ker.—Gawl., 3 — *Geranium silvaticum* L., 4 — *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., 5 — *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch., 6 — *Crepis sibirica* L., 7 — *Equisetum pratense* Ehrh., 8 — *Trollius asiaticus* C. A. Mey., 9 — *Heracleum arundinaceum* (L.) Roth., 10 — *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., 11 — *Calamagrostis dissectum* Ledeb., 12 — *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., 13 — *Poa sibirica* Roshev., 14 — *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Jessen., 15 — *Lathyrus pratensis* L., 16 — *Rubus saxatilis* L., 17 — *Inula salicina* L., 18 — *Tragopogon orientalis* L., 19 — *Pulmonaria tuberosa* L., 20 — *Pleurospermum uralense* Hoffm., 21 — *Phlomis mollissima* A. Kerner., 22 — *Ranunculus polyanthemus* L., 23 — *Festuca pratensis* Huds., 24 — *Angelica silvestris ciala megalotropis* Ledeb., 25 — *Equisetum silvaticum* L., 26 — *Saussurea cotroversa* DC., 27 — *Vitnutans* L., 28 — *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., 29 — *Vicia silvatica* L., 30 — *Melica lumis* Nevski., 31 — *Taraxacum officinale* Wigg., 32 — *Roegneria angustig-sibiricum* Rupr.

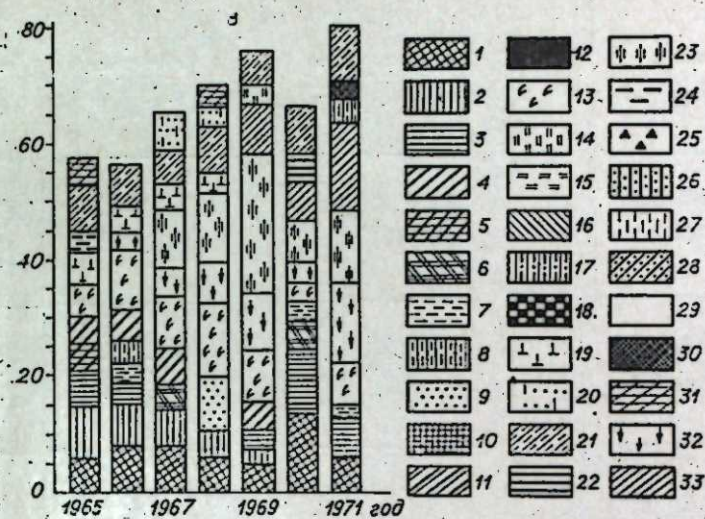
точена во втором ярусе 40—50 см высотой, включающем вегетативные побеги *Brachypodium pinnatum*, *Melica nutans*, *Calamagrostis arundinacea* и большое число видов лесного разнотравья: *Geranium silvaticum*, *Thalictrum minus*, *Crepis sibirica*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus polyanthemus*. В третьем ярусе — *Equisetum pratense* и *Carex macroura*.

Наблюдения проводились в одном типе луга при разных режимах его использования. Участок этого луга площадью 0,7 га оставлен заповедным, два участка по 100 м<sup>2</sup> ежегодно весной удобрялись из расчета на действующее начало: N — 120 кг/га, P — 100 кг/га, K — 60 кг/га. На остальной площади около 2 га сохранялся обычный для тех мест сенокосный режим использования со скашиванием травостоя всегда в одно и то же время в конце июля.

Участие видов в травостое определялось нами ежегодно на большом числе площадок методом укосов надземной массы у поверхности земли в период максимального развития травостоя (в первой декаде августа). Из-за очень интенсивной реакции травостоя на скашивание площадки для укосов не фиксировались. Статистическая достоверность полученных данных достигалась увеличением количества скашиваемых площадок. В 1962 г. брали 7 метровых площадок, в 1963 и 1964 гг. — по 9, в 1965 г. — 50 площадок по 0,25 м<sup>2</sup>, в 1966 г. — 63 площадки по 0,25 м<sup>2</sup>, в последующие годы скашивали по 30 площадок размером 0,25 м<sup>2</sup>. Таким образом, для 14—15 доминирующих в травостое видов нам удалось получить статистически достоверные величины участия с точностью в пределах 20% (в отдельные годы она повышалась для некоторых видов до 2—3%) за 10-летний период исследования (с 1962 по 1971 г.). Из-за громоздкости статистических таблиц мы не приводим их здесь полностью.

Для анализа динамических явлений использованы не абсолютные значения весовых показателей, а проценты участия каждого вида в составе травостоя (см. рисунок). Эти данные наглядно показывают, что количественные соотношения между видами не сохраняются от года к году. Особенно большие колебания характерны для скерды сибирской, разница в весовом участии в соседние годы возможна в 7—8 раз.

Резкие амплитуды количественного участия видов в травостое свя-



а) Косимый участок полидоминантного лесного луга; б) заповедный участок полидоминантного лесного луга; в) косимый участок с удобрениями.

1 — *Carex macroura* Meinh., 2 — *Iris ruthenica* Ker.—Gawl., 3 — *Geranium silvaticum* L., 4 — *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., 5 — *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch., 6 — *Crepis sibirica* L., 7 — *Equisetum pratense* Ehrh., 8 — *Trollius asiaticus* C. A. Mey., 9 — *Heracleum arundinaceum* (L.) Roth., 10 — *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., 11 — *Calamagrostis dissectum* Ledeb., 12 — *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., 13 — *Poa sibirica* Roshev., 14 — *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Jessen., 15 — *Lathyrus pratensis* L., 16 — *Rubus saxatilis* L., 17 — *Inula salicina* L., 18 — *Tragopogon orientalis* L., 19 — *Pulmonaria tuberosa* L., 20 — *Pleurospermum uralense* Hoffm., 21 — *Phlomis mollissima* A. Kerner., 22 — *Ranunculus polyanthemus* L., 23 — *Festuca pratensis* Huds., 24 — *Angelica silvestris ciala megalotropis* Ledeb., 25 — *Equisetum silvaticum* L., 26 — *Saussurea cotroversa* DC., 27 — *Vitnutans* L., 28 — *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., 29 — *Vicia silvatica* L., 30 — *Melica lumis* Nevski., 31 — *Taraxacum officinale* Wigg., 32 — *Roegneria angustig-sibiricum* Rupr.

заны с неустойчивостью погодных условий. Вегетационные сезоны за 10-летний период наблюдений как по тепловому режиму, так и по годовому ходу осадков были различными: от исключительно влажного 1962 г., когда осадков выпало много больше средней многолетней нормы, до засушливых 1963—1966, 1968, 1969 гг. Наши исследования показали, что температурный режим почвы и воздуха на лугах всегда является одним из факторов, регулирующих количество надземной массы, тогда как водный режим только в отдельные сухие годы лимитирует рост травостоя [5]. Однако решающую роль в динамичности сообщества играют биологические особенности видов, их способность приспосабливаться к меняющейся год от года экологической среде и их отзывчивость на эти изменения.

В исследуемом луговом ценозе очень сильно варьирует по годам продуктивность как при обычном сенокосном режиме использования участка, так и без сенокосения. Удобрения, вносимые ежегодно, значительно повышают продуктивность травостоя, но ни в коей мере не снижают пределов флюктуационной изменчивости (табл. 1).

На заповедном участке колебания продуктивности как в абсолютных цифрах, так и в процентах от средней многолетней величины имеют меньший размах по сравнению с косимыми участками. Изменение продуктивности в равной мере характерно для всех экологических групп растений, но, поскольку мезофиты создают основную массу травостоя этих лугов, снижение их ростовых процессов ведет к резкому снижению продуктивности лугов. При использовании полидоминантных лесных лугов с коротконожкой перистой в качестве кормовых угодий приходится учитывать эти естественные колебания продуктивности.

Для того чтобы оценить флюктуационные изменения, необходимо провести анализ изменений морфологической структуры этих сообществ. По величине морфологического сходства участков косимого, заповедного и удобренного мы судили о скорости динамических явлений и амплитуде их изменений в разные годы. Чем больше коэффициент сходства (или коэффициент среднего расстояния между фитоценозами), тем сильнее эти фитоценозы различаются по составу, структуре и продуктивности.



Таблица 1

Продуктивность надземной массы опытных луговых участков за годы наблюдений (в г/м<sup>2</sup> сухой вес)

Экологические группы лугов	Годы наблюдений										Максимальный размах флюктуационных изменений	
	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	г/м <sup>2</sup>	% от среднего
<i>Косимый участок луга</i>												
Мезофиты	224,39	138,40	280,27	112,32	125,00	125,49	181,60	168,40	175,92	202,73	167,95	96,8
Мезопсихрофиты	20,36	16,50	3,52	11,04	18,64	8,21	24,95	22,07	29,99	36,96	33,44	173,9
Мезогигрофиты	0,21	2,46	6,1	7,23	1,66	3,76	7,70	2,28	2,27	1,90	7,49	211,0
Мезоксерофиты	29,15	41,28	30,24	42,32	24,08	26,99	32,45	27,48	31,37	31,99	18,24	57,5
Гигрофиты	0,30	0,06	0,03	0,008	0,04	0,03	0,01	0,008	0,10	—	—	—
Всего	274,41	198,70	320,16	172,93	184,42	164,49	246,73	220,24	239,67	273,60	155,67	67,8
<i>Заповедный участок луга</i>												
Мезофиты	224,39	244,87	299,37	240,32	231,05	336,84	258,26	246,16	276,52	309,40	112,45	42,1
Мезопсихрофиты	20,36	12,40	11,21	10,62	7,26	19,08	6,63	7,42	12,56	6,01	14,35	126,4
Мезогигрофиты	0,21	2,41	3,01	3,76	5,75	6,93	5,27	9,00	5,57	3,61	8,79	193,1
Мезоксерофиты	29,15	39,62	42,81	44,34	37,62	44,72	41,79	17,31	36,73	23,36	27,41	76,7
Гигрофиты	0,30	0,40	—	0,02	0,29	0,02	0,01	0,01	—	—	—	—
Всего	274,41	299,70	356,40	299,09	281,98	407,60	311,98	279,91	331,40	342,38	133,19	41,8
<i>Косимый с удобрениями участок луга</i>												
Мезофиты	—	—	—	142,33	212,00	243,29	216,88	272,10	327,15	332,91	190,58	76,3
Мезопсихрофиты	—	—	—	20,94	40,56	32,38	41,87	34,04	18,57	31,10	23,30	74,3
Мезогигрофиты	—	—	—	0,41	0,79	0,83	0,79	2,37	2,50	7,71	7,3	332,0
Мезоксерофиты	—	—	—	37,06	46,94	40,36	39,69	30,65	46,71	40,12	16,29	40,5
Гигрофиты	—	—	—	0,02	—	—	—	0,007	0,01	—	—	—
Всего	—	—	—	199,76	300,29	316,87	299,24	339,19	394,96	411,85	212,09	65,5

Расчеты вели по формуле  $R = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2} \dots$ , где  $x_1, y_1, z_1$  — проценты весового участия первого, второго, третьего и т. д. вида в травостое первого участка (или первого года);  $x_2, y_2, z_2$  и т. д. — процент участия этих же видов на втором участке (или в последующий год).

Выявленные количественные показатели изменения морфологической структуры травостоя одного и того же полидоминантного лесного луга при разных режимах использования приведены в табл. 2.

Структура изучаемого лугового сообщества динамична. Год от года происходят изменения в структуре, обусловленные изменчивостью погодных условий и внутренними законами жизни ценоза. На участках, разных по характеру использования, изменения коэффициентов сходства в соседние годы находятся примерно в одинаковых пределах — около средней величины 16,2—16,9. Минимальные коэффициенты сходства структур не всегда характеризуют одинаковые погодные условия сравниваемых лет, хотя на косимом участке эти условия часто совпадают. К тому же при строгой последовательности структурных перестроек ходу метеорологических факторов отклонения в величине коэффициентов сходства на всех трех участках от средней величины должны быть примерно одинаковыми. Фактические же данные говорят о том, что максимальному различию в структуре травостоя косимого участка между 1964 и 1965 годами сопутствуют изменения на уровне средней величины на заповедном участке. И только на косимом участке с ежегодным его удобрением наблюдается закономерный рост коэффициентов (увеличение размаха различий в структуре) от года к году. Интересны итоговые ко-

Таблица 2

## Количественные показатели флюктуационных изменений (R) в травостое полидоминантного лесного луга при разных режимах использования

Участок	Коэффициенты сходства																					
	62—63	63—64	64—65	65—66	66—67	67—68	68—69	69—70	70—71	среднее	62—64	62—65	62—66	62—67	62—68	62—69	62—70	62—71	1971—1971			
Косимый	18,4	19,8	24,8	15,9	16,8	19,3	10,5	10,1	12,3	16,4	11,6	21,0	12,9	17,5	14,2	19,1	16,0	—				
Заповедный	19,2	20,5	16,4	11,5	16,9	22,5	21,0	11,0	13,2	16,9	13,9	10,4	19,0	31,0	29,1	21,5	32,8	—				
Косимый с удобрением	—	—	—	9,2	12,2	12,1	17,9	25,3	20,5	16,2	сравнение с 1965 г.								—	—	—	—
Косимый — заповедный	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	29,2			
Косимый — кос. с удобрением	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30,6			
Заповедн. — кос. с удобрением	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	42,5			



эффиценты. За 10 лет наблюдений фитоценотическая структура космического участка осталась практически неизменной. На заповедном участке на 6-й год его заповедования, а на косимом участке с удобрением на 5-й год наблюдалось резкое увеличение различий в структуре травостоя по сравнению с исходным состоянием. В последующие годы эти различия достигают 32,8 и 27,5. Высокие коэффициенты различия структур травостоя космического участка с двумя другими в 1971 г., несомненно, свидетельствуют о том, что мы имеем дело с тремя различными ассоциациями. Отличия в структуре космического участка с удобрением от заповедного еще более значительные, чем с косимым участком.

Для анализа флюктуационных состояний травостоев опытных луговых участков мы остановились на 10 наиболее продуктивных видах, которые создают от 52 до 83% общей надземной массы. Соотношение их процентного участия (по массе) показано на рисунке.

Из приведенных данных видно, что, несмотря на довольно большие колебания погодных условий, за 10-летний период наблюдений полидоминантная структура лугового космического участка в основных чертах сохранилась. Большая лабильность в составе доминирующих видов и их количественных соотношениях выступает как основная особенность их фитоценотического строя. Только осока большехвостая и герань лесная ежегодно были в числе доминирующих видов, тогда как коротконожка перистая, скерда сибирская, чина Гмелина только 8 лет, хвощ луговой 6 лет, огонек азиатский 5 лет из 10. Чина луговая, чина весенняя, овсец пушистый, козлотородник обыкновенный, девясил иволлистный, медунка обыкновенная могут достичь максимума в развитии и на короткое время сыграть заметную роль в структуре ценоза (1—2 года из 10). Их своеобразная лабильность отражает и меньшую стойкость в сообществе. Во флюктуационной изменчивости структуры космического лугового участка не заметно направленных изменений.

Тот же луговой участок без сенокоса имеет четко определенную направленность изменений. Уже на второй год заповедного режима увеличилось количество коротконожки перистой. Это увеличение прогрессировало с каждым годом, и к концу срока наблюдений коротконожка составила около 1/3 части (до 29%) всего травостоя. Через 5 лет заповедного режима из числа доминирующих видов выпала герань лесная, а через 7 лет — прис-касатик русский. На шестой год заповедного режима луг стал по составу разнотравно-коротконожковым; не сохранилось полидоминантной структуры, характерной для космического участка.

На участке с сохраненным сенокосным режимом использования и ежегодным внесением минеральных удобрений также заметны строго направленные структурные перестройки наряду с резким увеличением общей массы надземных органов. В первый же год внесения удобрений из числа доминирующих видов выпала чина весенняя, на второй год — чина Гмелина, майник двулистный, через 4 года — прис-касатик русский и медунка обыкновенная. Год от года увеличивалась роль луговых злаков: овсяницы луговой, трищетинника сибирского, регнерии. Через 5 лет коротконожка перистая из разряда содоминирующих растений не попала даже в число десяти наиболее обильных (по продуктивности) видов. В итоге 6-летнего сенокосного режима и удобрений структура лугового участка стала разнотравно-злаковой. По составу это уже луговой травостой, где доминантами являются типично луговые, а не лесные злаки.

Таким образом, структура полидоминантных лесных лугов с коротконожкой перистой в районе южной тайги Нижнего Приангарья чрезвычайно изменчива под влиянием погодных условий. Динамичность этих лугов проявляется прежде всего в изменении соотношений доминирующих видов и в последующей перестройке структуры сообщ-

щества. Значительная лабильность надземной массы обеспечивает сохранение достаточно устойчивого видового состава в этом многовидовом полидоминантном сообществе. Благодаря снижению интенсивности ростовых процессов виды приспособляются к перенесению неблагоприятных для них погодных условий.

Под влиянием удобрений усиливаются сукцессионные тенденции сообщества. То же отмечали Т. А. Работнов [7] и В. И. Василевич [8] для пойменных луговых ценозов. В структуре удобренного полидоминантного лесного луга четко проявляется строгая направленность погодных изменений. Минеральные удобрения даже в такой высокой дозе, как  $N_{120}$ ,  $P_{100}$ ,  $K_{60}$ , не могут устранить флюктуационных изменений. Они проявляются в колебании абсолютных величин продуктивности травостоев, и в относительных величинах размахов изменений не снижается по сравнению с косимым участком.

Флюктуационная изменчивость лугового участка заповедного режима более умеренна и также четко ориентирована, судя по изменениям в количестве надземной массы травостоя и по изменениям в соотношении доминирующих видов.

На основании изложенного можно утверждать, что на лесных лугах полидоминантной структуры сенокосение выступает как фактор, усиливающий флюктуационную изменчивость на удобренных и на неудобренных лугах.

Полидоминантные лесные луга оказываются более лабильным сообществом по сравнению с разнотравно-коротконожковым травяным покровом парковых сосновых лесов, несмотря на высокую общность их видового состава. Если в динамике травяного покрова лесов четко выделяются 6-летние циклы развития с более или менее равномерным размахом ежегодных флюктуационных изменений [9], то для лугов характерны резкая реакция и неравномерность размахов флюктуаций. На меньшую выраженность флюктуаций в лесах по сравнению с лугами указывал также Т. А. Работнов [10]. Общий размах ежегодных флюктуационных изменений полидоминантных лесных лугов южной тайги Нижнего Приангарья несколько выше, чем в полидоминантных луговых ценозах поймы в Московской области [2].

Центральный Сибирский  
ботанический сад СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
14/II 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. И. Василевич. Проблемы ботаники, т. 6. Изд-во АН СССР, 1962.
2. Т. А. Работнов. Бот. ж., 1965, 50, вып. 10, с. 1396.
3. В. А. Зайкова. Проблемы ботаники. 1968, 10, с. 243.
4. В. А. Зайкова. Количественные методы анализа растительности, вып. 2. Рига, 1971, с. 95.
5. А. В. Ронгинская. Структурно-динамические особенности фитоценозов Нижнего Приангарья. «Наука», 1969, с. 81.
6. А. В. Ронгинская. Проблемы ботаники, 1968, т. 10, с. 252.
7. Т. А. Работнов. В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. «Наука», 1970, с. 137.
8. В. И. Василевич. В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. «Наука», 1970, с. 17.
9. Н. Н. Лащинский. 1971 г. Отчет по теме за 5-летие. Центральный Сибирский ботанический сад СО АН СССР.
10. Т. А. Работнов. Полевая геоботаника. 1972, 4, с. 95.



## FLUCTUATION VARIABILITY OF POLYDOMINANT FOREST MEADOW WITH BRACHYPODIUM PINNATUM IN THE NIZHNEYE PRIANGAR'E

This article deals with the results of 10-years stationary investigations of fluctuation on the forest meadow to be under different usage. The width of fluctuation of cover grass structure was determined by the formula of structural likeness by V. I. Vasilevich (1962) and by analysis of the changes (in per cent) of 10 most abundant species. The investigations showed that the structural fluctuation of hay meadow had no electoral changes. Hay-moving use increased the fluctuation variability. The reservation favours the formation of monodominant community. Under the influence of the fertilization was increased the succession trends of the community increased while applying the fertilizers. 6-years hay moving and the fertilization gave rise to formation of forb grass cover with predominance of the meadow grasses rather than those of forest.

УДК 581.524.3 : 551.795

В. Г. КОЛЬЦОВА

## ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ПИХТАРНИКОВ СРЕДНЕГОРНОГО ПОЯСА ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ» ПО ДАННЫМ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОГО АНАЛИЗА ПОЧВ

Применение метода спорово-пыльцевого анализа современных почв в пихтарниках позволило установить общее направление изменений растительности и конкретные смены типов леса.

В литературе не раз отмечалось, что почвы, в отличие от болот, аккумулируют в основном пыльцу местных растений, хотя какой-то процент заноса все же существует [1—7]. Спорово-пыльцевые спектры лесных почв отражают состав растительности определенного фитоценоза или близко расположенной группы фитоценозов. По спорово-пыльцевым спектрам этих почв можно восстановить историю смен типов леса в голоцене (или его последней части). Кроме того, палеоботанические знания давно уже привлекают при оценках климата прошлого [8].

Государственный заповедник «Столбы» расположен на Куйсумском, или Красноярском, хребте, на последних северо-западных отрогах Восточного Саяна, там, где они вплотную подходят к правому берегу Енисея. Для заповедника характерен низкогорный и среднегорный рельеф эрозивно-аккумулятивного характера. Соответственно выделяются два высотных пояса — среднегорный, с высотами 500—800 м над ур. м. и низкогорный, с высотами 200—500 м над ур. м. [9].

Среднегорный пояс, пихтарники которого исследовались, сложен кристаллическими породами, сравнительно мало рассечен речной сетью (рис. 1). Климат его суров (годовая амплитуда 33,8°), хотя и смягчен по сравнению с континентальным климатом низкогорья (годовая амплитуда 34,8°), граничащего с Красноярской лесостепью (амплитуда колебаний 37,3°) [10].

Среднегорный пояс чисто таежный, занят главным образом пихтарниками.

Спорово-пыльцевые исследования почв заповедника были начаты нами в 1970 г. Исследования проводились маршрутным методом. На

выбранной площади производилось геоботаническое описание растительности и описание почвенного разреза, из которого отбирались пробы для спорово-пыльцевого анализа.

Методика отбора проб для спорово-пыльцевого анализа почв подробно разработана В. Д. Нащокиным и Л. Н. Савиной [3]. Пробы обрабатывались по сепарационной методике В. П. Гричука [11] и ацетализной — Эрдмана [5].

Из большого количества исследованных разрезов мы выбрали три, наиболее полно отражающих все этапы развития растительности среднегорья заповедника.

Пихтарник вейниково-осочковый расположен в северной части территории заповедника, на восточном склоне хр. Листвяжного. Высота около 600 м над ур. м., крутизна склона 5—6°.

Древостой III бонитета, сомкнутость крон 0,7—0,8. Состав древостоя 10 П ед. Л. Основной ярус древостоя составляет *Abies sibirica* Ldb. Средняя высота его 20—25 м. Стоят отдельные маяки *Larix sibirica* Ldb. до 30 м высотой. Второй ярус образует *Betula verrucosa* Ehrh. Подлесок обильный, из *Abies sibirica* Ldb. Подлесок составляет *Sorbus sibirica* Hedl., *Spiraea chamaedryfolia* L., *Rudus idaeus* L., *Ribes rubrum* L.

В травостое фон создают *Carex macroura* Meish., *Calamagrostis obtusata* Trin., много *Aconitum excelsum* Rehb., *Thalictrum minus* L., *Milium effusum* L., *Cerastium* sp. L., *Oxalis acetosella* L.

Поверхность почвы замшелая: *Rhytidium* (Sull.) Kindb., *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt.

Почва серая лесная на щебнисто-хрящеватом буром суглинке, подстилаемом граносенитом.

*A*<sub>0</sub>, 0—5 см. Полуразложившаяся трава осоки, злаков, корневища осоки.

*A*<sub>1</sub>*A*<sub>2</sub>, 5—9 см. Серый суглинок, рыхлый, свежий, мелкозернистый, сплошь пронзан корнями растений, с включением мелкой дресвы и угольков.

*A*<sub>2</sub>*B*<sub>1</sub>, 9—24 см. Серовато-буроватый, по цвету однороден, хрящевато-суглинистый, по структуре меняется: 9—15 см мелкозернисто-пылеватый, 15—24 см — зернистый.

*B*<sub>1</sub>, 24—51 см. Коричневато-бурый, тяжелосуглинистый, со щебнем и дресвой. Щебень 6—7 см в диаметре. На глубине 45—48 см имеется глинистая прослойка рыжего оттенка, обедненная дресвой.

*B*<sub>2</sub>, 51—60 см. Рыжевато-бурый, суглинистый, плотнее предыдущего, есть корни растений, количество дресвы и щебня возрастает, их величина увеличивается до 15 см в диаметре.

На спорово-пыльцевой диаграмме разреза (рис. 2) видно, что общий состав пыльцы делится на две крупные части: нижнюю — с преобладанием спор и верхнюю — с преобладанием пыльцы древесных растений.

Диаграмма содержания пыльцы древесных растений имеет более сложную картину. Но и здесь ясно видны две части: нижняя — с господством березы и верхняя — с господством хвойных. Кривая березы поднимается довольно равномерно с глубины 60 см до глубины 30 см, выше по разрезу происходит ее падение. Пыльца сосны в нижней части разреза содержится в небольшом количестве, ближе к поверхности ее содержание увеличивается до 67%. Количество пыльцы кедра колеблется

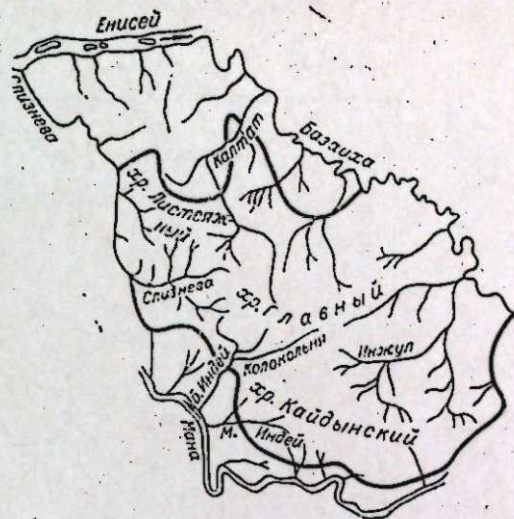


Рис. 1. Схематическая карта расположения среднегорного пояса на территории заповедника.



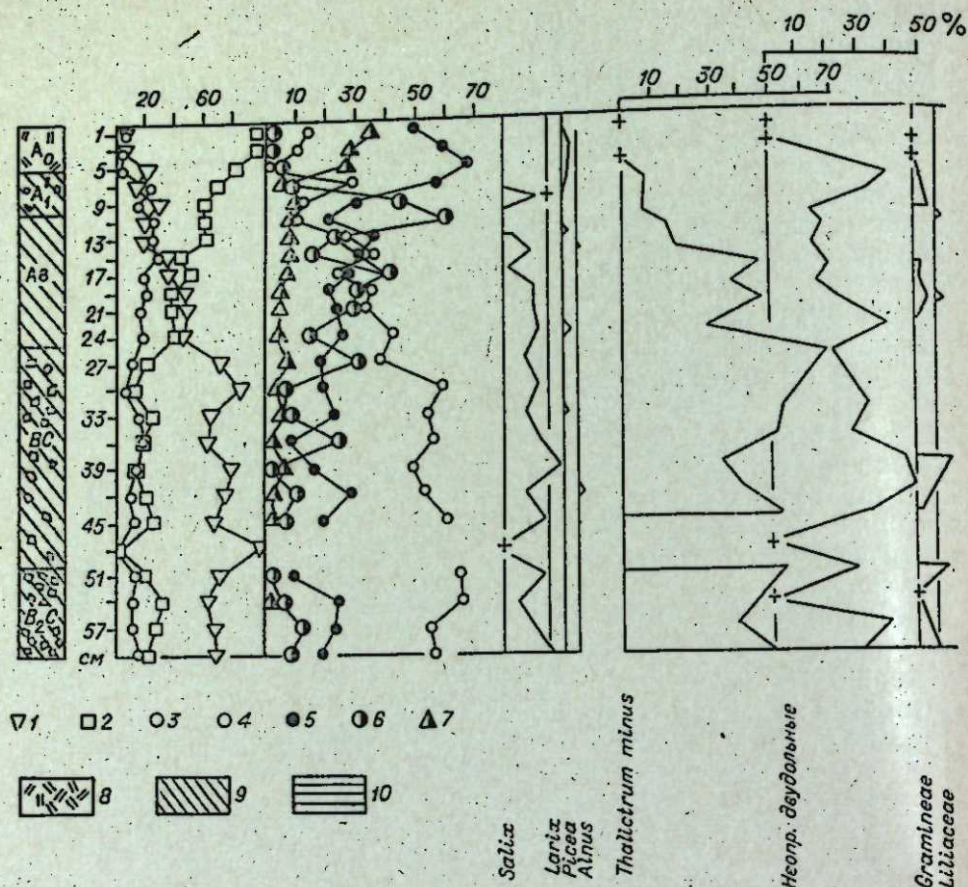


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма

1 — споры; пыльца: 2 — древесных пород, 3 — травянистых растений, 4 — березы, 5 — сосны, 6 — ели, 7 — *Thalictrum minus*, 8 — *Rosaceae*, 9 — *Gramineae*, 10 — *Liliaceae*.

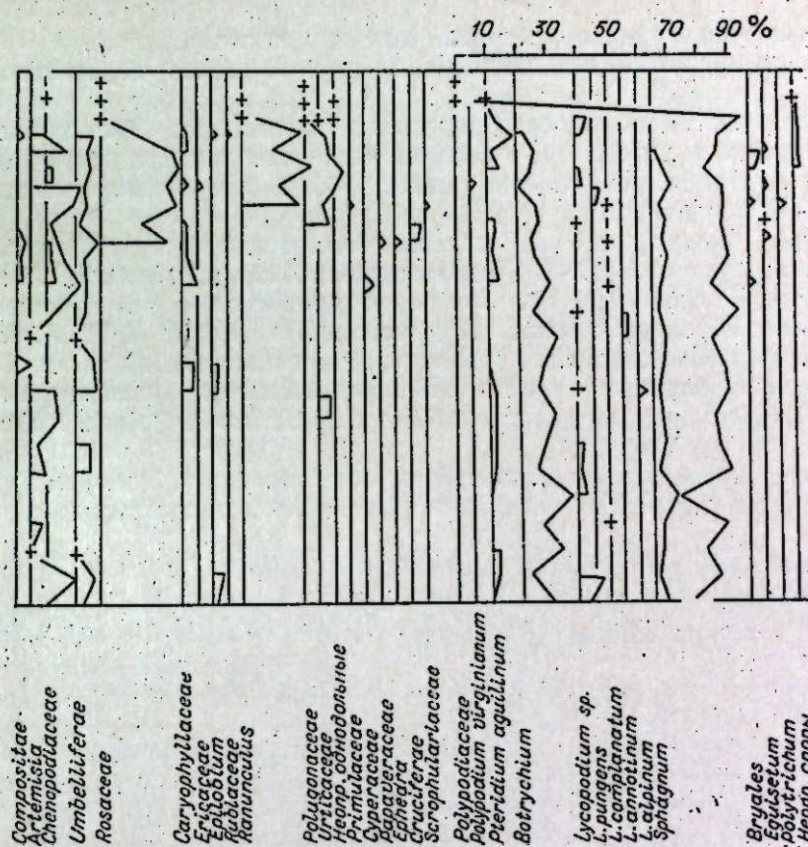
на большей части разреза в пределах 15—30%, на глубине 11 см поднимается до 60% и вновь резко падает на поверхности (до 0,5%). Содержание пыльцы пихты на глубине незначительно, но ближе к поверхности возрастает. На глубине 7 см кривая пыльцы пихты поднимается, достигая уровня 35% на поверхности. Ива встречается в значительных количествах по всему разрезу, у поверхности же исчезает.

Среди травянистых растений наибольшее количество пыльцы имеет *Thalictrum* L., максимум ее (70%) отмечен на глубине 27 см, но затем ее количество уменьшается, уступая место пыльце представителей семейства *Rosaceae* Yuss. (до 25%). Пыльца злаков и полынй встречается по всему профилю.

Из спор преобладают споры папоротников семейства *Polypodiaceae* R. Br., содержание их колеблется от 70 до 95%, у поверхности же споры почти исчезают.

Можно предположить, что спектры нижней части диаграммы отражают условия очень разреженного березняка. Под его пологом хорошо развивались травянистые растения — папоротники, василистник, злаки, маревые и полынь. Встречались кедр и изредка пихта. Сосна, видимо, произрастала на достаточно большом удалении, так как в спектры занесено до 20—30% ее пыльцы. Вероятно, это было время более широкого, чем сейчас, распространения березовых лесостепей, более теплого и сухого климата, чем современный [3].

Участие кедр в разреженном древостое колебалось. Постепенно оно стало возрастать (видимо, в связи с увеличением влажности клима-



пихтарника веишниково-осочкового.

кедра, 7 — пихты; 8 — лесная подстилка; 9 — суглинок; 10 — глина; 11 — угольки; 12 — дрова.

та), и кедр вытеснил березу. Широкое развитие получили древесные породы, образовались более сомкнутые древостой, в которых увеличилась роль пихты. По-видимому, появилась сосна. Хорошо была развита травянистая растительность. Это василистник, розоцветные, злаки, сложноцветные, в том числе полынй, много зонтичных, прочего разнотравья, из споровых — папоротники, в том числе орляк, плауны. В состав кедровника папоротниково-злаково-высокотравного в качестве примеси входили пихта, лиственница. Ива, принимавшая заметное участие в составе всех предыдущих древостоев, произрастала и теперь, но ее роль стала меньше. Резко уменьшилось количество василистника и разнотравья. Много было розоцветных, лютиковых, гречишных.

Кедровники сменяются сосняками с березой и незначительным участием кедр, пихты, ели. Возможно, это связано с кратковременным позднеголоценовым похолоданием. Под пологом сосняка, видимо, по мере потепления, довольно быстро увеличивается роль пихты, которая, вытесняя сосну, образует пихтарник папоротниково-разнотравный, в нем уменьшается роль травостоя в связи с увеличением сомкнутости древесного яруса. Постепенно формируется злаково-разнотравный пихтарник, произрастающий и в настоящее время.

Следовательно, происходили следующие смены растительности:

I. Разреженный березняк высокотравно-папоротниковый.

II. Кедровник папоротниково-разнотравный с примесью пихты, березы, сосны.

III. Кедровник папоротниково-злаково-разнотравный.



IV. Сосняк разнотравный с березой и темнохвойными.

V. Пихтарник злаково-разнотравный с небольшим количеством сосны.

Пихтарник вейниково-крупнотравный. Расположен на юге территории заповедника, в верхней части водораздела рек Инжула и Малого Индея. Абсолютная высота 840 м, северо-северо-западный склон 2—3° крутизной.

Древостой одноярусный, III класса бонитета, сомкнутость крон 0,4—0,5. Состав древостоя 10 П. Средняя высота *Abies sibirica* Ldb. 25 м, средний диаметр стволов 25 см. Состояние древостоя очень хорошее, зеленые ветви с середины ствола. Подрост: *Abies sibirica* Ldb., *Pinus sibirica* Ldb., густой, в хорошем состоянии, одиночные *Betula verrucosa* Ehrh. Подлесок составлен единичными угнетенными экземплярами *Sorbus sibirica* Hedl., редкими кустами *Ribes hispidulum* A. Pojark. *Rubus idaeus* L.

Травяной покров состоит из хорошо развитого высокотравья, эдификатор — цветущий *Aconitum excelsum* Rchb. Степень покрытия почвы 95%.

I ярус высотой 130—150 см составлен *Aconitum excelsum* Rchb., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., *Milium effusum* L., *Cacalia hastata* L., *Thalictrum minus* L., *Angelica silvestris* L., *Archangelica decurrens* Ldb., *Crepis sibirica* L. II ярус высотой 80—100 см представлен *Calamagrostis obtusata* Trin., *Crepis lyrata* (L.) Froel., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin., *Agrostis alba* L., *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Lathyrus gmelini* (Fisch.) Fritsch., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Euphorbia pilosa* L. III ярус высотой 40—50 см составлен *Aegopodium alpestre* Ldb., *Paris quadrifolia* L., *Galium boreale* L., *Pulmonaria mollissima* Kern., *Vicia silvatica* L., *Geranium silvaticum* L., *Lathyrus frolovii* (Fisch.) Rupr. IV ярус высотой 3—10 см составлен *Circaea alpina* L., *Oxalis acetosella* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Viola uniflora* L., *Miosotis krilovii* Serg., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Rubus saxatilis* L.

Напочвенный моховой покров развит хорошо, покрытие 80—90%, мощность живого слоя 1 см, мертвого 2—3 см. По валежу, стволам, на почве произрастают *Mnium* (Dill.) L. emend, *Pleurozium* Mitt.

Почва серая лесная на коричневато-бурой глине, подстилаемой серпентинитом.

$A_0$ , 0—1 см. Лесная подстилка из слабо перегнивших остатков трав, мха, корешков, чешуй шишек, хвощков.

$A_0$ , 1—4 см. Хорошо перегнившая подстилка.

$A_1A_2$ , 4—12 см. Красноовато-коричневый с серым оттенком легкий суглинок, рыхлый, свежий, крупнозернистый, сплошь пронизан корнями растений, не вскипает от соляной кислоты, переход по плотности, по цвету заметен слабо.

$B_1$ , 12—22 см. Бурый тяжелый суглинок, плотноватый, сухой, ореховато-комковатый, пористый, с включением дресвы, угля, корней трав, переход заметен по структуре и плотности.

$B_2$ , 22—36 см. Бурый суглинок, плотный, свежий, крупнокомковатый, пористый, с большим количеством щебня, корешков, с затеками гумуса по корням, с ходами дождевых червей, не вскипает, переход в следующий горизонт по неровной линии.

$C$ , 36 см и ниже. Серпентинит. Щебень диаметром от 2 см до глыб.

На спорово-пыльцевой диаграмме (рис. 3) в общем составе видно, что внизу преобладают споры, наверху их содержание падает до 2%. Пыльца древесных пород на глубине 16 и 12 см дает пики, а с 8 см до поверхности господствует. Содержание пыльцы травянистых растений колеблется от 1 до 18%.

Среди пыльцы древесных растений в нижней части диаграммы преобладает пыльца березы, вверху она почти исчезает. Пыльца сосны присутствует по всему разрезу, содержание пыльцы кедра высоко на глубине 12 см. Пыльца лихты прослеживается по всему разрезу в количестве 5—10%, у поверхности ее 45%. Ель встречается единично.

В нижней части диаграммы пыльцы травянистых растений немного, преобладает лесное разнотравье. В верхнем отрезке диаграммы преобладает пыльца рода *Thalictrum* L. и семейства *Compositae* P. F. Gmelin.

Среди спор по всей диаграмме преобладают споры папоротников семейства *Polypodiaceae* R. Br.

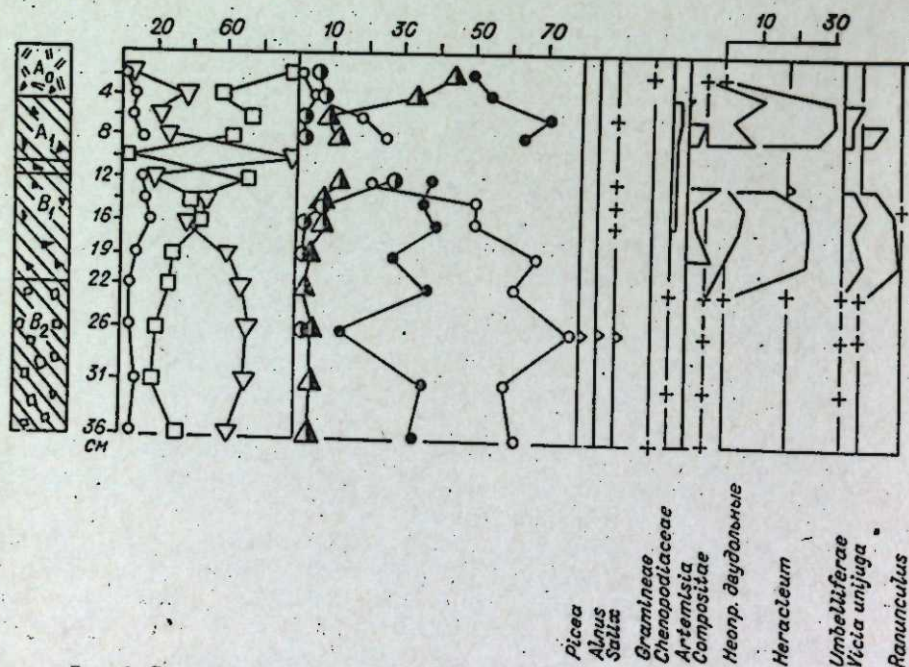
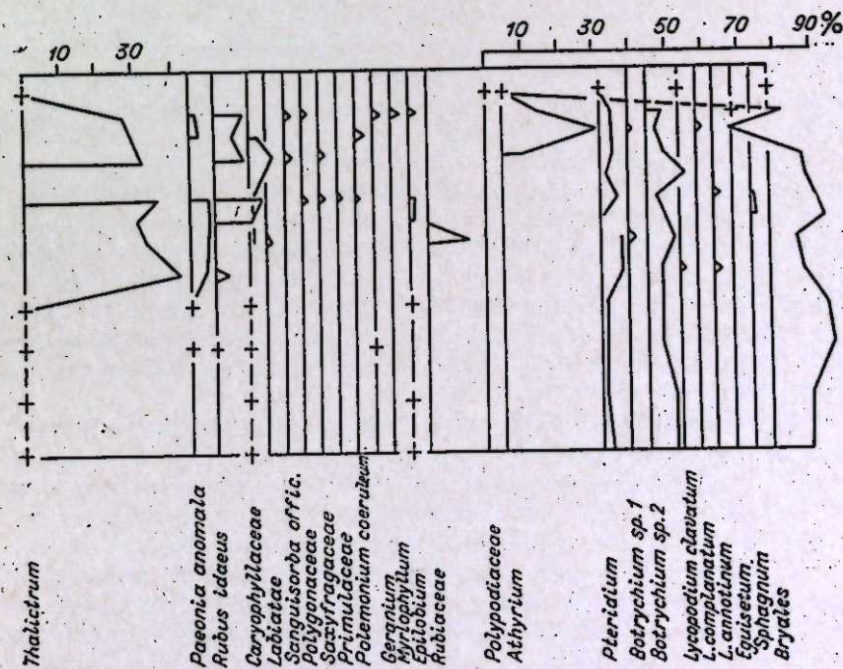


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма пихтарника вейниково-крупнотравного.



Условные обозначения те же, что и на рис. 2.



Спектры нижней части разреза формировались, видимо, в то время, когда благодаря более теплоте и сухому климату были широко распространены разреженные березняки, возможно, березовые лесостепи [3]. Из древесных пород наряду с березой в небольшом количестве произрастали сосна, пихта. Травостой был представлен полынными, маревыми, встречались злаки, сложноцветные, зонтичные и разнотравье, папоротники.

Постепенно, по мере увлажнения климата, участие пихты возрастало, появился кедр, древесной становился более сомкнутым, формировался березняк папоротниково-разнотравный с сосной и темнохвойными. В травяном покрове было много василистника, зонтичных, сложноцветных, встречались полыни и маревые, папоротники.

Увеличение роли темнохвойных привело к образованию пихтово-кедровой высокоотравной тайги с примесью сосны. Травостой оставался разнообразным и богатым. Сюда входили представители высокоотравья: зонтичные, сложноцветные, василистники и прочее разнотравье.

В дальнейшем, видимо, прошел пожар, так как не найдено пыльцы ни древесной, ни травянистой растительности, в почве много угольков. В спектре господствуют папоротники.

Лесной тип растительности восстановился очень скоро, но леса на первых порах содержали в своем составе меньше темнохвойных пород. Образуется сосняк с пихтой и незначительным участием кедра и березы, травостой развит хорошо: сложноцветные, зонтичные, лютиковые, гвоздичные, папоротники и пр.

Роль пихты возрастает довольно быстро, образуется пихтарник высокоотравный с незначительным участием сосны. В травяном покрове злаки, сложноцветные, зонтичные, василистник.

Из всего сказанного можно сделать вывод о следующих сменах растительности:

I. Разреженный березняк разнотравно-папоротниковый.

II. Березняк папоротниково-разнотравный с сосной и темнохвойными.

III. Пихтово-кедровая разнотравная тайга.

IV. Сосняк высокоотравный с пихтой.

V. Пихтарник злаково-высокоотравный.

Пихтарник высокоотравно-коротконожковый. Расположен на юго-западе территории заповедника, в верхней части водораздела рек Колокольного и Инжул. Абсолютная высота 759 м, северо-северо-западный склон, 2—3° крутизной.

Древостой II класса бонитета, сомкнутость крон 0,5. Средняя высота *Abies sibirica* Ldb. 24 м, средний диаметр стволов 26 см. Второй ярус древостоя составлен *Betula verrucosa* Ehrh., средняя высота 13—15 м, средний диаметр стволов 35—40 см. Подрост: *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr., *P. silvestris* L., *Abies sibirica* Ldb., густой. Подлесок составлен *Ribes rubrum* L., *Sorbus sibirica* Hedl.

Травяной покров развит хорошо, фон составляет *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., местами — *Aconitum excelsum* Rchb. Степень покрытия почвы 80—85%.

I ярус травянистой растительности имеет высоту 80—100 см, сложен *Aconitum excelsum* Rchb., *Calamagrostis turczaninowii* Litv., *Milium effusum* L., *Lathyrus gmelini* (Fisch.) Fritsch., *Thalictrum minus* L., *Euphorbia pilosa* L., *Angelica silvestris* L., *Lilium martagon* L. II ярус высотой 50—70 см, составлен *Brachypodium pinnatum* (L.) P. B., *Crepis lyrata* (L.) Froel., *Iris ruthenica* Ker.—Gawl., *Galium boreale* L. III ярус высотой 10—40 см, составлен *Rubus saxatilis* L., *Aegopodium alpestre* Ldb., *Lathyrus frolovii* (Fisch.) Rupr., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Stellaria bungeana* Fenzl., *Trientalis europaea* L., *Dryopteris linnaeana* C. Crist., *Viola* L.

Почва светло-серая лесная на желто-буром суглинке, подстилаемом кварцитом.

*A*<sub>0</sub>, 0—4 см. Лесная подстилка из слабо перегнивших корешков, опада хвои, трав.  
*A*<sub>1</sub>*A*<sub>2</sub>, 4—8 см. Светло-серый с бурым оттенком суглинок, рыхлый, свежий, зернистый, сплошь пронизан корнями растений, не вскипает, переход заметен.  
*B*, 8—13 см. Бурый суглинок тяжелее предыдущего, плотноватый, свежий, ореховато-зернистый.  
*BC*, 13—57 см. Желтовато-бурый суглинок, плотный, встречается щебень кварцита, не вскипает.

*D*, 57 см и ниже. Щебень кварцита.

Диаграмма общего состава (рис. 4) отчетливо делится на две части: нижнюю — с переменным господством спор и пыльцы деревьев и верхнюю — с господством древесной пыльцы.

Пыльца березы и сосны поочередно образует пики. Пыльца кедра и пихты присутствует в небольших количествах, но в поверхностном образце пыльцы пихты содержится до 30%.

Среди пыльцы травянистых цветковых растений господствует пыльца лесного высокоотравья, среди споровых — споры представителей семейства *Polypodiaceae* R. Br.

В самой нижней части диаграммы пыльца древесных растений встречается единично, но с глубины 45 см доминирует пыльца березы. Здесь же появляется и разнообразный набор пыльцы травянистых растений, в основном это растения разреженных лесов и полей. Папоротники продолжают господствовать, но количество *Athyrium* Roth. значительно уменьшается. Выше по размеру сосна с березой господствуют поочередно, причем с увеличением пыльцы сосны падает содержание спор, с господством березы количество спор увеличивается. Содержание пыльцы пихты на этом отрезке колеблется в пределах 5—15%, кедра — 5—7%. Травянистые растения представлены лесным высокоотравьем. Далее пыльца сосны и березы находится почти в равных количествах. Пихты немного, количество спор уменьшается. К поверхности содержание пыльцы березы резко падает, а пихты — повышается. Среди пыльцы травянистых растений господствуют представители семейства сложноцветных, среди споровых — споры папоротников.

Изменения, зафиксированные в спорово-пыльцевых спектрах этого разреза, более многочисленны, чем в предыдущих. Но и здесь видно, что спектры нижней части диаграммы формировались в условиях очень разреженного древостоя, а возможно, и открытых группировок. Может быть, в это время были шире распространены лесостепи и степи. В дальнейшем образовались более сомкнутые сосново-березовые древостои, в которых заметную роль играли темнохвойные, особенно пихта. Можно предположить, что образование этих лесов происходило при некотором увлажнении теплого климата.

Затем вновь происходит смена растительности: темнохвойные из состава леса почти выходят, доминирует береза, в небольшом количестве встречается сосна. Наибольшее развитие получает травянистая цветковая растительность: василистник, сложноцветные, разнотравье.

Вслед за высокоотравными березняками сформировались сосново-березовые леса, в составе которых увеличивается участие темнохвойных — пихты, кедра, встречается ель. В травяном покрове большое количество злаков, сложноцветных, зонтичных. Споровых меньше.

Роль пихты все возрастает, образуется пихтарник, в котором сосна играет роль незначительной примеси. В травяном покрове особенно хорошо развиты злаки и высокоотравье. Видимо, это происходит при сохранении влажности и постепенном потеплении, сглаживании температурных колебаний, так как пихта не может хорошо развиваться при резко континентальном климате [12].



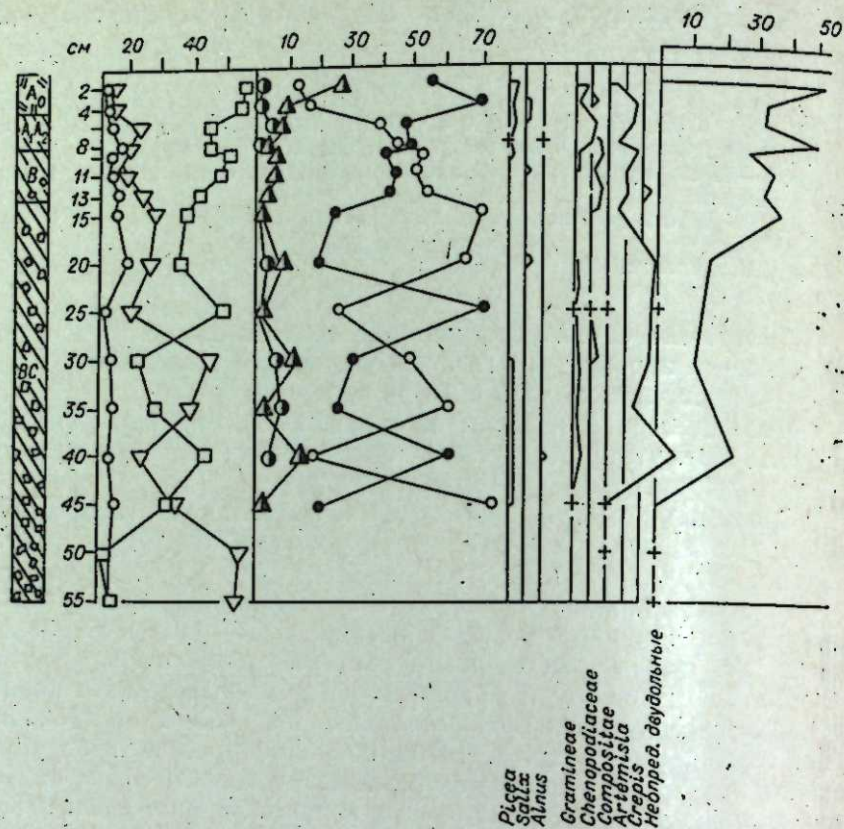


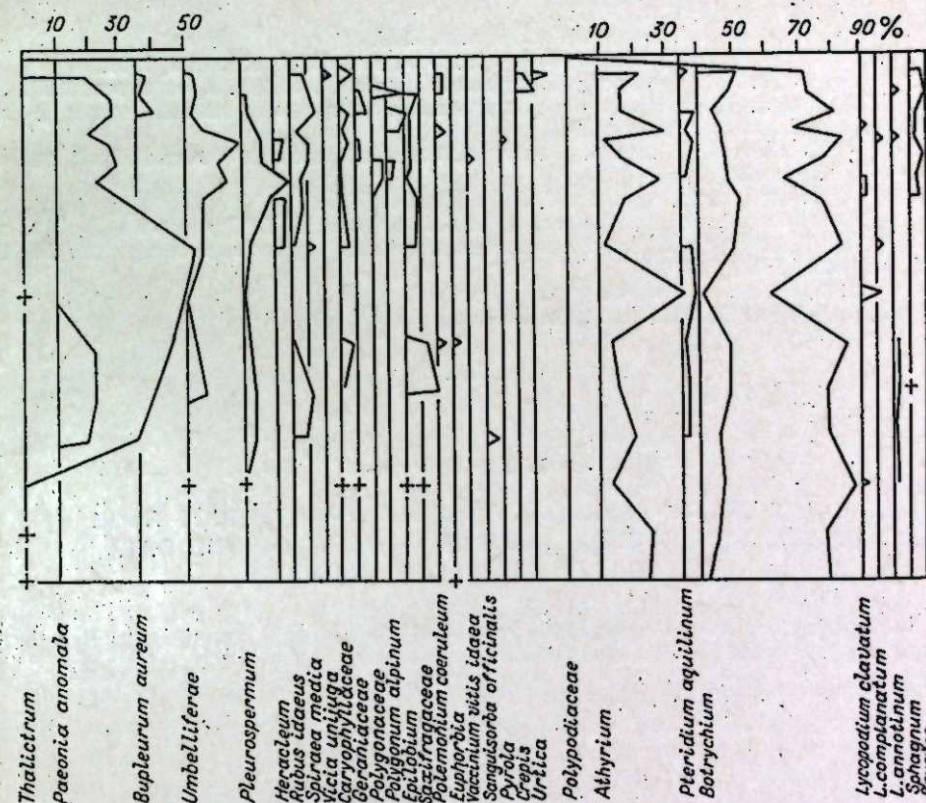
Рис. 4. Спорво-пыльцевая диаграмма пихтарника высокоотравно-

Для разреза намечается следующая схема смен растительности:  
 I. Разреженный березняк разнотравно-папоротниковый.  
 II. Сосново-березовый папоротниково-злаково-разнотравный лес.  
 III. Березняк папоротниково-высокотравный.  
 IV. Сосново-березовый высокоотравно-злаковый лес с примесью пихты.  
 V. Пихтарник высокоотравно-злаковый с незначительным участием сосны.

В. Н. Сукачев [13] писал: «...Мы пока не можем дать глубоко обоснованную систему развития лесного покрова Земли и показать все последовательные этапы изменения биогеоценозов и движущие силы их». Мы также уверенно не можем сказать, сукцессионные или климатогенные изменения растительности происходили в данном случае. Но, на наш взгляд, основную роль все-таки играли изменения климата. На диаграммах хорошо прослеживаются случайные изменения, вызванные внешними факторами. Например, возникновение на месте пожара папоротниковых ассоциаций (см. рис. 3).

Приведенные результаты спорво-пыльцевого анализа дают представление о сменах типов леса, существовавших на месте современных пихтарников среднегорья заповедника. Видимо, все эти изменения происходили не за одно тысячелетие. Подобное предположение мы делаем на основании датировок абсолютного возраста для подзолистых почв, полученных рядом исследователей [14—16].

Сохраняется общее направление изменений растительности: лиственные леса заменяются светлохвойными, затем темнохвойными. Сравнивая между собой диаграммы всех трех разрезов, нетрудно увидеть их сходство. Несомненно, каждый тип пихтарника развивался по-свое-



короткопозжогового. Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

му, но для всех трех диаграмм характерно следующее чередование смен растительности:

- I. Разреженные березняки (возможно, березовая лесостепь). Климат теплый, сухой.
- II. Березняки папоротниково-разнотравные с темнохвойными и примесью сосны. Климат теплый, влажнее.
- III. Темнохвойная тайга, папоротниковая или разнотравная. Климат влажный, теплый, слабо континентальный.
- IV. Березово-сосновые разнотравные леса. Климат довольно влажный, прохладный.
- V. Пихтарники злаково-разнотравные. Климат теплее, довольно влажный.

Институт леса и древесины  
 СО АН СССР,  
 Красноярск

Поступила в редакцию  
 20/IV 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Н. А. Березина. Некоторые факторы, определяющие формирование спорво-пыльцевого спектра, и использование спорво-пыльцевого анализа при геоботанических исследованиях. Автореф. канд. дисс. М., Моск. гос. ун-т, 1969.
2. Е. Д. Заклинская. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, 1951, вып. 127, серия геологич., № 48.
3. В. Д. Нащокин, Л. Н. Савина. В сб.: Вопросы лесоведения, т. 1. Красноярск, 1970.
4. А. Н. Сладков. Введение в спорво-пыльцевой анализ. М., «Наука», 1967.
5. Erdtman. An introduction to pollen analysis. Waltham, Mass., 1943.
6. Iversen. Pollenanalytischen Nachweis des Relictencharacters eines jüdischen Linden — Mischwaldes. Veröff. Geobot. Inst. Rüb., 1958, 33.



7. Vasari. Ann. Bot. Fenn., 1965, 2.
8. В. П. Гричук. В кн.: Голоцен. М., «Наука», 1969.
9. В. В. Козлов. Тр. Гос. заповедника «Столбы», вып. II. Красноярск, 1958.
10. Т. Н. Буторина. Тр. Гос. заповедника «Столбы», вып. III. Красноярск, 1961.
11. В. П. Гричук, Е. Д. Заклинская. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеогеографии, 1948.
12. А. И. Толмачев. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.
13. В. Н. Сукачев. Избр. труды. т. I. Л., «Наука», 1972.
14. П. А. Канлиш, О. Б. Парушиц, А. И. Шлюков, И. В. Гракова, В. З. Хайт, Е. В. Федоров. Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода. № 39. М., «Наука», 1972.
15. Г. В. Шарпенсил. Почвоведение, 1971, № 1.
16. Welten. Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich, 1958, Hf. 33.

V. G. Koltsova

#### HISTORY OF FIR FORESTS OF MIDDLE MOUNTAINOUS ZONE OF THE STATE FOREST RESERVE "STOLBY" ON THE DATA OF SOIL SPORE-POLLEN ANALYSIS

The usage of spore-pollen analysis method of modern soils permitted to find both general direction of vegetation change and also concrete change of forest types.

УДК 581.55+581.526

Л. А. ИГНАТЬЕВА

#### УЧЕТ МАССЫ ТРАВЯНОГО ЯРУСА ЕЛОВО-КЕДРОВО-ПИХТОВОГО И БЕРЕЗОВОГО ЛЕСА В ЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Сообщаются результаты учета массы травяного яруса двух лесных ценозов в наиболее дренированных местообитаниях южной тайги Западной Сибири. Приводятся данные о надземной и подземной массе, обсуждаются вопросы методики.

Длительное время при изучении продуктивности лесов ограничивались только древесным ярусом. В обзоре подобных работ на 1965 г. Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич [1] отмечали недостаточную изученность остальных компонентов лесных фитоценозов, в частности живого напочвенного покрова. Международная Биологическая Программа показала необходимость и вызвала к жизни подобные исследования.

Настоящая статья написана по материалам работ, выполненных по МБП в 1968—1970 гг. на южнотажном Западно-Сибирском стационаре (дер. Плотниково, Томской обл.). В ней представлены сведения о количественном учете массы травяного яруса двух наиболее продуктивных типов леса.

Объекты исследования — участки елово-кедрово-пихтового мелко-травно-осочково-зеленомошного (уч. 1) и его производного березового осочково-снытевого (уч. 2) лесов. Участок 1 расположен на приречном увале р. Карагайчик (приток р. Иксы). В районе исследований это наиболее дренированные местообитания. Микрорельеф выражен слабо, нанорельеф развит в такой степени, как это характерно для темнохвойных лесов, значительно слабее, чем на участке кедрового леса [2].

Почва дерново-сильнопodzolistая, со вторым гумусовым горизонтом, суглинистая.

В составе древостоя \* пихта — *Abies sibirica*, кедр — *Pinus sibirica*, ель — *Picea obovata* с примесью березы пушистой — *Betula pubescens* и осины — *Populus tremula*. Таксационные показатели древостоя сильно варьируют. Состав — 4П4К1Е1БедОс (по сумме площадей сечений); средний возраст: кедр 220 лет, пихты 160 лет, ели 150 лет; средняя высота древостоя 27 м, средний диаметр 30 см, полнота 0,7. В подросте ель, пихта, кедр, береза, по площади он распределен неравномерно. Всего подроста 8 тыс. шт/га, из них 80% пихты.

Подлесок (сомкнутость полога менее 0,1) составлен более чем 10 видами. Наиболее обильны рябина — *Sorbus sibirica*, черемуха — *Rododendron racemosum*, смородина черная — *Ribes nigrum*.

Хорошо развит травяно-моховой покров, неоднородный по горизонтальной структуре (мозаичный). Наиболее четко выделяются три микроценоза (микроассоциации, микрофитоценоза): зеленомошный, мелко-травно-осочковый и папоротниковый. Каждый микроценоз составляют 20—25 видов трав. В составе травяного яруса всего исследуемого фитоценоза более 50 видов трав. В зеленомошном микроценозе доминируют мхи: *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi* и др. Покровность 100%. Из трав здесь наиболее обильны *Oxalis acetosella*, *Impatiens noli-tangere*, *Circaea alpina*, *Linnaea borealis* и др.

В мелко-травно-осочковой микроассоциации, занимающей наиболее повышенные местообитания, доминируют *Carex macroura* и *Calamagrostis obtusata*, сопутствуют им *Aegopodium podagraria*, *Aconitum excelsum*, группа видов таежного мелкотравья: *Oxalis acetosella*, *Stellaria bungeana*, *Majanthemum bifolium*, *Circaea alpina* и др. Моховой покров развит слабее, покровность до 30%, виды — общие с предыдущим микроценозом.

Папоротниковая микроассоциация чаще приурочена к местам скопления валежа, участкам, обогащенным органикой. Доминируют обычно *Dryopteris spinulosa*, *Athyrium filix-femina*, сопутствуют *Cinna latifolia*, *Urtica dioica*, *Aconitum excelsum* и др. Мхи встречаются в небольшом количестве, приурочены к микропонижениям: *Mnium cuspidatum*, *Helodium blandowii*.

Участок березового осочково-снытевого леса (уч. 2) расположен на приречном увале р. Яря (приток р. Иксы). Почва его дерново-сильнопodzolistая со вторым гумусовым горизонтом, суглинистая.

Древесный ярус состоит из березы пушистой с небольшой примесью осины, ели, кедр и ивы — *Salix caprea*. Состав (по сумме площадей сечения) — 9Б1Ос+Е,КедП. Средний возраст 50—60 лет, но встречаются деревья старшего поколения — более 80—90 лет и в возрасте 30—40 лет. Средний диаметр древостоя 21 см, средняя высота 21 м, полнота 0,8. В пологе кустарников (сомкнутость около 0,4) преобладает *Caragana arborescens*, с меньшим обилием встречаются черемуха, рябина, шиповник — *Rosa acicularis*, смородина черная и красная — *Ribes nigrum* и *R. hispidulum*.

Травяной ярус хорошо развит, сложной горизонтальной структуры. Выделяются микроассоциации осочковой, снытевой и крупнотравной. Первая сходна с одноименной микроассоциацией темнохвойного леса, также занимает наиболее сухие повышенные местообитания. *Carex macroura*, однако, здесь сильнее развита, образует местами сплошную дернину, сопутствуют ей *Aegopodium podagraria*, *Rubus saxatilis*. Таежное мелкотравье на этом участке сохраняется только под пологом деревьев темнохвойных пород. Снытевая микрогруппировка занимает

\* Характеристика древесного яруса приводится по материалам Л. А. Храмова [3].



наибольшую площадь, доминируют *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis obtusata*, обильны *Pulmonaria mollissima*, *Lathyrus vernus* и др. В местах наиболее увлажненных господствуют луговоелесные виды: *Aconitum excelsum*, *Thalictrum minus*, *Filipendula ulmaria*, *Cacalia hastata*, местами *Calamagrostis langsdorffii*.

Учет надземной массы травяного яруса проводился методом «максимального» укоса. В 1968 г. были использованы метровые площадки, учет проведен в период наибольшего развития травостоя — в конце первой декады июля. В 1970 г. площадки были уменьшены до 0,25 м<sup>2</sup>. Учет проводился три раза в сезон — в середине июня, июля и августа. Учетные площадки размещались регулярным способом по заранее заложенной на участке трансекте в форме Z [4]. Для ограничения учетной площадки были использованы жесткие деревянные квадратные шаблоны (рамки). Растения срезали на уровне почвы по видам, подсчитывали число их побегов. Одновременно за пределами учетных площадок в боксы брали навески растений для определения их влажности. Взвешивание высушенных до постоянного веса образцов растений проводили на весах ВЛТ-1. В табл. 1 приведены результаты статистической обработки данных по учету надземной массы травяного яруса. Повторность укосов 30-кратная, а на участке березового леса в 1970 г. в августе и июле — 50-кратная.

Более высокая точность учета получена на участке березового леса — 7,3—10,4%; на участке темнохвойного леса она равна 10,1—17,1%. Вопреки предположению, варьирование данных оказалось большим на участке темнохвойного леса, несмотря на меньшие абсолютные величины. Объяснить это можно тем, что на участке и в сходных фитоценозах этой ассоциации встречаются места с мертвым или сплошным моховым покровом, где масса трав достигает минимальных величин, и куртины *Carex macroura* или заросли папоротников (*Dryopteris spinulosa*, *Athyrium filix femina*), масса которых значительна. Кроме того, по площади всего участка рассеяны единичные побеги крупнотравья: *Aconitum excelsum*, *Crepis sibirica* и др. Большое варьирование данных учета и результаты статистической обработки наглядно иллюстрируют большую неоднородность исследуемого материала. Пестрота вызвана в большей мере фитоценозическими причинами, нежели экологическими, хотя и экологическая среда здесь довольно разнородна.

Таким образом, в фитоценозах елово-кедрово-пихтового мелкотравно-осочково-зеленомошного и его производного осочково-снытевого березового леса южной тайги для учета массы надземной части травяного яруса с  $p=10-15\%$  необходимо закладывать 30 учетных площадок размером 0,25 м<sup>2</sup>. Мы присоединяемся к мнению В. А. Розенберга и др. [5] о том, что для подобных работ по учету массы живого напочвенного покрова в настоящее время допустима  $p=10-15\%$ .

Максимальная масса (продуктивность) надземной части травяного яруса елово-кедрово-пихтового леса составляла 6,2 ц/га в 1968 г. и 5,5 ц/га в 1970 г. В березовом лесу эти цифры соответственно равны 10,8 и 14,0 ц/га, т. е. максимальная продуктивность надземной части травяного яруса в березовом лесу более чем в два раза превышает ее величину в темнохвойном лесу. Полученные данные доказывают, что в южнотаежных лесах имеет место разногодичная динамика продуктивности травяного яруса, т. е. его масса изменяется в зависимости от погодных условий каждого года. В производных лесах она ярче выражена в силу меньшей эдификаторной роли лиственных пород. Каждой из изученных ассоциаций свойствен свой характер разногодичной динамики массы. Если в березовом лесу большое количество осадков в начале сезона (июнь) 1970 г. вызвало увеличение массы травяного яруса, то в елово-кедрово-пихтовом лесу, напротив, условия для разви-

Таблица 1

Результаты статистической обработки данных о надземной массе травяного яруса елово-кедрово-пихтового и березового лесов (в г сухого вещества)

Номер участка	Год исследования	Время учета	Размер учетных площадок, м <sup>2</sup>	Кол-во площадок	$x_{\min} - x_{\max}$	$\bar{x}$	$\sigma$	$V$	$m$	$p$	$n$ при $p=10\%$
1	1968	Июль	1,0	30	9,6—293,0	62,2	48,9	78,6	8,8	14,1	62,2
	1970	Июль	0,25	30	1,0—33,0	8,2	7,5	91,4	1,4	17,1	93,8
	1970	Июль	0,25	30	3,0—41,5	13,6	7,8	57,3	1,4	10,3	31,8
2	1968	Август	1,0	30	3,6—33,4	13,8	7,5	54,3	1,4	10,1	28,1
	1970	Июль	0,25	30	38,2—361,2	108,3	62,2	57,4	11,3	10,4	33,2
	1970	Июль	0,25	33	9,4—43,5	22,0	9,2	41,8	1,6	7,3	17,6
	1970	Июль	0,25	50	8,1—104,9	34,9	18,4	52,7	2,6	7,4	27,7
	1970	Август	0,25	50	11,3—101,6	31,2	16,0	51,3	2,3	7,4	26,7

Таблица 2

Результаты статистической обработки данных о надземной массе травяного яруса различных микроассоциаций елово-кедрово-пихтового и березового лесов (г/м<sup>2</sup> сухого вещества)

Микроассоциация	№ участка	Количество площадок	$x_{\min} - x_{\max}$	$\bar{x}$	$\sigma$	$V$	$m$	$p$	$n$ при $p=10\%$
Зеленомошная	1	5	20,0—58,6	37,3	15,5	41,6	6,9	18,5	17,5
	1	5	21,0—95,8	70,4	29,9	42,5	13,5	19,2	18,2
Папоротниковая	1	4	51,6—87,7	67,3	15,4	22,9	9,0	13,4	5,3
	2	5	38,3—141,0	81,7	41,1	50,3	18,4	22,5	25,2
Осочковая	2	6	46,3—102,2	79,1	23,0	29,1	10,4	13,1	8,5
	2	5	73,3—180,1	107,6	46,5	43,2	20,8	19,3	18,6



тия синузнии трав из-за этого сложились неблагоприятные, лучшие условия для развития получила синузния мхов.

Сезонное изменение массы надземной части травяного яруса различно в коренной и производной ассоциациях. В 1970 г. в темнохвойном лесу величины массы были следующими: июнь — 3,3 ц/га, июль — 5,4, август — 5,5 ц/га, в березовом лесу соответственно 8,8; 14,0; 12,5 ц/га. На участке березового леса масса надземной части травостоя явно уменьшилась к концу сезона вегетации, в темнохвойном лесу рост ее продолжался до середины августа.

Поскольку травяной ярус исследуемых ценозов мозаичен, нами была предпринята попытка учета надземной массы травяного яруса в пределах каждого из выделенных микроценозов. Полученные результаты представлены в табл. 2. Несмотря на недостаточную точность полученных данных ( $p=8,0-20,0\%$ , в одном случае 25,2%), можно сделать следующее заключение. В порядке увеличения массы надземной части травяного яруса микрогруппировки темнохвойного леса располагаются в следующем порядке: зеленомошная — 3,7 ц/га, осочковая — 6,7, папоротниковая — 7,0 ц/га. В березовом лесу наименее продуктивна снытевая микрогруппировка — 7,9 ц/га, затем идут осочковая — 8,2 ц/га и крупнотравная — 10,8 ц/га. Для определения надземной массы травяного яруса с  $p=10\%$  необходимо закладывать в каждой микрогруппировке по 10—20 учетных площадок размером 1 м<sup>2</sup> и, очевидно, не меньшее количество более мелких площадок. Сами по себе эти визуально выделяемые единицы горизонтальной структуры темнохвойных лесов южной тайги Западной Сибири и их производных очень неоднородны. Учет в пределах микроценоза не дает экономии ни времени, ни труда, в сравнении с учетом в пределах фитоценоза. Кроме того, работа затрудняется тем, что микроценозы часто неясно выражены, имеется много переходных участков. Таким образом, учет усложняется расположением профилей, определением соотношения площадей различных микрогруппировок. И, наконец, нет еще единого мнения по поводу понимания и наименования единиц горизонтальной структуры фитоценозов, нет достаточно объективных методов их выделения [6—8]. В настоящее время целесообразно накапливать сведения о массе кустарничкового и травяного ярусов на уровне ценозов ассоциаций, участков типа леса. Количественная же характеристика массы структурных единиц различных рангов ценозов — дальнейший этап исследований, для которых сейчас необходимы методические разработки в таком плане, в каком ведут работу Т. С. Кузнецова [9, 10] и др.

Для учета массы корней травяного яруса нами был использован метод монолитов. Ямы для выемки монолитов располагали по трансекте регулярным способом. Монолиты размером 25×10 см вырезали с помощью ножа и стального шаблона с заостренными нижними краями по горизонтам: слой подстилки мощностью 8—20 см до уровня минерального грунта (граница прослеживается четко), минеральный грунт слоями по 10 см до глубины 50 см. Каждый монолит минерального грунта замачивали в отдельном ведре на сутки, после чего отмывали на ситах с ячейками 3 и 0,25 мм в проточной воде.

Этот метод, рекомендованный методиками по изучению продуктивности [11, 12], оправдывает себя при работе на лугу, в степи, в некоторых типах леса. В условиях же хвойных и лиственных южнотаежных лесов он не может дать точные результаты, так как подстилка и верхние горизонты почвы насыщены толстыми мертвыми и живыми корнями деревьев и кустарников, затрудняющими выемку монолитов и нарушающими их целостность.

До сих пор остается открытым вопрос о методике разделения корней на живые и мертвые. Подстилку мы разбирали без отмывки, сразу же после выемки монолита, в состоянии ее естественной влажно-

сти. Сначала выбирали крупные корни. Оставшуюся смесь мелких корней и полуразложившихся мхов, хвон, шишек, древесины и прочих растительных остатков взвешивали, тщательно перемешивали и из нее для определения массы мелких корней брали навески, разбиравшиеся под лупой. Отмытые образцы разбирали тотчас же после отмывки в сыром состоянии. От пересыхания неразобранные корни предохраняли полиэтиленовые мешочки. На наш взгляд, нельзя точно определить визуально соотношение живых и мертвых корней лесных трав в высушенных образцах в камеральный период. На каждом участке монолиты брали в 10-кратной повторности. Результаты статистической обработки данных представлены в табл. 3. Допущенная нами ошибка при

Таблица 3

Результаты статистической обработки данных о подземной массе травяного яруса елово-кедрово-пихтового и березового лесов (в г сухого вещества)

№ участка	Состояние корней	Размер монолитов, см	Колич. монолитов	$\bar{x}$	$\sigma$	$V$	$m$	$p$	$n$ при $p=10\%$
1	Общая масса	25×10×10	10	15,4	5,8	37,0	1,9	12,3	14,1
2	»	25×10×10	9	20,6	9,5	46,1	3,4	16,5	20,5
1	Живые	25×10×10	7	8,4	4,0	47,6	1,6	19,0	25,0
2	»	25×10×10	9	14,2	7,0	49,3	2,5	17,6	25,0

учете корней находится в пределах допустимой. Однако для получения более точных результатов ( $p=10\%$ ) методом монолитов такого же размера необходимо в сходных фитоценозах брать 20 повторностей для учета общей массы корней и 25 для учета массы живых корней. Работа эта очень трудоемкая, поэтому необходимы поиски иных методов.

Масса корней трав в темнохвойном лесу равна 61,6 ц/га, в березовом — 82,4, из них в живом состоянии учтено в темнохвойном лесу — 33,6, в березовом — 56,8 ц/га.

На основании полученных данных можно сделать вывод о том, что масса корней в темнохвойном и березовом лесу распределена по почвенной толще неравномерно. В темнохвойном лесу распределение корней (в среднем) следующее:  $A_0$  — 33,1%, 0—10 — 27,9; 10—20 — 19,5; 20—30 — 12,2; 30—40 — 4,4; 40—50 — 2,9%. В березовом оно несколько иное:  $A_0$  — 61,2%; 0—10 — 19,6; 10—20 — 8,3; 20—30 — 4,3; 30—40 — 3,4; 40—50 — 3,2%.

В березовом лесу основная масса корней (80,8%) сосредоточена в верхних горизонтах почвы ( $A_0$  и 0—10 см), в темнохвойном в этих же горизонтах находится 61,0% корней. Обусловлено это прежде всего составом доминирующих видов. В березовом лесу преобладают по массе корней дерновинные растения: *Carex macroura* и *Calamagrostis obtusata*, в темнохвойном — мхи и тасжное мелкотравье.

Соотношение живых и мертвых корней характеризуют табл. 4 и 5. Во время учета более 70% корней травяного яруса березового леса находилось в живом состоянии. В темнохвойном лесу соотношение живых и мертвых корней примерно одинаковое. Несмотря на то, что в условиях южной тайги он занимает самые дренированные местообитания, процессы разложения органического вещества здесь замедлены, в сравнении с березовым лесом.

Большая часть живых корней (в темнохвойном лесу 30%, в березовом 50%) разобрана по видам. В темнохвойном лесу преобладают корни таежного мелкотравья (*Stellaria bungeana*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Trifolium europaea*) — 11,4%. Значительно



Таблица 4

Распределение массы живых корней по горизонтам почвы елово-кедрово-пихтового леса (уч. 1, в % от массы всех корней)

Горизонт почвы	Номера монолитов								среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	
$A_0$	24,4	9,0	23,0	32,8	54,4	56,3	14,0	8,6	27,8
0—10	0,7	37,7	23,7	16,1	7,3	6,2	14,8	20,4	15,9
10—20	0,7	9,9	0,6	10,8	6,1	14,5	10,8	—	6,7
20—30	—	—	—	0,5	—	3,0	—	—	0,4
30—40	—	—	—	—	—	1,2	—	—	0,1
40—50	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого...	25,8	56,6	47,3	60,2	67,8	87,2	39,6	29,0	50,9

Таблица 5

Распределение массы живых корней по горизонтам почвы березового леса (уч. 2, в % от массы всех корней)

Горизонт почвы	Номера монолитов									среднее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
$A_0$	40,0	68,0	57,6	37,9	54,6	63,7	12,8	48,9	45,4	47,6
0—10	0,9	9,7	9,0	9,2	23,4	11,2	13,5	31,1	27,6	15,1
10—20	—	4,4	1,6	6,2	0,5	4,3	6,0	5,6	13,6	4,7
20—30	—	1,3	—	1,1	1,7	2,4	9,5	—	1,0	1,9
30—40	—	—	—	—	—	0,6	5,6	4,1	1,5	1,3
40—50	—	—	—	—	—	1,2	2,6	—	0,8	0,5
Итого...	40,9	83,4	68,2	54,4	80,2	83,4	50,0	89,7	89,9	71,1

также участие *Calamagrostis obtusata* — 9,6%. Далее в порядке убывания идут *Athyrium filix femina* — 5,6%, *Equisetum (silvaticum, pratense)* — 1,9, *Carex macroura* — 1,5%. В березовом лесу преобладают корни *Carex macroura* — 21,5%. На втором месте *Calamagrostis obtusata* — 9,4%, далее в порядке убывания идут *Equisetum (silvaticum, pratense)* — 5,3%, *Aegopodium podagraria* — 5,3; *Pulmonaria mollissima* — 3,9%; группа таежного мелкотравья — 1,9; группа бетулярного комплекса *Galium boreale*, *Angelica silvestris*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum excelsum*, *Lathyrus vernus* — 2,7%.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Масса травяного яруса елово-кедрово-пихтового мелкотравно-осочково-зеленомошного леса равна 3,94 т/га, производного березового осочково-снытевого леса — 6,92 т/га.

Соотношение надземной и подземной массы (только по массе живых корней) соответственно равно 1:5,8 и 1:4,6.

Полученные данные подтверждают сделанные нами ранее [2] выводы о том, что в подзоне южной тайги Западной Сибири при смене темнохвойных лесов лиственными прогрессирует процесс задержания.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/IV 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. Л. Е. Родиной, Н. И. Базилевич. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л., «Наука», 1965, с. 253.
2. Л. А. Игнат'ева. Бот. ж., 1973, 58, № 5, с. 671.
3. А. А. Храмов. В сб.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1971, с. 191.
4. В. И. Василевич. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука», 1969, с. 230.
5. В. А. Розенберг и др. В сб.: Лесоводственные исследования на Дальнем Востоке, Владивосток, 1970, с. 71.
6. Г. Д. Дымина. Уч. зап. Дальневосточного ун-та, 1969, 25, с. 153.
7. В. В. Мазинг. Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности. Автореферат. Тарту, 1969.
8. П. Д. Ярошенко. Уч. зап. Владимирского гос. пед. ин-та, «Ботаника», 1971, вып. 2, с. 3.
9. Т. С. Кузнецова. В сб.: Типы лесов Сибири. вып. 2. Красноярск, 1969, с. 25.
10. Т. С. Кузнецова. В сб.: Применение количественных методов при изучении структуры фитоценозов. М., «Наука», 1972, с. 68.
11. М. С. Шалыт. В кн.: Полевая геоботаника, 2. М.—Л., 1960, с. 369.
12. Л. Е. Родиной и др. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., «Наука», 1968, с. 142.

L. A. Ignat'eva

BIOMASS ESTIMATION OF THE GRASS STOREY  
OF SPRUCE-CEDAR-FIR AND BIRCH FORESTS  
IN SOUTHERN TAIGA ZONE OF THE WESTERN SIBERIA

The paper deals with the results of estimation of the grass storey in two forest ce-noses in the most drained sites of the southern taiga zone of the Western Siberia. The data on above and underground biomass are applied, the methodical problems are being discussed.

УДК 595.773.4+591.69

Б. К. ПЕТРОВА

ФАУНА СИНАНТРОПНЫХ КАЛЛИФОРИД  
(DIPTERA, GALLIPHORIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Фауна синантропных каллифорид Дальнего Востока формируется преимущественно за счет широко распространенных бореальных элементов; кроме того, включает циркумполярные и арктоальпийские формы, виды палеарктического, берингийского и тропического происхождения. Всего насчитывается 23 вида.

Синантропные каллифориды в нашей стране наиболее полно изучены в европейской части и Средней Азии. В Сибири исследования начаты сравнительно недавно [1—3]. На большей части территории Дальнего Востока каллифориды специально никем не изучались. Однако собран значительный материал приезжавшими сюда энтомологами: К. Б. Городковым, К. Я. Груниным, Н. П. Гомоюновой, Н. Г. Колонийцем, М. Н. Сухой, В. И. Сычевской и др. В настоящее время детальные исследования проводятся на территории Приморского края, частично в Амурской и Магаданской областях.



Результаты этих исследований [4—6] показывают, что состав синантропных каллифорид Дальнего Востока своеобразен. Это объясняется, видимо, географическим положением региона, имеющего древние связи с североамериканским материком, с одной стороны, Центральной и Юго-Восточной Азией — с другой. Своеобразие географического положения заключается в том, что регион находится в месте соприкосновения самого крупного, азиатского, материка с Ледовитым океаном на севере и Тихим — на востоке. В результате на его территории прослеживаются различные зоны — от арктических пустынь и тундр до смешанных широколиственных лесов и остепненных участков. Все это сказалось на формировании фауны региона. Так, на фауну Крайнего Севера накладывает отпечаток присутствие арктических форм. В центральной части она формируется преимущественно за счет широко распространенных бореальных видов. Для юга характерны палеарктические элементы, а также виды тропического происхождения. И, наконец, имеется вид, приуроченный к Тихоокеанскому побережью. Всего насчитывается 23 вида. В таблице приведен их перечень с указанием географического распространения; при этом кроме личных наблюдений были использованы литературные источники [7—16]. В список не включены *Lucilia bazini* Seguy, известная по единичным находкам с крайнего юга Приморья (10 у оз. Хасан по сборам Л. В. Зиминной и 20 и 10 с Голубиног утеса в сборах Г. Ш. Лафера), и виды родов *Melinda*, *Paradichos* и *Stomorphina* (некоторые из них значатся в японских списках видов, имеющих медицинское значение), обнаруженные нами, но не достаточно изученные. Виды рода *Protocaliphora*, упоминавшиеся нами ранее, как показали дальнейшие исследования, на Дальнем Востоке не являются синантропами.

По зоогеографическому принципу дальневосточные каллифориды подразделяются на несколько групп.

I. Виды, обитающие на территории нескольких зоогеографических областей (№ 2, 14, 16, 19, 20). Среди них *Lucilia sericata* является космополитом, остальные встречаются в Палеарктике и в Австралийской области. Кроме того, *Calliphora vicina* распространена в Неотропической области, а виды рода *Chrysomya* — в Эфиопской и Ориентальной областях. Последние относятся к теплолюбивым видам тропического происхождения. На территории Дальнего Востока они встречаются локально в южных частях Амурской области и Хабаровского края, а *Chr. megacephala* и в Приморье. Остальные виды обитают на всей территории региона, исключая лишь районы Заполярья. Из них *C. vicina* относительно холодолюбивая, а два другие вида теплолюбивые. *Lucilia ampulacea* встречается преимущественно в лесной зоне, остальные виды можно отнести к полизональным.

II. Голарктические виды (№ 3, 6, 11, 12, 13, 17, 21, 22, 23). Среди этой группы *Boreellus atriceps* и *Lucilia fuscipalpis* относятся к холодолюбивым видам. Из них первый распространен в Арктике и Субарктике, преимущественно в зоне тундры, второй встречается циркумполярно в высоких широтах. *Lucilia illustris*, *Calliphora vomitoria* и *Cynomya mortuorum* обычны как в тундровой зоне, так и в лесных и остепненных ландшафтах, причем *C. vomitoria*, на большей части ареала численно уступающая другим каллифорам, на севере Дальнего Востока является доминирующим видом. *Calliphora terraenovae*, по видимому, берингийского происхождения; в СССР встречается преимущественно на Тихоокеанском побережье. *Pollenia rudis* и *Phormia regina* тяготеют к лесным ландшафтам.

III. Палеарктические виды. Эта группа, включающая 8 видов, объединяет формы, широко распространенные по всей Палеарк-

Видовой состав и географическое распространение мясных мух (*Calliphoridae*) Дальнего Востока

№	Виды мух	СССР	За рубежом
1	2	3	4
1	<i>Calliphora lata</i> Coq.	Юг Дальнего Востока (Амурская обл., Приморье), о. Сахалин	Япония, Маньчжурия, Корея
2	<i>C. vicina</i> R.—D.	Вся территория, исключая Крайний Север	Зап. Европа, Сев. Америка, Австралия, Новая Зеландия
3	<i>C. vomitoria</i> L.	Вся территория, включая и Крайний Север	Зап. Европа, Сев. Америка, Япония, Сев. Китай
4	<i>C. uralensis</i> Vill.	Вся территория, включая Крайний Север, преимущественно в западных районах	Зап. Европа, Гренландия, Япония
5	<i>C. loewi</i> Enderlein	Сев., сев.-зап. европ. части СССР, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток	Зап. Европа
6	<i>C. terraenovae</i> Mcq.	Северо-восток, восточная часть Дальнего Востока	Сев. Америка
7	<i>Triceratopyga caliphoroides</i> Rohd.	Вост. Сибирь, Дальний Восток	Китай, Корея, Япония, Монголия
8	<i>Aldrichina grahami</i> Aldr.	Юг Дальнего Востока (Амурская обл., Приморье)	Япония, Китай, Индия, Пакистан, занесена в Калифорнию
9	<i>Abonesia genarum</i> Ztt.	Север, включая высокие широты, Зап. Саян	Север Зап. Европы, Альпы
10	<i>Acrophaga subalpina</i> Ringd.	Север, сев.-зап., зап., центр, вост. европ. части СССР, Сибирь, Дальний Восток	Зап. Европа
11	<i>Cynomya mortuorum</i>	Повсеместно, включая Заполярье	Зап. Европа, Сев. Америка, Гренландия
12	<i>Lucilia fuscipalpis</i> Ztt.	Кольский п-в, о. Вайгач, Гаймыр, север Дальнего Востока, Саяны	Север Зап. Европы
13	<i>L. illustris</i> Mg.	Повсеместно, включая Заполярье	Зап. Европа, Сев. Америка, Япония, Китай
14	<i>L. sericata</i> Mg.	Всесветно	
15	<i>L. caesar</i> L.	Повсеместно, кроме Севера	Зап. Европа
16	<i>L. ampulacea</i> Vill.	В европ. части редок, на востоке обычен	Зап. Европа, Япония, Китай, Австралия
17	<i>Pollenia rudis</i> F.		Голарктика
18	<i>P. pectinata</i> Grun.	Восток европ. части СССР, Тобольск, Минусинск, Иркутская обл., Забайкалье, юг Дальнего Востока	Монголия
19	<i>Chrysomya albiceps</i> Wd.	Крым, Азербайджан, Грузия, Средняя Азия, Амурская обл., Хабаровский край	Южная Европа, Африка, Азия, Австралия
20	<i>Chr. megacephala</i> F.	Юг Дальнего Востока (Амурская обл., юг Хабаровского края, Приморье)	Индия, Китай



1	2	3	4
21	<i>Boreellus atriceps</i> Ztt.	Циркумпольно, частично в Арктике и Субарктике	
22	<i>Protophormia terraenovae</i> R.—D.	Повсеместно	Зап. Европа, Корея, Япония, Китай, Сев. Америка
23	<i>Phormia regina</i> Mg.	Повсеместно, кроме севера	Зап. Европа, Америка (кроме севера)

тике (транспалеарктические), наиболее обычные на территории Восточной Сибири и Дальнего Востока (ангарские, или восточносибирские) и обитающие преимущественно на юге Дальнего Востока, п-ве Корея, в Китае и Японии (палеархеарктические).

К транспалеарктическим видам относятся № 4, 5, 9, 10, 15. Из них *Abonesia genarum* и *Acrophaga subalpina* — холодолюбивые арктоальпийские формы; в пределах Дальнего Востока они приурочены к Северу. *Calliphora uralensis* и *C. loewi* также относительно холодолюбивые, обитают в лесотундре и таежной лесной зоне; на Дальнем Востоке встречаются реже других представителей этого рода.

Эвритермная *Lucilia caesar*, напротив, один из многочисленных видов синантропных каллифорид региона, встречается повсюду, кроме районов Заполарья.

К ангарским, или восточносибирским, видам относятся *Triceratopyga calliphoroides* и *Pollenia pectinata*. Первый, относительно холодолюбивый вид, на Дальнем Востоке встречается повсюду — от арктических тундр до зоны смешанных широколиственных лесов. Второй вид в этот комплекс отнесен условно (из-за отсутствия подробных данных о местах встречаемости), но, судя по имеющимся находкам, его происхождение можно предположительно отнести к территории Восточной Сибири, откуда впоследствии произошло его расселение. На Дальнем Востоке это обычный лесной вид.

На крайнем юге региона доминирующим видом является палеархеарктический вид *Calliphora lata*. Мухи встречаются в Приморье во всех населенных пунктах и окрестностях на протяжении вегетационного периода, на юге Амурской области и Хабаровского края, но там они менее обильны. Единичные экземпляры, известные из окрестностей г. Магадана (материалы ЗИН АН СССР), вероятно, свидетельствуют о случайном их завозе.

IV. Ориентальные виды. Сюда отнесена *Aldrichina grahami*, распространенная преимущественно в Ориентальной области. В Приморье эвритермная *Aldr. grahami* является одним из обычных видов мясных мух; в Амурской области вид относительно редок.

Анализ представленного материала позволяет сделать следующие выводы.

1. Состав синантропных каллифорид, насчитывающих 23 вида на территории Дальнего Востока, неоднороден.

2. Ядро фауны составляют довольно обычные и широко распространенные в Палеарктике и за ее пределами виды. Из них *Calliphora vomitoria* и *Lucilia ampulacea* именно на востоке азиатского материка достигают своего «расцвета».

3. Среди дальневосточных каллифорид имеются виды, ареалы которых не идут западнее Восточной Сибири или ограничены лишь крайним востоком Азиатского материка, преимущественно тихоокеанским побережьем (*Triceratopyga calliphoroides*, *Calliphora terraenovae*).

4. На Крайнем Севере кроме широко распространенных видов обитают циркумпольные и арктоальпийские виды (*Lucilia fuscipalpis*, *Boreellus atriceps* и др.).

5. Для юга Дальнего Востока характерны представители Палеархеарктической подобласти и виды тропического происхождения (*Calliphora lata*, *Aldrichina grahami*, *Chrysomya megacephala*, *Chr. albiceps*).

Биолого-почвенный институт  
ДВНЦ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
5/Х 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Г. А. Веселкин. Энтومол. обозр., 1966, 45, вып. 4.
2. В. И. Сычевская. В сб.: Фауна и экология насекомых Якутии. Якутск, 1972.
3. Ю. И. Чернов. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1961, № 3.
4. К. Я. Грунин. Энтومол. обозр., 1966, 40, вып. 4.
5. К. Я. Грунин. Энтومол. обозр., 1970, 49, вып. 2.
6. Б. К. Петрова. В сб.: Зоол. проблемы Сибири. Новосибирск, «Наука», 1972.
7. К. Я. Грунин. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Л., «Наука», 1970.
8. Ю. И. Чернов. Энтومол. обозр., 1965, 44, вып. 1.
9. А. А. Штакельберг. Синантропные двукрылые фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
10. M. T. James. U. S. Dept. Agric. Misc. Public. Washington. 1947, № 631.
11. R. Kano, T. Okazaki. Bull. Tokyo Med. and Dent. Univ., 1955, 2, № 2.
12. R. Kano, T. Okazaki, K. Utsumi, K. Nagi. Bull. Tokyo. Med. and Dent. Univ., 1959, 6, № 3.
13. R. Kano, S. Shinonaga. Calliphoridae (Insecta: Diptera). Fauna Japonica, Tokyo, 1968.
14. K. R. Norris. Ann. Rev. Ent., 1963, 10.
15. P. Nuorteva. Ann. Ent. Fenn., 1963, 29.
16. F. Zumpt. 64 i. Calliphoridae. Die Flieg. der Pal. Reg., Stuttgart, 1956.

В. К. Петрова

#### FAUNA OF SINANTHROPOUS CALLIPHORIDES OF THE FAR EAST (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)

The review of sinanthropous calliphorides is being given first. They are found from the Extreme North of the Far East to the south of the Primor'ye Territory. Besides widely spread boreal species they consist also of arctic and arctic-alpine ones, some of the species are tropical by nature. Four species are found in the USSR only within the limits of the territory under investigation. One species is found westward not farther than in the Eastern Siberia.



## ВИДОВОЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) БУРЯТИИ

В статье впервые приводится относительно полный список чернотелок Бурятии, включающий 23 вида. Излагаются оригинальные материалы по экологии и биологии наиболее массовых видов. Дается краткий зоогеографический анализ фауны.

В разные годы исследователями были проведены небольшие сборы фауны чернотелок в Бурятии. Ныне они хранятся в зоологических музеях Москвы и Ленинграда. Позднее собранные материалы вошли в работы ряда авторов [1—5 и др.].

Литературные материалы не дают достаточно полного представления о фауне *Tenebrionidae* Бурятии. Сведения о распространении отдельных видов не всегда конкретны, а иногда вызывают сомнения. Коллекции большинства исследователей не сохранились. Данные по экологии в большей части работ отсутствуют.

Между тем семейство чернотелок — одно из самых больших среди жуков. Его представители населяют как лесные, так и степные биотопы, широко распространенные в Бурятии. В связи со все возрастающим значением лесов байкальского бассейна важную роль приобретает изучение там всего комплекса дендрофильных насекомых, частью которого являются лесные чернотелки. Некоторые виды чернотелок наносят вред сельскохозяйственным растениям, пескоукрепительным насаждениям

Таблица 1

Видовой состав и распределение чернотелок Бурятии

Вид	Сухие каменные степи межгорных котловин	Хвойный лес	Смешанный лес
<i>Anatolica</i> sp. <sub>1</sub>	2		
<i>Anatolica</i> sp. <sub>2</sub>	2		
<i>Melaxumia angulosa</i> Gebl.	2		
<i>Scytosoma pygmaea</i> Gebl.	2		
<i>Blaps rugosa</i> Gebl.	2		
<i>B. reflexa</i> Gebl.	1		
<i>Platyscelis rugifrons</i> Germ.	3		
<i>Melanesthes faldermanni</i> Muls.	2		
<i>M. sibirica</i> Fald.	1		
<i>Crypticus quisquilius</i> Pk.	1		
<i>C. ovatulus</i> Rtt.	1		
<i>Bolitophagus reticulatus</i> L.			2
<i>Hypophloeus fraxini</i> Kug.		3	
<i>H. pini</i> Pz.		2	
<i>H. saturalis</i> Pk.		1	
<i>H. linearis</i> F.		2	
<i>Upis ceramoides</i> L.			2
<i>Bius thoracicus</i> F.		1	
Итого	11	5	2

Примечание. 1 — редкий, 2 — обычный, 3 — массовый.

и естественному травостою на выпасах.

Фактическую основу настоящей статьи составляют исследования, проведенные автором в Бурятии летом 1972—1973 гг. Стационарные наблюдения были приурочены к межгорной котловине в среднем течении р. Темник (пос. Таежный). Кроме того, сборы чернотелок проведены на экологическом профиле, пересекающем хр. Хамар-Дабан по автотрассе г. Бабушкин — пос. Таежный, а также в окрестностях следующих населенных пунктов: Улан-Удэ, пос. Гусино-Озеро, г. Гусиноозерск, пос. Новоселенгинск, пос. Мухоршибиль, г. Закаменск, пос. Торей, пос. Дырестуй, г. Кяхта. В результате обработки собранных материалов для Бурятии отмечено 18 видов чернотелок (табл. 1). Их экологический облик не однозначен.

Сухие каменистые степи межгорных котловин. В этой группе биотопов чернотелки — одни из самых многочисленных и заметных насекомых, определяющие в значительной степени облик энтомофауны таких районов. Здесь найдено 11 видов чернотелок. В отличие от дендрофильных чернотелок, которые в Бурятии встречаются практически во всех лесных районах, распространение степных чернотелок отличается значительной пестротой. Поэтому мы даем их повидовую характеристику.

*Anatolica* sp.<sub>1</sub>. Этот вид близок к *A. aucta* Fald. Найден в районе Улан-Удэ, в гусиноозерской котловине (Гусино-Озеро, Новоселенгинск) и в окр. Кяхты. Населяет участки опустыненных мелкозлаковых степей на каменисто-щебнистых супесчаных почвах и пятна развееваемых песков. В третьей декаде августа жуки попадались сравнительно часто. Имели коричневый мягкий хитин. В конце лета у этого вида наблюдается выплод нового поколения жуков, которые зимуют и ранней весной приступают к откладке яиц.

*Anatolica* sp.<sub>2</sub>. По характеру скульптуры надкрылий и особенно переднеспинки очень похож на *A. indulata* Gebl., хотя и отличается от него рядом признаков. Встречается на пятнах песчаной степи в долине среднего течения р. Темник (Таежный). Фенология близка к фенологии *Anatolica* sp.<sub>1</sub>.

*Melaxumia angulosa* Gebl. В Бурятии найден в окр. Таежного, Улан-Удэ, Гусиноозерска, Новоселенгинска, Дырестуя. Везде довольно многочислен. Чаще встречается на участках крупнозлаковых бедноразнотравных степей на каштановых почвах. Реже населяет опушки и редины сосняков, контактирующих со степью, а также участки полевцево-типчаковой степи (песчаные почвы) и каменисто-щебнистые опустыненные степи. Жуки встречаются примерно со второй половины июня до конца лета. В районе стационара впервые в сезоне они зарегистрированы 19 июня. Во второй декаде июля насекомые копулировали и откладывали яйца; при вскрытии самок отмечено много зрелых яиц. Зимуют личинки, весной продолжают развитие и, вероятно, в начале июня окукливаются.

*Scytosoma pygmaea* Gebl. В Бурятии найден в следующих пунктах: Таежный, Улан-Удэ, Гусино-Озеро, Гусиноозерск, Дырестуй, Кяхта. Живет на участках сухих степей на каменисто-щебнистых каштановых почвах. Фенология *S. pygmaea* в большой степени сходна с фенологией предыдущего вида.

*Blaps rugosa* Gebl. На территории Бурятии найден в тех же пунктах, что и *Scytosoma pygmaea*. По наблюдениям в районе пос. Таежный *B. rugosa* живет на южных крупнокаменистых склонах со спирейно-злаковой степью. В окр. Кяхты населяет преимущественно сухие караганниковые степи. Жуки прячутся под большие камни и в норы грызунов, там же развиваются личинки. Зимуют разновозрастные жуки и личинки.

*Blaps reflexa* Gebl. Найден в районе Дырестуя и окр. Кяхты вместе с жуками предыдущего вида.

*Platyscelis rugifrons* Germ. В Бурятии распространен довольно широко (Таежный, Улан-Удэ, Гусино-Озеро, Гусиноозерск, Новоселенгинск, Кяхта). Живет на крутых склонах приречных террас и южных склонах гор с различными вариантами сухих каменистых степей. По наблюдениям в Туве, где природные условия степных межгорных котловин во многом идентичны природе сухостепных районов Бурятии, генерация *P. rugifrons* одногодичная. Жуки и личинки встречаются в течение всего летнего периода. Зимуют взрослые насекомые и личинки. Весной жуки довольно многочисленны, а в середине лета встречаются значительно реже. К этому времени часть перезимовавших насе-



комых гибнет. В конце июля — начале августа в сборах жуков этого вида начинают попадаться экземпляры с мягким коричневым хитином. Это особи нового поколения. В конце лета и осенью численность жуков *P. rugifrons* вновь высокая.

*Melanesthes faldermanni* Muls. В Бурятии найден в гусиноозерской котловине и в окр. Кяхты. Населяет сухие полинно-злаковые степи (песчаные почвы). В первых числах августа среди жуков часто встречались особи с коричневым мягким хитином. В условиях Бурятии у этой чернотелки в конце июля начинается выплод нового поколения жуков. Зимуют, вероятно, взрослые насекомые и личинки.

*Melanesthes sibirica* Fald. Жуки собраны в окр. Кяхты. По нашим наблюдениям, биология этого вида весьма сходна с биологией *Melanesthes faldermanni*.

*Crypticus quisquilius* Pk. Найден только в районе стационара (пос. Таежный). Жуки встречались во второй половине июля на участке луговой степи.

*Crypticus ovalulus* Rtt. Один экземпляр пойман в долине среднего течения р. Темник на участке орошаемой степи.

Хвойный лес. Характеризуемой группе биотопов свойственны 5 видов чернотелок — исключительно подкорковые хищники. Они играют значительную роль в ограничении численности некоторых стволовых вредителей. Их значение в лесных биоценозах показано в табл. 2. Жуки и личинки чернотелок уничтожают яйца, личинки и куколки короедов и тем самым в значительной степени способствуют оздоровлению ослабленных древостоев. Самым многочисленным энтомофагом является *Hypophloeus fraxini*. К примеру, во второй половине августа на кедре в ходах *Ips sexdentatus* на 1 дм<sup>2</sup> подкоровой поверхности регистрировалось по 3—4 жука и 4—5 личинок старших возрастов этой чернотелки. Другие хищные чернотелки были менее многочисленными, а *Hypophloeus saturalis* и *Bius thoracicus* встречались единично.

Развитие этих чернотелок, как правило, завершается в течение одного летнего сезона. В условиях Бурятии выплод жуков в основном заканчивается в конце сентября. Зимуют жуки, а в районах с наиболее суровым климатом — и личинки. Зимовка жуков и личинок *Hypophloeus fraxini* нами зарегистрирована, в частности, в кедровниках осевой части хр. Хамар-Дабан.

Смешанный лес. Здесь живет только два вида чернотелок, играющих заметную роль в утилизации мертвой лесной органики. Чернотелка *Bolitophagus reticulatus*, по нашим наблюдениям, развивается в древесном сапрофитном грибе *Phellinus igniarius* f. *betulinus* Bond.

Таблица 2

Чернотелки-энтомофаги древостоев, заселенных короедами\*

Чернотелки	Частота встречаемости	Распределение по породам					Виды короедов, поедаемые чернотелками								
		сосна	лиственница	кедр	ель	пихта	<i>Ips sexdentatus</i> Boern.	<i>Ips subelongatus</i> Motsch.	<i>Ips typographus</i> L.	<i>Ips duplicatus</i> Schlb.	<i>Polygraphus polygraphus</i> L.	<i>Pityogenes furtivus</i> Egg.	<i>Pityogenes chalcographus</i> L.	<i>Pityogenes baicalicus</i> Egg.	
<i>Hypophloeus fraxini</i> Kug.	3	+	+	+	+		+	+	+						
<i>H. pini</i> Pz.	2	+	+	+	+		+	+	+						
<i>H. saturalis</i> Pk.	1	+	+	+	+		+	+	+						
<i>H. linearis</i> F.	2	+	+	+	+		+	+	+						
<i>Bius thoracicus</i> F.	1					+				+	+	+			

\* Условные обозначения см. в примечании к табл. 1.

Этот трутовый гриб поселяется на стволах и пнях берез, погибших около 5—6 лет назад, и в исключительно большой степени определяет их гниение. В Бурятии места обитания *Bolitophagus reticulatus* приурочены к низкополнотным осветленным участкам смешанного леса с присутствием в древостое березы. Генерация одногодичная. Другой вид — *Upis ceramboides* — развивается под корой гниющих берез, отмерших несколько лет назад. Генерация двухгодичная. Зимуют разновозрастные личинки. Массовое окрыление жуков в районе стационара отмечено в середине июля.

Судя по литературным данным, о чернотелках Бурятской АССР и смежных с ней районов Восточного Саяна, Предбайкалья и Монголии [6—9], а также по нашим сведениям о *Tenebrionidae* Тувы [10, 11], приведенный список чернотелок Бурятии необходимо дополнить пятью видами. Это *Gonocephalum reticulatum* Motsch., *Opatrum sabulosum* L., *Penthicus sequens* Rtt., *P. altaica* Gebl., *Diaperis boleti* L.

В заключение отметим, что фауна чернотелок Бурятии сравнительно бедна и в зоогеографическом аспекте не оригинальна. Эндемичные виды там почти отсутствуют. Около половины чернотелок составляют представители центральноазиатской фауны. Их ареалы не выходят за пределы Южной Сибири и Монголии. Они встречаются на Юго-Восточном Алтае, в Хакасии, Туве, Забайкалье, Северо-Западной и Северной Монголии. Виды этой группировки — *Melaxumia angulosa*, *Scytosoma pygmaea*, *Platyscelis rugifrons*, *Blaps rugosa* и др.

Группа палеарктических лесных чернотелок, по имеющимся у нас материалам и литературным данным, представлена в Бурятии семью видами. Это *Hypophloeus fraxini*, *H. linearis*, *Bius thoracicus*, *Bolitophagus reticulatus* и др.

Из европейско-сибирских степных чернотелок, встречающихся на обширной территории от Западной Европы до Забайкалья, в Бурятии обитают только два вида: *Opatrum sabulosum* и *Crypticus quisquilius*. По-видимому, забайкальские степи — восточный предел их распространения.

Голарктом среди чернотелок Бурятии является *Upis ceramboides*, населяющий леса умеренного пояса Евразии и Северной Америки.

Маньчжурско-китайская фауна чернотелок в рассматриваемом регионе представлена тоже лишь одним видом — *Gonocephalum reticulatum*.

Эндемиком сухостепных котловин Южной Бурятии, смежных районов Восточного Забайкалья и Северной Монголии является *Melanesthes sibirica*.

Таким образом, для Бурятии нами отмечается пока 22 вида чернотелок. Бесспорно, в будущем приведенный список может пополниться. Прежде всего в него добавятся лесные палеарктические виды. Не исключено также, что в сухостепных биотопах рассматриваемой территории живет еще несколько новых представителей центральноазиатской фауны. Европейско-сибирская и маньчжурско-китайская фауны чернотелок, по-видимому, выявлены достаточно полно.

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

Поступила в редакцию  
5/III 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. К. Э. Линдеман. Тр. Русск. энтомол. об-ва, 1871, 6, 1—4, 41.
2. L. von Heyden. Catalog der Coleopteren von Sibirien. Deutsch. Entom. Zeitschr. Berlin, 1880—1881, 132.
3. А. Гасснер. Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отд. Русск. геогр. об-ва. СПб., 1911, 13: 1, 68.



4. А. Н. Рейхардт. Жуки-чернотелки трибы *Opatrini* Палеарктической области. М.—Л., 1936.
5. Л. А. Денисова. Тр. ЗИН АН СССР, 1940, 6, 222.
6. С. Д. Лавров. Тр. Сиб. с.-х. Акад. Омск, 1926, 6, 1—9, 181.
7. Z. Kaszab. Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 11, 3—4, 295.
8. А. Цэндсүрэн. Автореф. канд. дисс. М., 1963.
9. В. Н. Томилова, Л. Н. Дубешко. Изв. Биол.-геогр. ин-та Иркутск. ун-та, 25. Иркутск, 1971, с. 191.
10. И. Б. Кнор. Фауна Сибири. Новосибирск, 1970, с. 82.
11. И. Б. Кнор. Фауна Сибири. Тр. Биол. ин-та, вып. 16, ч. II. Новосибирск, 1973, с. 93.

И. В. Кнор

#### SPECIFIC COMPOSITION AND ECOLOGICAL PECULIARITIES OF DARKLING BEETLES (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) OF BURYATIYA

The list of darkling beetles (23 species) registered in Buryatiya is given in this article. The original materials on the ecology of most widespread species is stated here. There is a brief zoogeographical analysis of fauna in this article.

УДК 576.858.77

Г. В. ЛАРИОНОВ, С. А. БАХВАЛОВ

#### К ВОПРОСУ О ТРАНСОВАРИАЛЬНОЙ ПЕРЕДАЧЕ ВИРУСА ЯДЕРНОГО ПОЛИЭДРОЗА ШЕЛКОПРЯДА МОНАШЕНКИ

Методами электронной и люминесцентной микроскопии подтверждается факт трансовариальной передачи вируса ядерного полиэдроза у шелкопряда монашенки. Отмечается локализация вирусного антигена в амниотической жидкости и эмбрионе.

Большое количество данных свидетельствует о трансовариальной передаче вирусных заболеваний позвоночных и беспозвоночных. Этот факт имеет большое теоретическое и практическое значение. Исследователи указывают на возможность заражения дочерних поколений насекомых от родителей, пораженных вирусным заболеванием, через загрязненную поверхность яиц или внутрияйцевым путем. Однако о механизме этого явления имеются только общие представления. Мало изучен вопрос о местах локализации вирусных агентов и их состоянии при трансовариальной передаче.

В настоящей статье приводятся некоторые данные о трансовариальной передаче вируса ядерного полиэдроза шелкопряда монашенки. Колебания численности монашенки в природе, как известно, в значительной степени обязаны вирусным эпизоотиям, а поэтому, учитывая вред, наносимый монашкой лесному хозяйству, изучение вопроса циркуляции вируса в популяции этого вредителя имеет и определенный практический смысл.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования брали яйца *Ospesia monacha* L., полученные от лабораторной популяции монашенки, зараженной вирусом ядерного

полиэдроза, а также собранные в очаге вирусной эпизоотии в период массового размножения вредителя и от бабочек из природной популяции, в которой не отмечалось признаков вирусного заболевания. Пробы отбирали через 2—3 дня после откладки яиц из многих яйцекладок и тщательно перемешивали. Каждую пробу разделяли на две части: одну выдерживали при температуре 4°С, чтобы исключить развитие эмбриона, а другую — при комнатной температуре для нормального развития эмбриона. Из этих проб методом случайного отбора выделяли по 50 яиц. Яйца промывали, наклеивали на фильтровальную бумагу. Под микроскопом МБС-1 лезвием бритвы вырезали участок оболочки, препаровальной иглой извлекали эмбрион, а тонкой пипеткой отсасывали амниотическую жидкость. После извлечения амбрионы промывали в нескольких порциях дистиллированной воды для удаления поверхностного вирусного загрязнения. В этой же воде ресуспендировали амниотическую жидкость с целью приготовления мазков для люминесцентной микроскопии.

Для люминесцентной микроскопии делали мазки содержимого яиц без признаков развития эмбриона, а также эмбрионов и амниотической жидкости. Для этого эмбрионы тщательно растирали и суспендировали в буфере. Исследования проводили с помощью непрямого метода люминесцирующих антител. Кроличья иммунная сыворотка для люминесцентной микроскопии была получена путем четырех внутривенных инъекций полиэдров, очищенных дифференциальным центрифугированием. Титр сыворотки 1:256. Ослиная антикроличья сыворотка, меченая изотиоцианатом флюоресцеина, получена из Института им. Гамалеи. Мазки (Ø15 мм) фиксировали ацетоном 25 мин, затем помещали во влажную камеру для контакта с иммунной кроличьей сывороткой. Длительность контакта 25—30 мин. После этого на мазки наносили ослинную антикроличью сыворотку в смеси с родамином (для подавления неспецифического свечения). Длительность контакта с этой сывороткой 20 мин. Мазки промывали в 0,15 М растворе и под проточной водопроводной водой в течение 1 ч. Просматривали в люминесцентном микроскопе МЛ-2 (объектив 40 водн. имм., окуляр 8) с фильтрами ФС 1-2, СЗС 14-4, СЗС 7-2. Характер свечения полиэдренного антигена варьировал от почти желтого до желто-зеленого. Это характерно и для контрольных мазков полиэдров. Параллельно просматривали контрольные мазки.

Для электронной микроскопии суспензии из эмбрионов, амниотической жидкости и содержимого яиц без признаков развития эмбриона центрифугировали при 20, 2500 и 20000 g для отдельного осаждения соответственно конгломератов клеток, полиэдров и вирусных частиц. Из осадков готовили препараты для просмотра под электронным микроскопом.

Количественные подсчеты вирусного антигена в люминесцентной микроскопии проводили по выведенной нами формуле

$$X = \frac{ab}{c} 0,1,$$

где  $X$  — количество антигена в одном яйце;  $a$  — количество антигена, обнаруженного во всех просмотренных полях;  $b$  — суммарное количество полей в мазках данной серии;  $c$  — количество просмотренных полей зрения; 0,1 — коэффициент пересчета на одно яйцо, поскольку в каждой серии мазков было по 10 яиц. В каждой пробе — 5 серий мазков по 10 яиц в серии.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

При люминесцентном микрокопировании вирусный антиген обнаружен во всех взятых для исследования пробах яиц. Однако количество его сильно варьировало в зависимости от пробы. Среди мазков содержимого яиц, взятых от бабочек из популяции без признаков вирусных заболеваний, не всегда удавалось достоверно констатировать наличие вирусного антигена, тогда как в других пробах антиген отмечался всегда.

Вирусный антиген встречался в трех формах: крупные светящиеся конгломераты, представляющие собой группы полиэдров или ядер с антигенами (рис. 1); полиэдры, характер свечения которых был сходен со свечением полиэдров контрольных мазков (рис. 2, 3); мелкодисперсный антиген, по всей вероятности, представленный скоплениями вирусных частиц или мелких полиэдров (рис. 4). Общие результаты наблюдений приведены в таблице.

Анализ полученных данных показывает, что наибольшее количество полиэдров и мелкодисперсного антигена содержится в яйцах из природной популяции, пострадавшей от вирусной эпизоотии. Значительное количество антигена отмечается и в яйцах от большой лабораторной популяции. Результаты исследования яиц от бабочек из природной популяции без признаков вирусного заболевания убеждают в наличии спонтанного вирусоносительства и среди этих насекомых. Сформированные полиэдры в яйцах этой группы встречались единично, но количество мелкодисперсного антигена было значительным в большинстве мазков. Основная часть вирусного антигена обнаруживалась в амниотической жидкости. В эмбрионе количество его было всегда в несколько раз меньше.

Исследования содержимого яиц под электронным микроскопом позволили установить наличие в них полиэдров и вирусных палочек (рис. 4, 5). Полиэдры имели сглаженные углы и размеры ниже средних, иногда они были очень мелкими (до 0,7 мк).

Полученные результаты дают основание утверждать, что вирус ядерного полиэдроза монашенки передается от больных родителей потомству герминативным путем, в форме свободных вирионов или полиэдров. Это согласуется с данными Т. И. Ермаковой и Л. М. Тарасевич [1], полученными по аналогичной методике для вируса ядерного полиэдроза тутового шелкопряда. Эти авторы также отмечают три формы

Популяции, от которых взяты яйца	Локализация антигена в яйце	Колич. антигена по видам		
		полиэдры	мелкодисперсный	крупнодисперсный
Лабораторная больная	Эмбрион	12	32	4
	Амниотическая жидкость	97	184	13
	Яйцо до развития эмбриона	107	228	51
Природная больная	Эмбрион	93	313	—
	Амниотическая жидкость	177	605	2
	Яйцо до развития эмбриона	330	900	8
Природная без признаков болезни	Эмбрион	1	17	—
	Амниотическая жидкость	2	97	36
	Яйцо до развития эмбриона	13	173	42

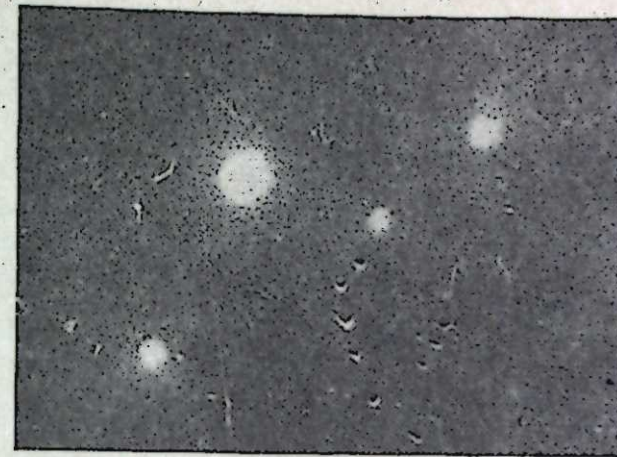


Рис. 1. Крупнодисперсный антиген.  $\times 4100$ .

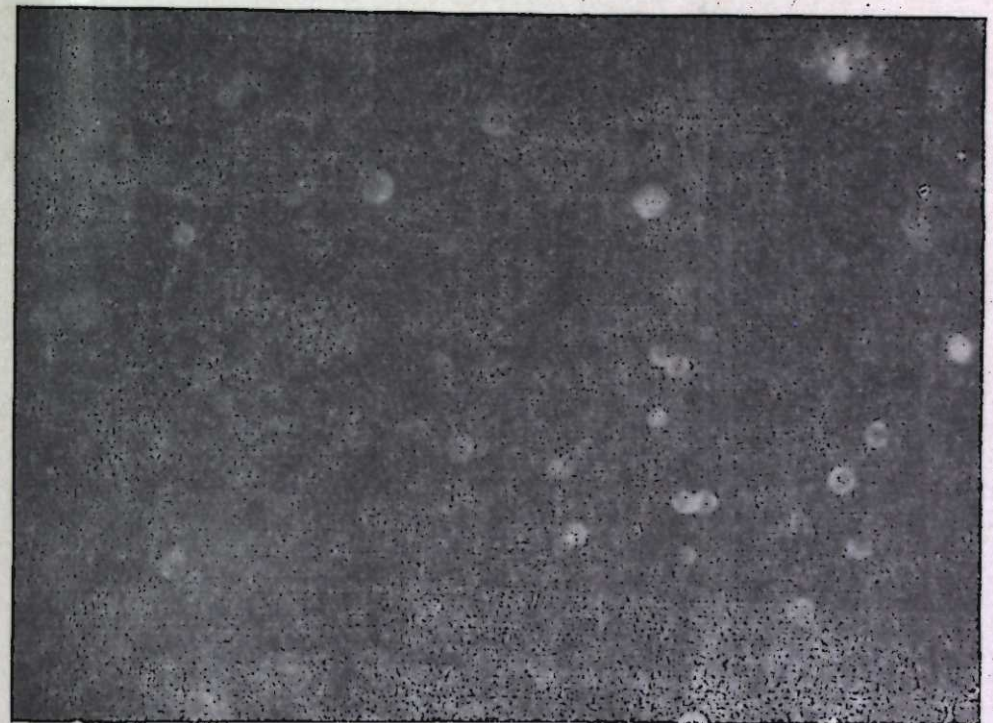


Рис. 2. Полиэдры *Oscneria monacha* L. Контрольный мазок.  $\times 4100$ .

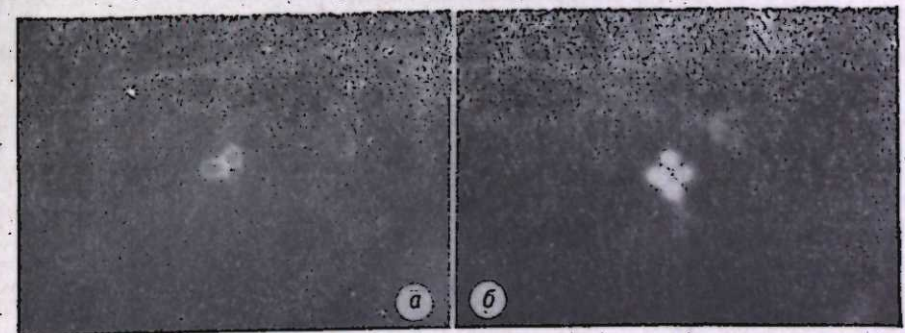


Рис. 3. Полиэдры *Oscneria monacha* L., выделенные из яйца.  $\times 4100$ .



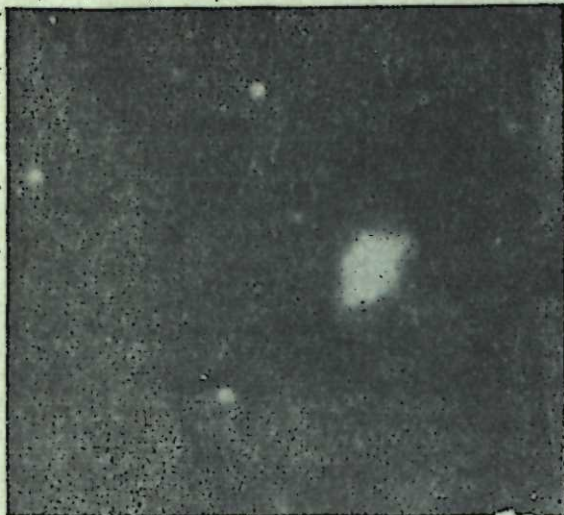


Рис. 4. Мелкодисперсный антиген.  $\times 4100$ .

но, а в природной без признаков болезни 1:7. Т. И. Ермакова [2] установила, что по мере развития яиц количество полиэдров в яйцах тутового шелкопряда увеличивается, а Э. Ш. Симонова [3] гистологически констатировала наличие полиэдров в яйцах некоторых видов молей на 7-е сутки после откладки яиц (рис. 6). Наши данные не позволяют сделать вывод, что по мере развития эмбриона в яйце количество антигена увеличивается. Е. Т. Дикасова [4] и С. В. Орловская [5] также показали наличие полиэдров в яйцах некоторых видов насекомых с помощью гистологических исследований.

Эльзе и Фрютц [6] обнаружили в яйцах красной хосты, отобранных в очаге его размножения, обломки полиэдров и вирусные частицы. В следующем сезоне в этом очаге наблюдалась вирусная эпизоотия.

Другие исследователи [7—11] доказали трансовариальную передачу вирусов насекомых, стерилизуя поверхность яиц, полученных от больных родителей различными химическими веществами, и наблюдая вирусную инфекцию у вышедших из этих яиц личинок.

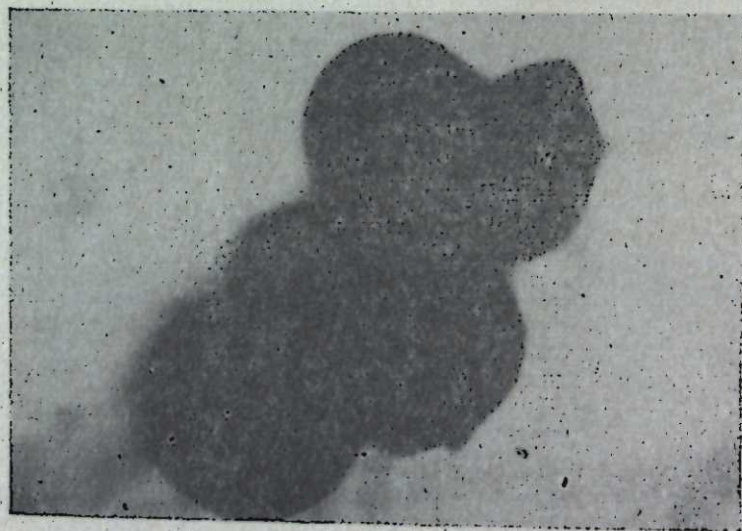


Рис. 5. Полиэдры, выделенные из амниотической жидкости.  $\times 12000$ .

вирусного антигена при люминесцентной микроскопии мазков из яиц. При исследовании содержимого яиц в электронном микроскопе они наблюдали полиэдры. Соотношение вирусного антигена в эмбрионе и амниотической жидкости равнялось соответственно 1:9 и 1:6, т. е. основное количество его находилось в околоплодных тканях. В наших исследованиях количество вирусного антигена также выше в амниотической жидкости, однако здесь соотношение его в лабораторной и природной больных популяциях 1:6 и 1:2 соответственно.



Рис. 6. Вирусные палочки, выделенные из амниотической жидкости.  $\times 130\,000$ .

Некоторые авторы [12, 13] считают, что вирус передается через поверхность яйца. В их опытах стерилизация поверхности яиц приводила к тому, что личинки, вышедшие из этих яиц, оставались здоровыми и развивались нормально до взрослых форм. По-видимому, не всегда содержащиеся в яйцах вирусные частицы вызывают острую форму болезни с развитием насекомого.

Наличие вируса в яйцах из природной популяции монашенки, где не отмечались массовые заболевания полиэдрозом, в наших исследованиях показывает сложность взаимоотношений между вирусом и его хозяином — насекомым.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
11/XII 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Т. И. Ермакова, Л. М. Тарасевич. Вопросы вирусологии, 1968, № 1, с. 89.
2. Т. И. Ермакова, Тр. XIII Междунар. энтомолог. конгресса. Л., «Наука», 1969, т. II, с. 61—62.
3. Э. Ш. Симонова. Изв. АН ЛатвССР, 1969, № 10, с. 104.
4. Е. Т. Дикасова. В кн.: Матер. Междунар. конф. по патологии насекомых и биологическому методу борьбы с вредителями. Прага, 1958, с. 231.
5. С. В. Орловская. В кн.: Исслед. по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Новосибирск, 1964, с. 69.
6. J. Else, W. Frut z. Anz. Schädlingskunde, 1966, 39, 3, 39.
7. S. Roegner. Aust. Ztschr. Angew. Entomol., 1949, 31, 3.
8. T. Nukuhara. J. of Insect Pathol., 1962, 4, 1, 132.
9. H. Aruga, E. Nagashima. J. of Insect Pathol., 1962, 4, 3, 313.
10. J. Harpaz, Y. B. Shaked. J. of Insect Pathol. 1964, 6, 1, 127.
11. K. M. Smith. Insect Virology. Academic Press, N. Y., 1967.
12. C. C. Doane. J. of Invert. Pathol., 1969, 14, 2, 199.
13. E. Janish. Anz. Schäd — lingskunde, 1936, 12, 77.

G. V. Larionov, S. A. Bakhvalov

#### ON THE QUESTION OF TRANS-OVUM TRANSMISSION OF VIRUS OF NUCLEAR POLYHEDROSIS OF NUN MOTH

The fact trans-ovum transmission of virus of nuclear polyhedrosis of *Ocneria monacha* is confirmed by the method of electronic and luminescent microscopy. Investigation have shown that the virus antigen is located in the amniotic fluid and embrion.



Т. К. КАЛЬВИШ, В. Н. ЖИМЕРКИН

## ВЛИЯНИЕ ГРИБНОЙ И ВИРУСНОЙ ИНФЕКЦИИ НА ПОПУЛЯЦИЮ РЫЖЕГО СОСНОВОГО ПИЛИЛЬЩИКА В ОЧАГЕ ЕГО МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

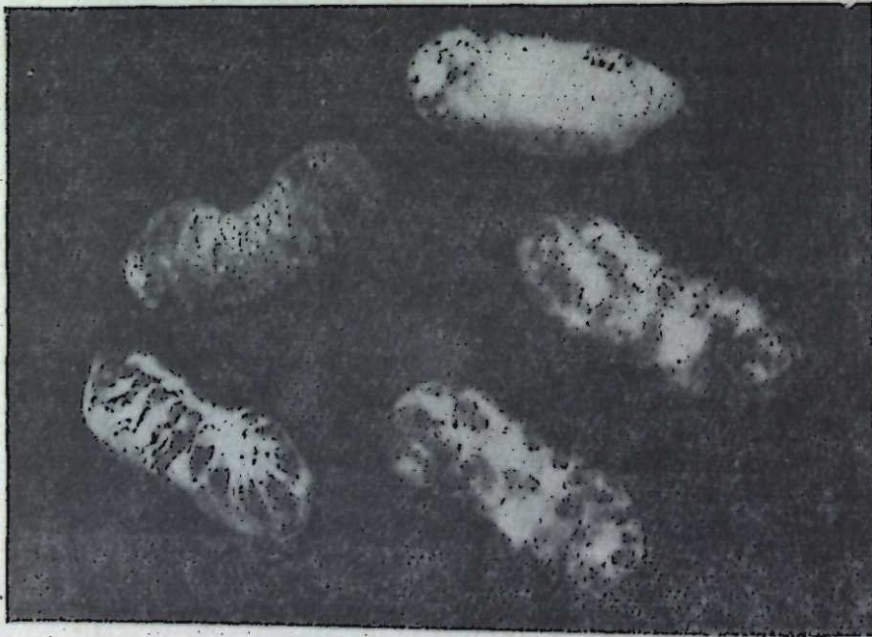
В очаге массового размножения рыжего соснового пилильщика (Ростовская обл.) в течение четырех лет проводилось обследование популяции вредителя на контрольном и обработанном вирусом ядерного полиэдроа (ВЯП) участках. На обоих участках обнаружены возбудители микозов (в основном *Beauveria bassiana* и *Paecilomyces farinosus*).

Установлена прямая зависимость между количеством микозных гусениц и количеством осадков, выпавших в период личиночной стадии вредителя. На обработанном ВЯП участке количество микозных гусениц увеличилось более чем в два раза по сравнению с контрольным.

Некоторые штаммы энтомопатогенных грибов, выделенные из рыжего соснового пилильщика, оказались высоковирулентными для гусениц непарного шелкопряда, боярышницы и канустной белянки.

В сосновых насаждениях, созданных на донских песках, нередко отмечаются вспышки массового размножения рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.). В местах, где высокая численность вредителя поддерживается в течение нескольких лет, наблюдается суховершинность, отдельные деревья отмирают. Ежегодно свыше 2000 га сосновых культур в Ростовской области нуждаются в защите от рыжего соснового пилильщика. Для борьбы с этим вредителем обычно применяют ядохимикаты. Обнадеживающие результаты получены при использовании вируса *Birdia diprionis* [1]. С его помощью удалось вызвать искусственную эпизоотию, течение которой наблюдалось на протяжении четырех лет.

При ежегодном анализе коконов самок, собранных на инфицированном вирусом и контрольном участках, среди погибших эонимф обнаруживались мумифицированные (см. рисунок). При этом прослежива-



Мумифицированные эонимфы рыжего соснового пилильщика.

Таблица 1

Гибель рыжего соснового пилильщика в коконах с признаками микозов в 1970—1973 гг.

Год наблюдения	Колич. погибших эонимф с признаками микозов, % на участках		Колич. осадков в период личиночной фазы, мм
	инфицированном	контрольном	
1970	32,4	15,2	69,3
1971	5,0	1,6	4,3
1972	7,7	1,2	0,0
1973	29,9	11,8	68,6

лась зависимость между количеством погибших насекомых с признаками микозов и количеством осадков, выпавших в период личиночной фазы вредителя (табл. 1). Так, в 1970 и 1973 гг., когда выпало примерно одинаковое количество осадков (69,3 и 68,6 мм), гибель эонимф на инфицированном участке составляла 32,4 и 29,9%, на контрольном — 15,2 и 11,8%. Этот же период в 1971 и 1972 гг. оказался засушливым, и количество мумифицированных особей вредителя было невелико — соответственно 5,0 и 7,7% на инфицированном, 1,6 и 1,2% — на контрольном участках. Эти данные подтверждают мнение о том, что внешние факторы, особенно относительная влажность воздуха, оказывают большое влияние на возникновение и развитие грибных болезней, а также активизацию скрытой инфекции в популяциях насекомых [2—5].

Обращает на себя внимание разница в количестве пораженных микозами эонимф пилильщика на контрольном и инфицированном вирусом участках (см. табл. 1). Эту разницу можно объяснить действием смешанной инфекции (грибы+вирус). К настоящему времени накопилось много данных, свидетельствующих об усилении инфекционного процесса при смешанном заражении насекомых различными патогенами [6—10].

Мумифицированные эонимфы рыжего соснового пилильщика, собранные на инфицированном вирусом и контрольном участках, были подвергнуты микологическому анализу и выборочному микроскопированию на присутствие вирусных включений. В мазках большинства погибших особей вредителя из инфицированного вирусом участка обнаруживались полиэдры и гифы грибов. При посевах на питательные среды из погибших эонимф пилильщика с признаками микозов были выделены чистые культуры грибов, идентифицированные большей частью до вида.

Результаты микологического анализа показали, что популяция рыжего соснового пилильщика инфицирована энтомопатогенными грибами *Beauveria bassiana* и *Paecilomyces farinosus* (табл. 2), которые составили соответственно 36,62 и 9,86% от всех штаммов, выделенных из контрольных особей. Из погибших эонимф пилильщика, собранных на участке, обработанном вирусом ядерного полиэдроа, выделено этих же возбудителей соответственно 70,0 и 12,6%. Здесь же зарегистрирован еще один возбудитель белой мускардины — *Beauveria tenella*.

Были поставлены опыты по искусственному заражению личинок рыжего соснового пилильщика 4-го возраста грибами *B. bassiana* и *P. farinosus*, полученными из погибших особей вредителя, а также этими энтомопатогенами совместно с вирусом ядерного полиэдроа. Титр грибного препарата  $5 \cdot 10^5$  спор/мл, вирусного — 900 тыс. полиэдр/мл. Заражение пероральное. Продолжительность опытов 12 дней.

Как показали полученные данные по отношению к личинкам обладают высокой степенью патогенности по отношению к личинкам рыжего соснового пилильщика 4-го возраста, наиболее устойчивым к вирусу ядерного полиэдроа. При совместном действии *Beauveria bassiana* с вирусом ядерного полиэдроа гибель личинок вредителя достигала



Таблица 2

Видовой состав грибов, выделенных из мумифицированных эонимф рыжего соснового пилильщика

Вид гриба	На контрольном участке		На инфицированном участке	
	выделено штаммов			
	кол-во	%	кол-во	%
<i>Anixiopsis stercoraria</i> (Hans.) Hans.	1	1,41	—	—
<i>Aspergillus caespitosus</i> Raper a. Thom	2	2,82	—	—
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	5	7,04	—	—
<i>Beauveria bassiana</i> (Balsamo) Vuill.	26	36,62	72	70,00
<i>B. tenella</i> (Delacr.) Siem.	—	—	2	1,90
<i>Fusarium oxysporum</i> Schlecht. em. Snyder et Hans.	6	8,45	—	—
<i>F. oxysporum</i> Schlecht. em. Snyder et Hans. var. <i>orthoceras</i> (Appl. et Wr.) Bilai	5	7,04	—	—
<i>F. spp.</i>	—	—	5	4,85
<i>Gliocladium roseum</i> (Lk.) Bainier	—	—	2	1,90
<i>Paecilomyces farinosus</i> (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith	7	9,86	13	12,60
<i>Penicillium raistrickii</i> Smith	5	7,04	4	3,90
<i>P. spp.</i>	9	12,68	5	4,85
<i>Trichothecium roseum</i> Lk. ex Fr.	5	7,04	—	—
Всего	71	100,00	103	100,00

97,6% (при 74,2% от одного гриба и 44,4% от вируса). Эти данные подтверждают эффективность смешанного заражения насекомых.

Энтомопатогенные грибы *Beauveria bassiana*, *B. tenella* и *Paecilomyces farinosus* известны как возбудители белой мускардины многих видов насекомых, причем штаммы, выделенные от одних насекомых-хозяев, нередко более вирулентны к другим [11—13]. В связи с этим некоторые изоляты данных патогенов, полученные нами из погибших эонимф рыжего соснового пилильщика, были испытаны на различных тест-насекомах. В качестве последних использовались гусеницы непарного шелкопряда (*Ocnertia dispar* L.), капустной белянки (*Pieris brassicae* L.) и боярышницы (*Aporia crataegi* L.). Заражали гиподермально сухими спорами в дозе  $8 \cdot 10^4$ — $1 \cdot 10^5$  спор на одну особь. Повторность опытов трехкратная, продолжительность 20 дней.

Результаты опытов показали, что испытанные штаммы различаются по своей вирулентности по отношению к тест-насекомым (табл. 4). Из 24 штаммов *B. bassiana* лишь пять вызывали гибель гусениц непарного шелкопряда от 60 до 80%. На гусеницах боярышницы было испытано 16 штаммов *B. bassiana*, пять из них показали высокую вирулентность по отношению к этому вредителю (гибель 60—90% при 5% в контроле). Наиболее чувствительными к *B. bassiana* оказались гусеницы капустной белянки. Гибель вредителя от 85 до 95% вызывали 12

Таблица 3

Гибель рыжего соснового пилильщика при заражении его грибами и вирусом ядерного полиэдроза (ВЯП)

Варианты заражения	Кол-во личинок в опыте	Погнбло	
		колич.	%
<i>Beauveria bassiana</i> , шт. 2—71	31	23	74,2
<i>B. bassiana</i> , шт. 2—71+ВЯП	42	41	97,6
<i>Paecilomyces farinosus</i> , шт. 39—71	34	28	82,3
<i>P. farinosus</i> , шт. 39—71+ВЯП	58	50	86,2
ВЯП	54	24	44,4
Контроль	50	2	4,0

Таблица 4

Гибель гусениц тест-насекомах при гиподермальном заражении их энтомопатогенными грибами, выделенными от рыжего соснового пилильщика

Штамм гриба	Гибель гусениц тест-насекомах, %			Штамм гриба	Гибель гусениц тест-насекомах, %		
	<i>Ocnertia dispar</i> L.	<i>Pieris brassicae</i> L.	<i>Aporia crataegi</i> L.		<i>Ocnertia dispar</i> L.	<i>Pieris brassicae</i> L.	<i>Aporia crataegi</i> L.
2—71	10,0	—	50,0	76—71	30,0	25,0	50,0
3—71	10,0	—	50,0	79—71	50,0	90,0	—
5—71	20,0	—	30,0	94—71	60,0	—	—
13—71	20,0	—	30,0	95—71	50,0	—	—
14—71	40,0	—	30,0	109—71	40,0	—	—
20—71	30,0	90,0	40,0	122—71	40,0	—	—
21—71	40,0	90,0	—	129—71	70,0	90,0	80,0
25—71	30,0	—	30,0	<i>B. tenella</i>			
26—71	70,0	95,0	90,0	12—71	60,0	90,0	75,0
43—71	80,0	95,0	90,0	<i>Paecilomyces farinosus</i>			
44—71	40,0	90,0	60,0	39—71	30,0	—	50,0
50—71	10,0	85,0	40,0	54—71	30,0	—	—
51—71	20,0	95,0	—	57—71	30,0	—	—
52—71	10,0	—	50,0	123—71	40,0	—	—
59—71	40,0	85,0	—	138—71	23,3	—	66,7
64—71	70,0	95,0	80,0	Контроль	0,0	10,0	5,0

из 13 испытанных изолятов этого патогена. Высокую вирулентность по отношению ко всем тест-насекомым показали лишь четыре из всех испытанных штаммов *B. bassiana* (26—71, 43—71, 64—71, 129—71).

Кроме изолятов *B. bassiana* были проверены на вирулентность один штамм *B. tenella* и 5 штаммов *P. farinosus*. Оказалось, что *B. tenella* приводит к высокой гибели гусениц непарного шелкопряда, капустной белянки и боярышницы (соответственно 60, 90 и 75%). Все 5 штаммов *P. farinosus* вызывали невысокую гибель непарного шелкопряда (23,3—40,0%), а из двух штаммов, испытанных на гусеницах боярышницы, более вирулентным оказался штамм 138—71, вызвавший 66,7% гибели вредителя (при 5% в контроле).

## ВЫВОДЫ

1. Возбудителями микозов рыжего соснового пилильщика в сосновых насаждениях Ростовской области являются грибы *Beauveria bassiana* и *Paecilomyces farinosus*.
2. Гибель рыжего соснового пилильщика от микозов находится в прямой зависимости от количества осадков, выпавших в период личиночной фазы вредителя.
3. Совместное применение энтомопатогенных грибов и вируса ядерного полиэдроза перспективно в борьбе с личинками рыжего соснового пилильщика 4-го возраста.
4. При разработке мер борьбы с вредителями необходимо учитывать зараженность популяции патогенными микроорганизмами.
5. Некоторые штаммы энтомопатогенных грибов, выделенные из рыжего соснового пилильщика, высоковирулентны для гусениц непарного шелкопряда, боярышницы и капустной белянки.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
3/1 1974



## ЛИТЕРАТУРА

1. В. В. Гулий, В. Н. Жимерикин. Лесоведение, 1971, № 3.
2. А. В. Давыдова. В сб.: Вопросы экологии. Киев, 1962, 8.
3. E. Müller-Kögler. Pilzkrankheiten bei Insekten. Berlin, 1965.
4. В. И. Охотников. Изв. вузов. Лесной ж., 1966, № 2.
5. Биологическая борьба с вредными насекомыми и сорняками. Под ред. П. Де Баха, 1968.
6. Т. К. Кальвиш. В сб.: Пути химизации и интенсификации сельского хозяйства Новосибирской области. Новосибирск, 1968.
7. М. В. Калюга. Энтомологическое обозрение, 1968, 47, № 3.
8. Ю. И. Кривенцов, Т. И. Опанасюк. В сб.: Биологическая защита плодовых и овощных культур. Кишинев, 1971.
9. K. Kmitowa, S. Bajaj, M. Wojciechowska. Ekol. Pol., 1972, 20, № 31.
10. Е. Т. Дикасова, Х. Т. Тешабаева. Узб. биол. ж., 1973, № 2.
11. Т. К. Кальвиш. Микология и фитопатология, 1969, 3, вып. 5.
12. Т. К. Кальвиш. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1970, вып. 3, № 15.
13. Н. П. Гомоюнова, Т. К. Кальвиш. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1971, вып. 2, № 10.

T. K. Kalvish, V. N. Zhimerikin

### EFFECT OF FUNGAL AND VIRUS INFECTION ON POPULATION OF PINE SAWFLY IN THE PLACES OF ITS MASS PROPAGATION

Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Paecilomyces farinosus* have been found to be the main pathogens of mycoses of pine sawfly in the places of its mass propagation in the Rostov Region. Mortality of sawfly as a result of muscardinose depends on the amount of precipitation.

Synergic effect of entomopathogenic fungi and nuclear polyhedrosis virus on the larvae of pine sawfly has been found.

Strains of muscardine fungi isolated from dead sawfly are virulent for larvae of *Ocnieria dispar* L., *Aporia crataegi* L., *Pieris brassicae* L.

УДК 576. 312.31

В. В. ХВОСТОВА, А. И. ЩАПОВА

### ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ОКРАСКА ХРОМОСОМ РЖИ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В ЦИТОГЕНЕТИКЕ ТРИТИКАЛЕ

В настоящей работе описана методика дифференциальной окраски хромосом ржи в мейозе и обсуждаются перспективы использования этого метода в цитогенетике тритикале.

В последнее время внимание селекционеров привлечено к гибридным хлебным злакам — пшенично-ржаным амфидиплоидам — тритикале (*Triticum* — пшеница, *Secale* — рожь). Октоплоидные 56-хромосомные тритикале содержат полный диплоидный набор хромосом мягкой пшеницы *Triticum aestivum* (42 хромосомы) и полный диплоидный набор хромосом ржи (14 хромосом). Гексаплоидные 42-хромосомные тритикале содержат диплоидный набор хромосом какой-либо тетраплоидной 28-хромосомной пшеницы и 14 хромосом ржи. Тритикале обладают преимуществами перед пшеницей: они содержат до 19—20% сырого протеина и в определенных экологических условиях дают более устойчивые

урожаи. Для условий Сибири особенно важна высокая зимостойкость ряда форм тритикале.

В последние годы тритикале все чаще называют «хлебом будущего». Однако внедрению их в практику мешало одно серьезное обстоятельство — слабая озерненность, череззерница в колосьях. Цитогенетические работы, проведенные в нашей стране и за рубежом [1—5], позволили понять причины этого явления. Оказалось, что, несмотря на то, что в клетках тритикале каждая хромосома имеет гомолог, мейоз у них нарушен, что приводит к появлению анеуплоидных гамет, а затем и растений в посевах. Анеуплоиды озернены еще хуже, чем эуплоидные растения; развитие их ослаблено, зимостойкость снижена [6].

Мейоз у разных форм тритикале нарушен в разной степени; среди октоплоидов, несмотря на длительную работу с ними как у нас, так и за рубежом, не удалось выделить достаточно озерненные формы с хорошим мейозом. Среди гексаплоидных форм имеются лучше озерненные и с незначительными нарушениями в мейозе. Кроме того, в посевах гексаплоидов анеуплоидов немного, встречаются лишь отдельные растения с 41—43 хромосомами, остальные нежизнеспособны.

Перелом в работе с тритикале наступил после получения так называемых вторичных гексаплоидных тритикале, которые возникают обычно при скрещивании октоплоидных и гексаплоидных форм между собой. При этом теряются хромосомы пшеницы, относящиеся к геному Д, и 42-хромосомные растения, выщепляющиеся в потомстве, содержат кроме диплоидного набора хромосом ржи (14 хромосом) 28 пшеничных хромосом, относящихся к геномам А и В. Однако у вторичных тритикале в этих геномах имеются разные сочетания хромосом мягкой пшеницы и тетраплоидной родительской формы гексаплоидного тритикале. В потомстве от скрещивания октоплоидных и гексаплоидных тритикале возникает огромное разнообразие форм, среди которых селекционер имеет возможность выбрать нужные ему высокоурожайные растения с необходимыми для данной зоны качествами.

Успешную работу с вторичными гексаплоидными тритикале ведут в нашей стране А. Ф. Шульдин (Украинский НИИ растениеводства и селекции им. Юрьева, Харьков) [7], М. А. Махалин (Главный Ботанический сад АН СССР). Большое количество скрещиваний для получения вторичных тритикале произвел В. Е. Писарев [8], семена от них он разослал во многие учреждения Сибири, так как именно в Сибири остро стоит проблема получения озимых пшениц. С этими гибридами, в частности, широко развернута работа В. Р. Волковым в Алтайском НИИ растениеводства и селекции (Барнаул). За рубежом получено два коммерческих сорта тритикале: в Канаде [9] и в Венгрии [10].

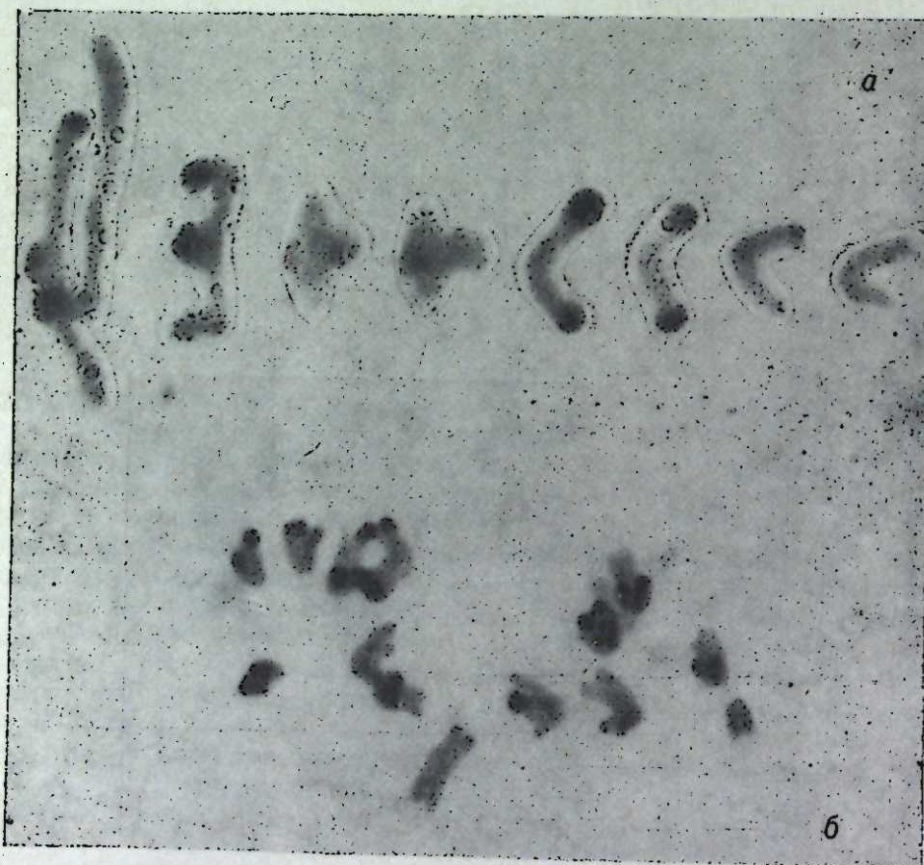
Задача цитогенетиков состоит в том, чтобы помочь вести отбор высокопродуктивных, зимостойких вторичных тритикале, для чего необходимы анализ у них мейоза, а также изучение содержания анеуплоидов в посевах отдельных форм. В частности, важно выяснить, какие хромосомы теряются при анеуплоидии — ржаные или пшеничные. Установлено, что у октоплоидов теряются ржаные хромосомы вплоть до выщепления в посевах чистых пшениц. Для гексаплоидов ясности нет. В работе [11] излагается точка зрения, согласно которой и у них теряются хромосомы ржи, однако достаточно убедительных доказательств не приведено.

Большое значение для цитогенетической работы с тритикале имеет использование метода дифференциальной окраски хромосом, которая позволяет отличить хромосомы ржи от хромосом пшеницы и даже идентифицировать любую ржаную хромосому в карiotипе тритикале. В 1972 г. была освоена методика дифференциальной окраски хромосом ржи [12, 13], в результате применения которой интенсивно окрашиваются теломерные районы, участки около ядрышкового организатора и



отдельные полосы в середине плеч хромосом. Каждая гомологичная пара хромосом при этом имеет индивидуальный рисунок дифференциальной окраски. При анализе кариотипов четырех сортов культурного вида ржи (Вятка, Вятка 2, Харьковская 55, Харьковская 60) различий по количеству и расположению на хромосомах крупных темноокрашенных блоков не обнаружено. При анализе проростков семян из популяции растений сорта Вятка выявлены различия по размеру темноокрашенного блока около ядрышкового организатора. Сравнительное изучение кариотипов различных видов ржи показало, что структура дифференциальной окраски культурной ржи *S. cereale* L. идентична с рисунком хромосом сорно-полевой ржи *S. segetale* (Roshev), а от диких видов *A. anatolicum* Boiss, *S. montanum* Guss, *S. silvestre* Host и *S. vavilovii* Grossh она отличается по рисунку нескольких хромосом. Виды *S. anatolicum*, *S. montanum* и *S. silvestre* содержат значительно меньше крупных темноокрашенных блоков на теломерах хромосом, чем *S. cereale*.

Дифференциальную окраску хромосом изучали также у одной формы пшенично-ржаного амфидиплоида ( $2n=56$ ). При этом оказалось, что хромосомы пшеницы не имеют на теломерах крупных темноокрашенных блоков и по этому признаку их легко отличить от хромосом ржи. В кариотипе исследованной формы тритикале индивидуальный рисунок дифференциальной окраски имеют 7 пар хромосом ржи и 7 пар хромосом пшеницы [13]. Среди остальных хромосом 10 пар имеют только узкие полоски в середине плеч, а 4 пары — крупные блоки в районе центромер. По дифференциальной окраске хромосом ржи и тритикале имеются сходные сообщения за рубежом [14—16].



Дифференциально окрашенные хромосомы мейоза межвидового гибрида *Secale dighoricum* Vav. × *Secale montanum* Guss.  
а) в метафазе I; б) в анафазе I.

В последнее время нами получена дифференциальная окраска хромосом ржи в мейозе. Данная методика окраски оказалась наиболее перспективной. С помощью этого метода можно не только определить, какое количество хромосом ржи присутствует в кариотипе отдельных растений тритикале и какая из них отсутствует или имеется в лишнем числе, но и проследить поведение отдельных хромосом в мейозе (см. рисунок). Кроме того, данный метод наиболее удобен при цитогенетических исследованиях линий пшеницы, к которым добавлены отдельные хромосомы ржи. Последнее особенно интересно, поскольку имеются данные, свидетельствующие о том, что такая замена имеет место у ряда сортов пшеницы [17, 18].

Методика дифференциальной окраски хромосом ржи в мейозе состоит в следующем. Колосья фиксируют по Ньюкомеру, промывают 96°-ным спиртом и помещают в 70°-ный этиловый спирт, в котором хранят материал в течение нескольких месяцев в холодильнике. Пыльнички вначале помещают в 2%-ный ацетокармин на 16 ч при комнатной температуре, затем подогревают до кипения, готовят временные давленные препараты, которые после просмотра замораживают с помощью жидкого азота, снимают покровное стекло, ставят в 96°-ный этиловый спирт и высушивают. Перед окрашиванием препараты помещают в свежеприготовленный насыщенный раствор гидрата окиси бария на 5—10 мин при 60° С. После гидрата окиси бария препараты промывают водой 2—3 с, затем 96°-ным спиртом и высушивают. Воздушно-сухие препараты ставят на 1 ч в буфер (17,55 г NaCl, 10,71 г  $C_6H_5O_7Na_3 \times 5,5 H_2O$ , 1 л воды) при 60°. После буфера их высушивают и ставят на 15 мин в рабочий раствор красителя (50 мл дистиллированной воды, 1 мл раствора азур-эозина по Романовскому), pH 7,0—7,1. Окрашенные препараты промывают водой с pH 11,0 2—3 с, фильтровальной бумагой убирают с препарата воду, наносят иммерсионное кедровое масло и закрывают покровным стеклом.

Институт цитологии  
и генетики СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
16/VIII 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. М. Шкутнина, В. М. Шепелев, В. В. Хвостова. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, 69, № 1, 20.
2. И. Н. Голубовская, Ф. М. Шкутнина, В. В. Хвостова. Генетика, 1967, № 1, 25.
3. Ф. М. Шкутнина, И. Н. Голубовская, В. В. Хвостова. Генетика, 1967, № 12, 20.
4. Ф. М. Шкутнина. Генетика, 1969, 5, № 11, 16.
5. К. D. Krogow. Z. Pflanzenzuchtg., 1962, 48, № 2, 172.
6. Ф. М. Шкутнина, О. Г. Шевчук, В. В. Хвостова. Генетика, 1971, 7, № 5, 5.
7. А. Ф. Шульдин. Генетика, 1972, 8, № 12, 61.
8. В. Е. Писарев, М. Д. Жилкина. Генетика, 1967, № 4, 3.
9. E. N. Larter, L. H. Shebeski, R. C. McGinnes, L. E. Evans, P. G. Kalties. Can. J. Plant. Sci., 1970, 50, № 1, 122.
10. A. Kiss. Z. Pflanzenzucht., 1966, 55, № 4, 309.
11. A. Merker. Hereditas, 1973, 74, № 1, 1.
12. А. И. Шапова. Цитология, 1974, 16, 3, 370.
13. А. И. Шапова, Т. А. Баутина. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1974, № 8, вып. 2.
14. N. P. Sarma, A. T. Natarajan. Hereditas, 1973, 74, 2, 233.
15. A. Merker. Hereditas, 1973, 75, 2, 280.
16. B. E. Gill, G. Kimber. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1974, 71, 4, 1247.
17. F. J. Zeller, G. Fischbeck. Z. Pflanzenzucht., 1971, 66, № 3, 260.
18. F. J. Zeller. Z. Pflanzenzucht., 1972, 67, № 2, 90.



## DIFFERENTIAL RYE CHROMOSOMES STATING AND ITS ROLE IN TRITICALE CYTOGENETICS

A method for differential staining of rye chromosomes in meiosis is described. The possibilities of using this method in cytogenetical studies of triticales are discussed.

УДК 576.312.34

А. И. ЩАПОВА, Л. А. КРАВЦОВА

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ КАРИОТИПОВ ДВУХ ВИДОВ ЛУКА, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО СУММАРНОЙ ДЛИНЕ ХРОМОСОМ НАБОРА

В результате сравнительного изучения рисунков дифференциальной окраски на конститутивный гетерохроматин хромосом двух видов лука (*Allium cepa* L., *Allium altaicum* Pall), различающихся по длине хромосом набора, обнаружено, что кариотипы этих видов имеют неодинаковую суммарную длину неокрашивающихся при данном методе участков хромосом. Суммарные длины темноокрашенных блоков у обоих видов примерно одинаковы.

В результате карнологических исследований установлено, что кариотипы видов *Allium* L. различаются по длине хромосом набора. По данным Риса и Джонса [1], геном *Allium cepa* L. содержит на 27% больше ДНК, чем *Allium fistulosum* L. В мейозе гибридов этих видов наблюдаются асимметричные биваленты и крупные петли. На основании полученных данных сделан вывод о наличии крупных дупликаций отдельных сегментов у большинства хромосом набора *Allium cepa* L.

При сравнительном морфометрическом изучении хромосом этих же видов лука Павулсоне и др. [2] установили, что все хромосомы *Allium cepa* L. в разной степени отличаются от хромосом *Allium fistulosum* L. Количественный радиоавтографический анализ репродукции хромосом в конце периода показал, что у *Allium fistulosum* L. в большей степени метятся теломерные районы, чем у *Allium cepa* L. [3]. На основании этих результатов сделан вывод, что *Allium fistulosum* L. содержит больше гетерохроматина, чем *Allium cepa* L.

В последние годы в ряде работ [4—11] показано, что при окраске по Гимза после обработок, вызывающих денатурацию — ренатурацию ДНК, обнаруживается дифференциальная окраска хромосом растений на конститутивный гетерохроматин.

В настоящей работе проведен сравнительный анализ рисунков дифференциальной окраски хромосом двух видов лука — *Allium cepa* L., *Allium altaicum* Pall), существенно различающихся по длине хромосом набора.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение кариотипов у *A. cepa* и *A. altaicum* проведено в метафазах митоза корешков. У *A. cepa* корешки были получены от двух луков, а у *A. altaicum* — от семян, собранных с одного растения. Корешки

перед фиксацией обрабатывали в течение 5 ч насыщенным раствором альфа-бромнафталина при температуре +4°С. Затем их фиксировали в спирт-уксусной смеси 3:1. Для морфометрического анализа готовили давленные препараты из корешков, окрашенных по Фельгену. Метафазные пластинки с хорошим разбросом хромосом фотографировали. С помощью фотоувеличителя изображение на пленке проектировали на бумагу и зарисовывали. Каждое плечо хромосомы измеряли отдельно.

Для дифференциальной окраски давленные препараты готовили из неокрашенных корешков, обработанных в течение 16—24 ч слабым (1:300) раствором цитазы (сок пищеварительной железы виноградной улитки), либо 15—20 с 0,5 N HCl. Временные препараты замораживали с помощью жидкого азота, снимали покровные стекла, препараты помещали на 5 мин в 96°-ный этиловый спирт и высушивали при комнатной температуре. Препараты, изготовленные из корешков после обработки цитазой, ставили в раствор гидрата окиси бария (35 г Ba(OH)<sub>2</sub> × 8H<sub>2</sub>O на 1 л воды) на 16 ч при комнатной температуре, затем на 30—40 мин при 60°С. Препараты, изготовленные из корешков после мацерации соляной кислотой, помещали в раствор гидрата окиси бария только на 5—7 мин при 60°. После гидрата окиси бария их промывали водой 2—3 с, ставили на 3—5 мин в 96°-ный этиловый спирт, слегка высушивали и помещали на 3 ч в буфер (17,55 г NaCl, 10,71 г C<sub>6</sub>H<sub>5</sub>O<sub>7</sub>Na<sub>3</sub> × 5,5 H<sub>2</sub>O, 1 л воды) при 60°, рН 7,0. После буфера высушивали на воздухе и ставили на 10—15 мин в рабочий раствор красителя Гимза, который готовили перед окрашиванием (50 мл дистиллированной воды, 1 мл раствора азур-эозина по Романовскому, рН 7,0). После окрашивания препараты промывали в течение 3—5 с водой при рН 11,0, фильтровальной бумагой убирали с препарата воду, наносили иммерсионное кедровое масло и закрывали покровным стеклом.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе кариотипов исследуемых видов лука обнаружено, что хромосомы *A. cepa* значительно крупнее хромосом *A. altaicum*. При одних и тех же условиях предобработки и фиксации корешков суммарная длина хромосом *A. cepa* в 57 просмотренных метафазных пластинках варьировала от 133 до 255 м, а среди 89 клеток *A. altaicum* — от 75 до 138 м.

При сравнении поликардиограмм (рис. 1) выяснилось, что кариотипы этих видов различаются по морфологии трех пар неравноплечих хромосом, одна из которых спутничная. Возможно, и другие хромосомы имеют некоторые различия, не обнаруживающиеся данным методом.

После предобработки хромосом раствором гидрата окиси бария с последующей инкубацией в буфере перед окрашиванием по Гимза у *A. cepa* и *A. altaicum* дифференциально окрашиваются теломерные районы, участок около вторичной перетяжки и иногда узкие полоски в середине плеч некоторых хромосом. Прицентромерные районы хромосом исследуемых видов лука не окрашивались. Стак и Кларке [13, 14], используя несколько иную методику, получили у *A. cepa* дифференциальную окраску не только теломерных районов, но и около центромер.

Идентификация хромосом как *A. cepa*, так и *A. altaicum* по рисунку дифференциальной окраски оказалась невозможной. Хромосомы этих видов не имеют индивидуального рисунка. Темноокрашенные блоки на теломерах различаются по размерам, но различия эти не резкие (рис. 2).

При сравнительном изучении рисунков дифференциальной окраски хромосом на конститутивный гетерохроматин обнаружено, что кариотипы *A. cepa* L. и *A. altaicum* Pall существенно различаются по суммар-



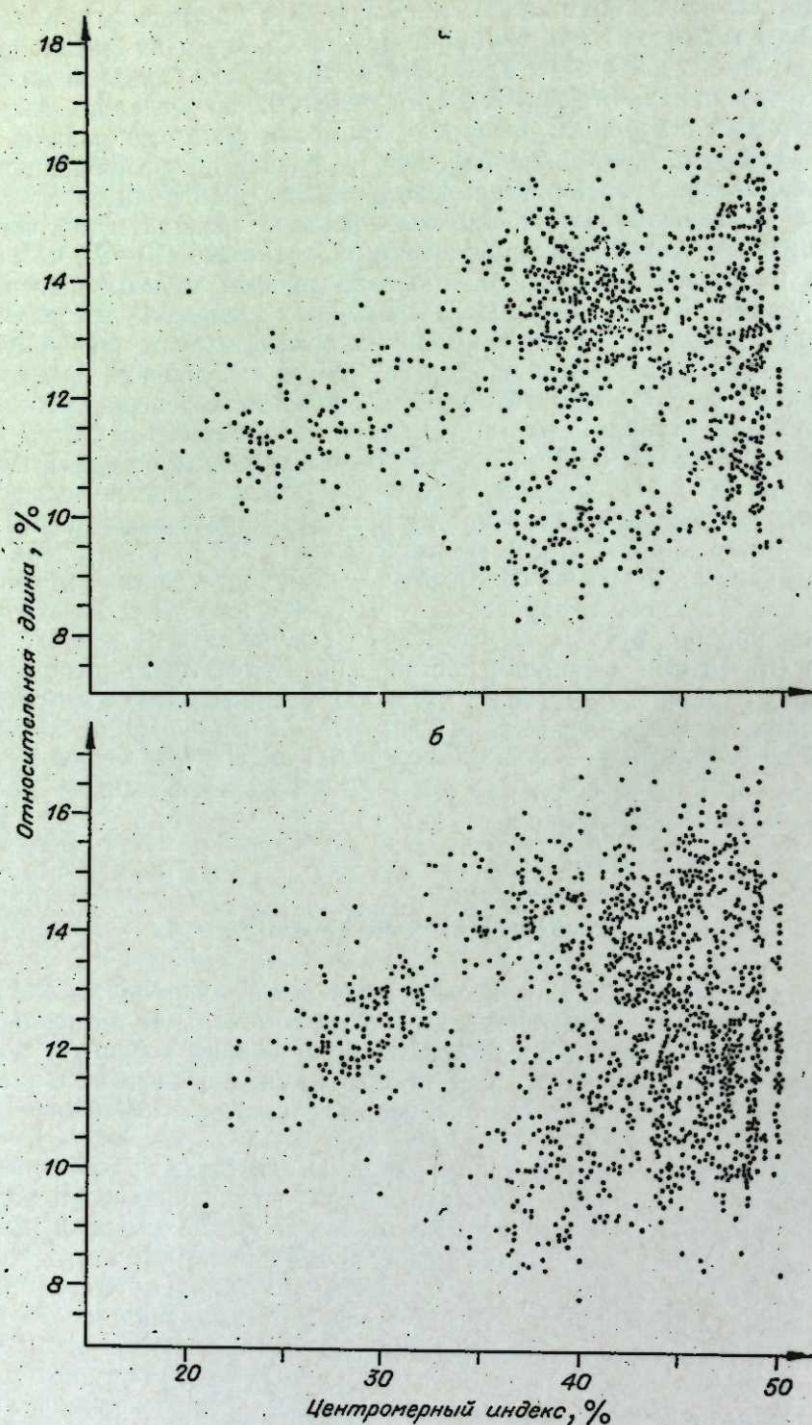


Рис. 1. Поликарнограммы:  
а) *A. cepa* L., б) *A. altaicum* Pall.

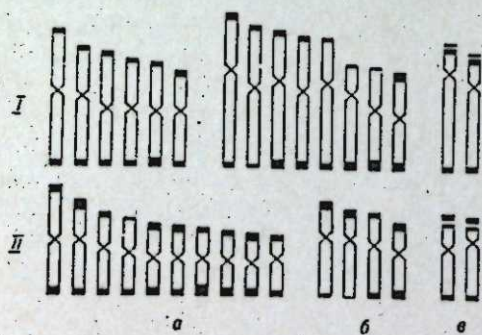


Рис. 2. Идиограммы дифференциально окрашенных хромосом двух метафазных пластинок.  
I. *A. cepa* L. ( $2n=16$ ); II. *A. altaicum* Pall. ( $2n=16$ ).  
а) равноплечие, б) неравноплечие, в) спутничные.

ной длине неокрашивающихся при данном методе участков хромосом. Общая длина темноокрашенных блоков у этих видов примерно одинакова.

Институт цитологии  
и генетики СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/VIII 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. H. Rees, R. N. Jones. Nature, 1967, 216, 5117, 825.
2. С. А. Павулсоне, А. Б. Иорданский, В. М. Гиндильс. Генетика, 1970, 6, № 2, 40.
3. С. А. Павулсоне, А. Б. Иорданский. Генетика, 1971, 7, 2, 48.
4. C. G. Vosa, F. Marchi. Nature new biology, 1972, 237, 75, 191.
5. D. Schweizer. Chromosoma, 1973, 40, 3, 307.
6. I. Takehisa, S. Utsami. Experientia, 1973, 29, 1, 120.
7. P. Dobel, R. Rieger, A. Michaelis. Chromosoma, 1973, 43, 4, 409.
8. N. P. Sarma. A. T. Natarajan, 1973, 74, 2, 233.
9. A. Merker. Hereditas, 1973, 74, 1, 1.
10. C. G. Vosa. Chromosoma, 1973, 43, 3, 269.
11. А. И. Шапова. Цитология, 1974, 16, № 3, 370.
12. Г. А. Похмельных. Генетика, 1974, 10, 6, 14.
13. S. M. Stack, C. R. Clarke. Can. J. Genet. Cytol., 1973, 15, 2, 367.
14. S. M. Stack, C. R. Clarke. Can. J. Genet. Cytol., 1973, 15, 3, 619.

А. И. Шчапова, Л. А. Кравцова

#### COMPARATIVE STUDY ON THE KARYOTYPES OF THE ONION SPECIES DIFFERED IN TOTAL LENGTH OF CHROMOSOME SET

The patterns of the differential staining chromosomes for constitutive heterochromatin were compared in two onion species (*Allium cepa* L., *Allium altaicum* Pall.), which differ in total length of chromosomes, were studied. It was found that the karyotypes of these species differ significantly in the length of chromosome regions unstained by the method used. The total lengths of the darkly staining blocks of species are about the same.

УДК 633.14.576.351.631.501

И. С. ПОПОВА, О. И. СЛИВКОВА

#### ЦИТОМИКСИС В ПОПУЛЯЦИЯХ ТЕТРАПЛОИДНОЙ РЖИ

Цитомиксис, выражающийся в перемещении ядра или его части из клетки-донора в клетку-реципиент, наблюдали в микроспорогенезе тетраплоидных растений озимой ржи сортов Омка, Долинская, Удинская. Максимальное число МКП, затронутых цитомиксисом, отмечено в предмейотической интерфазе и прелептонеме.

По наличию процесса и его интенсивности существует широкая изменчивость между пыльниками и цветками растения, растениями в популяции, популяциями и разными поколениями тетраплоидных форм.

Четкой зависимости между интенсивностью цитомиксиса в профазе мейоза и количеством аномальных тетрад не обнаружено.

Сведения о процессе цитомиксиса у диплоидной ржи встречаются в работах Вудворта [1], Мюнтцинга и Праккена [2]. Романов и Орлова [3] предполагают, что цитологические картины, наблюдаемые Ри-



сом [4] у инбридных линий ржи, можно интерпретировать как проявление картины цитомиксиса. Данные о цитомиксисе у искусственных аутотетраплоидов ржи нам не известны. В цитогенетических исследованиях, посвященных проблеме озерненности тетраплоидной ржи, ранние стадии мейоза, как правило, не анализировались. Целью данной работы было изучение процесса цитомиксиса, определение степени изменчивости явления и анализ возможной связи между цитомиксисом и частотой аномальных тетрад.

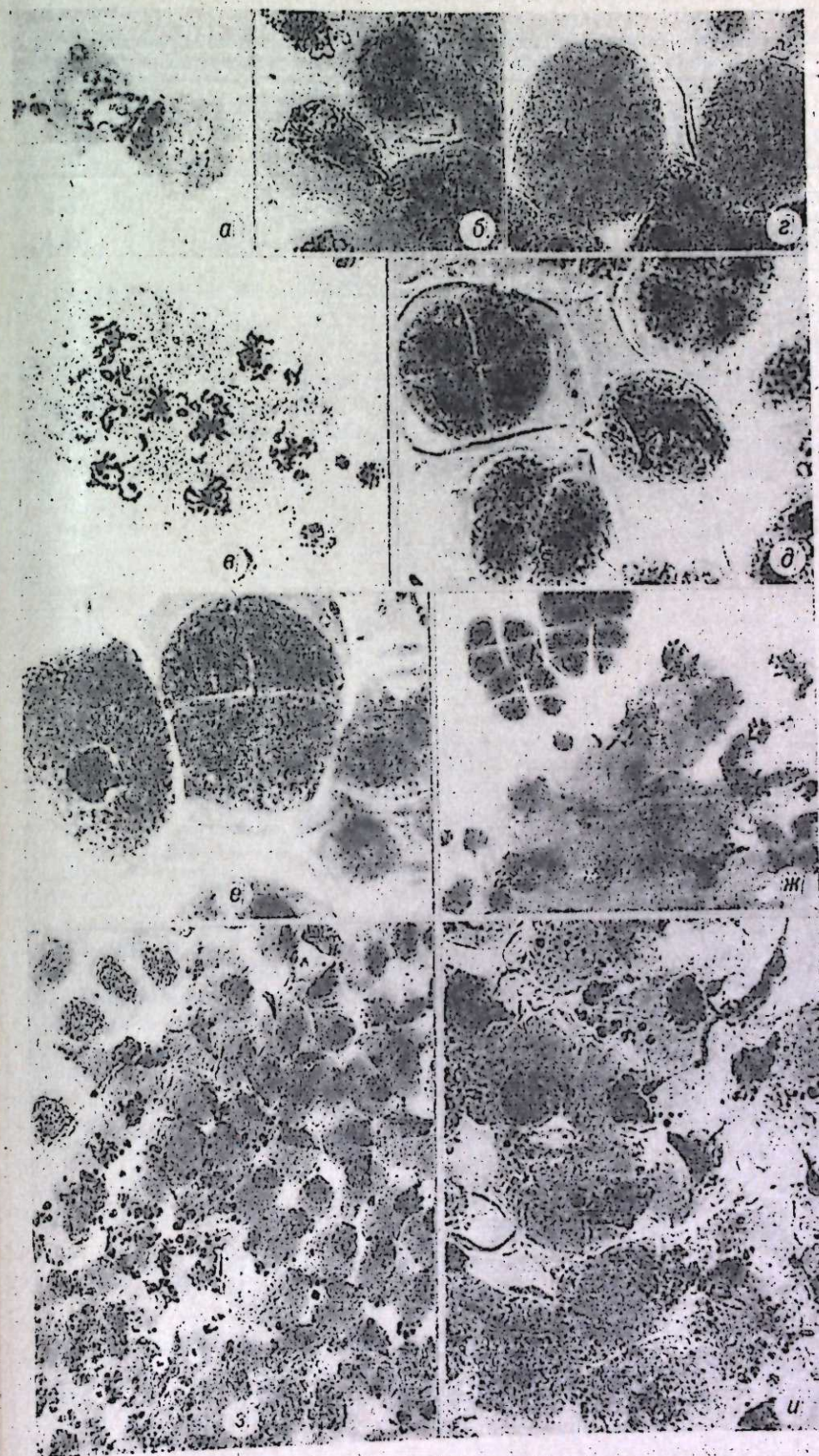
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Колосья случайно выбранных растений из популяций тетраплоидных форм ржи сортов Омка, Долинская, Удинская фиксировали в смеси Ньюкомера и до анализа хранили в холодильнике. Препараты готовили следующим образом. Под бинокулярной лупой скальпелем, изготовленным из препаровальной иглы, отрезали кончик пыльника и содержимое выдавливали на предметное стекло в каплю ацетокармина. Аккуратно, без малейшего нажима накрывали покровным стеклом. Для лучшей окраски и просветления цитоплазмы препараты слегка подогревали. При таком способе приготовления сохранялась целостность сравнительно крупных массивов спорогенной ткани. Анализируя препараты, мы определяли, во-первых, сам факт присутствия феномена и, во-вторых, его интенсивность. Поскольку строгая количественная оценка интенсивности процесса затруднена, но желательна, все исследованные пыльники с мейоцитами на разных стадиях профазы I условно разделили на три группы: I — 1—15 разрозненных МКП с картинами цитомиксиса; II — около 50 МКП с картинами цитомиксиса (в среднем три группы клеток по 15—20 МКП в каждой); III — крупные ассоциации МКП, вовлеченные в процесс цитомиксиса (2—3 и более тяжей и в каждом не менее 50 МКП). Если в цветке наблюдали хотя бы один пыльник, относимый к группе III, то цветок и колос, у которого был исследован этот цветок, относили также к третьей группе. Для определения степени изменчивости картины цитомиксиса между пыльниками цветка, цветками колоса, ярусами колоса (т. 1; 1а, 2) мы просматривали каждый пыльник в отдельности всех цветков одной стороны колоса, учитывая, однако, только пыльники с мейоцитами на разных стадиях профазы I. О частоте растений с картинами цитомиксиса в популяциях тетраплоидной ржи первого и четвертого поколений (т. 3) судили по результатам анализа пыльников цветков, расположенных в нижней трети колоса. У всех растений четвертого поколения одновременно с анализом процесса цитомиксиса определяли число аномальных тетрад. Для упрощения тетраплоидные формы будем обозначать названиями их диплоидных аналогов.

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Картины цитомиксиса, наблюдаемые нами у аутотетраплоидов озимой ржи (см. рисунок, а, б), в принципе мало отличаются от цитомиксиса у триткала, подробно описанного Романовым и Орловой [3]. У тетраплоидной ржи случаи миграции хроматина максимально проявляются в предмейотической интерфазе и в прелептоне, снижаясь к концу пахинеи. Случаи цитомиксиса в диплоне- $M_1$  сравнительно редки.

Существует изменчивость между пыльниками цветка, цветками колоса, колосьями (растениями) и тетраплоидными формами как по наличию цитомиксиса, так и по его интенсивности. Анализ данных табл. 1 показывает, что: 1) число цветков с картинами цитомиксиса у Удинской достоверно выше ( $P_{0,02}$ ), чем у Долинской; 2) число цветков (и соответственно число пыльников), относимых нами к группе I, т. е. к той категории, где цитомиксис — спорадическое явление, достоверно выше ( $P_{0,001}$ ), чем в группах II и III; 3) цветки, относимые нами к группе III, т. е. к группе с ярко выраженным процессом цитомиксиса, составляют в среднем 9% от общего числа проанализированных цветков. Об изменчи-



а, б — картины перемещения хроматина ядра из клетки-донора в клетку-реципиент; в, г, д, е, ж — усложнение характера нарушений на стадиях тетрад и одноядерной пыльцы; з, и — в процессе интенсивного цитомиксиса вовлечены крупные ассоциации мейоцитов, видны длинные карминофильные недифференцированные тяжи.



Таблица 1

Изменчивость между колосьями (растениями) и тетраплоидными формами по числу цветков с цитомиксисом в первом репродуктивном поколении тетраплоидных форм ржи

Форма	Проанализировано		Цветков с цитомиксисом, %	Распределение цветков по группам интенсивности цитомиксиса, %		
	колосьев	цветков*		I	II	III
Долинская ..	12	201	34,8±3,36	20,4	6,5	8,0
Удинская ...	10	155	47,8±4,01	25,2	12,2	10,4

\* Здесь и в табл. 2 в пыльниках этих цветков мейозиты находились на стадиях интерфазы и профазы I мейоза.

востии между растениями по числу цветков с цитомиксисом и интенсивности процесса свидетельствуют данные табл. 2.

Многочисленными морфофизиологическими исследованиями показано, что разные части колоса злаковых биологически неоднородны: по условиям питания, скорости дифференцировки и развития в выгодном положении находится средняя часть колоса [5]. Интересно было опре-

Таблица 2

№ растений	Проанализировано цветков*	Из них с цитомиксисом, %	Колич. цветков в группе		
			I	II	III
57	18	16,7±8,8	3	0	0
101	25	24,0±8,5	4	1	1
210	21	66,7±10,6	9	3	2
257	17	23,0±10,6	3	0	1
293	36	44,0±8,3	8	2	6
437	24	20,8±8,3	3	1	1
725	26	42,9±9,7	6	2	3
2291	10	20,0±12,6	0	2	0

делить, наблюдается ли какая-нибудь связь между числом цветков, затронутых процессом цитомиксиса, и расположением цветков на колосовом стержне. Дополнительный анализ колосьев первого поколения тетраплоидов с точной фиксацией местоположения цветков показал, что в нижней трети число цветков с картинами цитомиксиса в 2—2,5 раза выше, чем в средней и верхней частях колоса (табл. 3). Анализ данных табл. 4 позволяет прийти к следующим представлениям. Цитомиксис довольно широко распространен в популяциях всех изучаемых тетраплоидных форм: в среднем у 80% растений в пыльниках наблюдали картины цитомиксиса. У Омки и Долинской обнаружено достоверное ( $P_{0,05}$ )

Таблица 3

Зависимость между количеством цветков с картинами цитомиксиса и их расположением на колосовом стержне

Форма	Нижняя часть колоса		Средняя часть колоса		Верхняя часть колоса	
	всего	с цитомиксисом, %	всего	с цитомиксисом, %	всего	с цитомиксисом, %
Долинская ..	44	63,6±7,3	37	24±7,0	37	27,0±8,5
Удинская ..	95	48,5±5,1	—	—	74	24,4±5,0

Таблица 4

Число растений с цитомиксисом и его интенсивность у различных тетраплоидных форм ржи в первом и четвертом поколениях

Поколение	Форма	Изучено растений	Из них с цитомиксисом				
			шт.	%	по группам, %		
					I	II	III
C <sub>1</sub>	Омка ..	47	44	93,6	63,6	27,3	9,1
	Долинская ..	69	61	88,4	52,5	27,9	19,6
	Удинская ..	26	21	80,7	28,6	38,1	33,3
C <sub>2</sub>	Омка ..	54	45	83,3	66,7	24,4	8,9
	Долинская ..	80	59	73,8	61,0	23,7	15,3
	Удинская ..	21	15	71,4	73,3	0	26,7

снижение числа растений с цитомиксисом от первого к четвертому репродуктивному поколению, у Удинской при данном объеме выборки это снижение недостоверно. В C<sub>4</sub> происходит некоторое перераспределение растений по группам интенсивности процесса цитомиксиса: увеличивается число растений группы I и уменьшается число растений группы III. Удинская отличается от Долинской и Омки большим числом пыльников с картинами цитомиксиса, но меньшим числом растений, обнаруживающих этот феномен. Правда, при данном объеме выборки разница между Долинской, Омкой и Удинской по числу растений с цитомиксисом недостаточно достоверна.

Если представить, что цитомиксис не артефакт, то независимо от интерпретации его природы возможны три варианта взаимоотношений между наличием цитомиксиса в профазе I и числом аномальных тетрад: чем интенсивнее цитомиксис, тем а) больше аномальных тетрад, б) меньше их, в) оба показателя независимы. В четвертом поколении тетраплоидов у растений, по интенсивности цитомиксиса относимых нами к группе III, процент аномальных тетрад варьировал от 6,6 до 47,6, к группе I — от 5,0 до 45, а у растений без цитомиксиса — от 11,4 до 50,6. Размах изменчивости практически одинаков. Данные табл. 5 показывают, что группы растений, различающихся между собой по интенсивности процесса цитомиксиса, одинаковы по среднему числу аномальных тетрад. Однако цитомиксис, не оказывая явного влияния на число аномальных тетрад, может усложнять картины аномалий на стадии тетрад. Следует учитывать, что картины цитомиксиса анализируются в пыльниках одних цветков, а его возможные последствия — в пыльниках других цветков, у которых цитомиксис мог иметь место до момента фиксации. Поэтому к вопросу о возможных последствиях цитомиксиса приходится подходить весьма осторожно. У растений, относимых нами к группам II и III, в пыльниках с мейоцитами на стадии тетрад мы наблюдали синцитии разного размера (см. рисунок, в), отдельные клетки или целые массивы крупных, густо красящихся кармином МКП, развитие которых остановилось на какой-либо одной стадии профазы I, крупные клетки с пикнотическим, рассыпанным по цитоплазме или собранным в крупную пикнотическую каплю хроматином (см. рисунок, г, д, е) и разного размера участки деградированной спорогенной ткани (см. рисунок, ж). У Удинской вместе с более

Таблица 5

Сравнительные данные по числу аномальных тетрад и степени проявления цитомиксиса в четвертом поколении тетраплоидных форм ржи

Форма	Средний % аномальных тетрад у растений с разной степенью проявления цитомиксиса		
	нет цитомиксиса	I группа	III группа
Омка	22,3	21,1	22,2
Долинская	22,8	25,1	25,8
Удинская	21,9	23,0	15,0



четким проявлением картин цитомиксиса в профазе I чаще, чем у Омки и Долгинской, наблюдали усложнение характера нарушений на стадии тетрад.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В проблеме цитомиксиса наиболее дискуссионны три вопроса: причины возникновения процесса, пути осуществления цитомиксиса и его последствия. Предположения относительно природы цитомиксиса можно суммировать следующим образом. 1. Цитомиксис — это артефакт, патология, мгновенная ответная реакция организма на механическое повреждение, фиксацию и приготовление препаратов [6, 7]. 2. Цитомиксис — это процесс, в той или иной степени сопутствующий мейозу, но: а) обусловленный существенным изменением физиолого-биохимического баланса внутри организма [8—11] и б) постоянно, в норме сопровождающий мейоз [12, 13].

Феномен цитомиксиса чаще обнаруживается у форм, подвергавшихся воздействию химических и физических мутагенов, у авто- и аллополиплоидов, внутри- и межвидовых гибридов, инцухт-линий, т. е. в ситуациях, действительно связанных с возможным нарушением физиологического равновесия.

Предполагают, что независимо от того, является ли цитомиксис артефактом или это процесс, реально протекающий в природе, он не первопричина в цепи событий, а результат других аномалий, зависящих, возможно, от генотипа: изменения физической проницаемости клеточных мембран, вязкости цитоплазмы [7], нарушения и выравнивания внутриклеточного давления [10, 14], дефектов в формировании клеточных перегородок [11], дефицита питательных веществ [15] и т. д.

Наши данные подтверждают представление о том, что процесс цитомиксиса чрезвычайно вариабелен на уровне пыльников и цветков соцветий. Сравнение форм *Triticale* [3, 16], мутантных линий ячменя [17] или в нашем случае тетраплоидных форм ржи показывает, что генотип экспериментальной формы, по-видимому, может оказывать влияние на степень проявления цитомиксиса. Известно, что с поколениями в популяциях искусственных тетраплоидов происходит некоторая стабилизация физиолого-биохимических процессов. Намечается тенденция к снижению числа растений с цитомиксисом от первого к четвертому поколению. В разных ярусах колоса мы наблюдали разное число цветков с цитомиксисом, что можно связать с большей упорядоченностью процессов в средней трети колоса.

Однако вариабельность, на каком бы уровне она ни проявлялась, не может опровергнуть или поддержать любую точку зрения на природу цитомиксиса, поскольку вариабельность возможна и тогда, когда цитомиксис — ответная реакция на механическое раздражение, и тогда, когда это процесс, реально существующий *in vivo*, если, конечно, сам цитомиксис является показателем физиологического равновесия организма.

Более или менее понятны сейчас пути, по которым может осуществляться цитомиксис. У большинства видов и форм, как и у тетраплоидной ржи, максимум картин цитомиксиса приходится на предмейотическую профазу и ранние стадии профазы I мейоза, но число клеток, затронутых цитомиксисом, неизменно сокращается к дипломе, а на стадии  $M_1$  и  $A_1$  встречается спорадически. Благодаря развитию электронной микроскопии возникло представление о цитоплазматических связях между МКП у растений и между сперматоцитами у животных. Эти цитоплазматические связи называют по-разному: просто «связями» («connections») [18], «межклеточными мостами» [19], «цитомиктическими каналами» [6], «цитоплазматическими мостами» [11]. Электронномикроско-

пические фотографии отражают перемещение через каналы пластид, митохондрий, структурных единиц аппарата Гольджи и частей ядерного материала [6, 11, 18, 19]. Предполагают, что «цитоплазматические мосты» не являются артефактом и широко распространены в мейозе у животных и растений [11, 19]. Вопрос о происхождении «цитоплазматических каналов» остается открытым. По Хеслоп-Харисону [6] «цитомиктические каналы» развивается не из плазмодесм, а возникают заново и примерно в 3000 раз шире плазмодесм. Как указывается в работе [18], каковы бы ни были предположения относительно их происхождения, не вызывает сомнения тот факт, что первопричина заключается в неполном формировании клеточных перегородок. По наблюдениям Хеслоп-Харисона, «цитомиктические каналы» исчезают перед  $M_2$ , когда мейоциты одеваются толстой каллозной оболочкой [6]. Сарвелла [8] пишет, что «цитоплазматические каналы» между мейоцитами существуют на всех стадиях мейоза от интерфазы до  $T_2$ , но наиболее сильно развиты во время дифференциации МКП из археспориальной ткани или в ранней профазе. Совпадение времени существования каналов и максимума наблюдаемых картин цитомиксиса позволило выдвинуть предположение, что эти каналы как раз и являются основной дорогой, по которой осуществляется процесс цитомиксиса.

Авторы статей, в которых рассматриваются возможные последствия и эволюционное значение цитомиксиса, вольно или невольно интерпретируют цитомиксис как реально существующий процесс, поскольку понятно, что артефакты последствий не имеют. Все рассуждения о последствиях цитомиксиса предположительны, так как нет ни одного конкретного эксперимента, где была бы прослежена судьба цитомиктических клеток. Полагают, что цитомиксис может приводить к образованию анеуплоидных гамет и двуядерных клеток [3, 8, 15, 16]. Эволюционное значение аномальных клеток, возникающих в процессе цитомиксиса, предсказать трудно, так как проблематична сама жизнеспособность клеток, вовлеченных в процесс цитомиксиса. Наибольшей способностью включиться в ядра клетка-доноров с последующим возникновением анеуплоидных гамет обладают хромосомы или фрагменты хромосом, перемещающиеся в диакнезе или  $M_1$ . Но, как отмечают исследователи [3, 16], вероятность совпадения многих событий так мала, что может возникнуть лишь небольшое число анеуплоидных гамет.

Судьба цитомиктических клеток у тетраплоидной ржи может быть разной в зависимости от интенсивности самого процесса. В пыльниках, относимых нами к III группе, в процесс цитомиксиса вовлечены, как правило, длинные ассоциации или тяжи МКП, где сравнительно часто границы и формы клеток очерчены слабо, формы ядер неопределены, клетки-доноры одновременно являются и клетками-реципиентами, перемещение хроматина разнонаправленно, МКП пересекаются карминофильными недифференцированными цитоплазматическими тяжами разного размера. Налицо все признаки деградации участка спорогенной ткани, вовлеченной в процесс цитомиксиса (см. рисунок, з, и). Такие же участки деградированной ткани мы наблюдали на стадии тетрад и одноядерной пыльцы. Возможно поэтому в нашем материале, так же, как это показано в работе Шкутний и Козловской [16], мы не нашли явной зависимости между интенсивностью процесса цитомиксиса и числом аномальных тетрад.

Процесс цитомиксиса обусловлен, по-видимому, комплексом первичных аномалий и, в частности, нарушениями формирования клеточных перегородок. Мейоциты, вовлеченные в процесс интенсивного цитомиксиса, не вступают во второе деление мейоза.

Обсуждая возможное эволюционное значение цитомиксиса, следует иметь в виду, что для тетраплоидной ржи характерно выживание в популяциях анеуплоидов, главным образом с числом хромосом  $4n \pm 1$ .



Предполагают, что отбор идет на уровне гамет, зигот и на различных стадиях развития растений. Поэтому, если даже и образуются анеуплоидные гаметы как результат цитомиксиса, вряд ли они будут играть какую-либо роль в увеличении численности анеуплоидных растений в популяциях. Мы разделяем точку зрения, высказанную Миляевой [15] и Готшалком [20], предполагая, что эволюционное значение всех процессов, интерпретируемых как цитомиксис, может заключаться в обеспечении выживания одних мейозитов за счет гибели других на фоне любого изменения физиологического равновесия, нестабильности и несбалансированности внутренних условий. Эта нестабильность может иметь локальное распространение в пределах микроспорангия, пыльника, цветка и колоса, а шире — быть отражением процессов, протекающих в популяции. Интенсивный цитомиксис можно рассматривать как своеобразный защитный механизм, выводящий из строя резко аномальные клетки или группы клеток спорогенной ткани.

### ВЫВОДЫ

Цитомиксис изучали в мейозе у тетраплоидных форм ржи сортов Долинская, Омка, Удинская. Установлено, что максимальное проявление картин цитомиксиса происходит в предмейотической интерфазе и прелетонеме. Между пыльниками цветка, цветками колоса, растениями в популяциях и популяциями существует изменчивость как по наличию процесса, так и по его интенсивности.

Отмечена тенденция к снижению частоты пыльников с цитомиксисом в средней и верхней трети колоса, числа растений с цитомиксисом в популяции Удинской и в четвертом поколении тетраплоидных форм. Четкой зависимости между интенсивностью цитомиксиса в профазе мейоза и количеством аномальных тетрад не обнаружено.

Институт цитологии  
и генетики СО АН СССР,  
Новосибирский государственный университет

Поступила в редакцию  
4/II 1974

### ЛИТЕРАТУРА

1. P. H. Woodworth. J. Arnold Arboretum, 1931, 12, 23.
2. A. Müntzing, R. Prakken. Hereditas, 1941, 27, 273.
3. И. Д. Романов, И. Н. Орлова. Генетика, 1971, 7, № 12, 5.
4. H. Rees. J. Heredity, 1955, 9, N 1, 93.
5. Н. Н. Овчинников, Н. М. Шиханова. Закономерности онтогенеза однолетних культурных злаков. М., «Наука», 1964.
6. J. Heslop-Harrison. Ann. Bot., 1966, 30, № 118, 221.
7. S. T. Takats. Amer. Journ. Bot., 1962, 49, 748.
8. P. Sarvella. Cytologia, 1958, 23, 14.
9. П. Магешвари. Эмбриология покрытосемянных. М., Изд-во иностр. лит., 1954.
10. J. Tarkowska. Acta Soc. bot. Polon., 1966, 35, № 1, 25.
11. J. Clérot. J. Ultrastructure research, 37, № 5—6, 690.
12. B. Schnack, S. Fehleisen. Darwiniana, 1957, 11, № 2, 244.
13. М. В. Ключарева. Докл. АН СССР, 1970, 19, № 1, 201.
14. R. R. Gates. Ann. bot., 25, 909.
15. Э. Л. Миляева. Бюлл. ГБС, 1965, вып. 59.
16. Ф. М. Шкутина, В. Ф. Козловская. Генетика, 1974, 10, № 5.
17. О. Р. Камга. Hereditas, 46, № 3—4.
18. N. C. Risueno, G. Gimenez-Martin, J. F. Lopez-Saez, M. I. R.—Gascia. Cytologia, 34, № 2, 262.
19. W. Fawcett, S. Ito, D. Slautterback. J. Biophysic and Biochem. Cytol., 5, № 3, 453.
20. W. Gottschalk. Chromosome Inform. Serv. Tokyo, 6, 6.

I. S. Popova, O. I. Slivkova

### CYTOMIXIS IN POPULATIONS OF TETRAPLOID RYE

Cytomixis was studied in microsporogenesis of tetraploid forms of rye varieties of Dolinskaya, Omka, Udinskaya. Cytomixis was most expressed at premitotic interphase and preleptonema. Anthers and flowers were found to differ in the presence and level of cytomixis; these differences were established within and between rye populations. It was also shown that the frequency of anthers with cytomixis tends to decrease in the upper and middle parts of the spike; the number of plants with cytomixis also tended to be lower in population of Udinskaya and in the fourth generation of all three tetraploid forms (in compared with C<sub>1</sub>). There was no direct relation between cytomixis level at prophase of meiosis and the number of anomalous tetrads.

УДК 581.167 : 633.11

И. А. ЦИЛЬКЕ

### МОНОСОМНЫЙ АНАЛИЗ ВЕСА ЗЕРНА С КОЛОСА У МЯГКОЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

В полевых условиях 1971—1972 гг. изучались гибриды  $F_1$  и  $F_2$ , полученные в результате скрещивания 21 моносомной линии сорта Чайниз Спринг с сибирским сортом Мильтурум 553, дисомные гибриды  $F_1$  и  $F_2$  и исходные сорта. В 1971 г. 13 моносомных гибридов  $F_2$  достоверно отличались от дисомного гибрида  $F_2$  по весу зерна с колоса, причем только в одном случае (1В) моносомный гибрид превысил дисомный. В 1972 г. 15 моносомных гибридов  $F_1$  и 11 гибридов  $F_2$  достоверно отличались от дисомного гибрида  $F_1$  и  $F_2$ , причем в четырех случаях (2А, 1В, 5В, 6Д) вес зерна колоса у моносомного гибрида был выше, в остальных же случаях ниже, чем у дисомного гибрида. Наблюдалось значительное взаимодействие гибрида  $\times$  год. Наибольшая эффективность в моносомном состоянии проявилась по хромосомам 2А, 5А, 7А, 1В, 3В, 4В, 1Д, 2Д, 3Д, 4Д, 5Д, 6Д и 7Д. Предполагается, что вес зерна с колоса контролируется многими генами со сложным аллельным и неаллельным взаимодействием, но главным является аддитивное действие.

Методы цитогенетического анализа качественных и количественных признаков пшеницы детально изложены в ряде работ [1—4]. В коллективной монографии «Цитогенетика пшеницы и ее гибридов» [5] рассмотрены методы анеуплоидного анализа в связи с его использованием в генетико-селекционных исследованиях пшеницы.

Колос пшеницы представляет собой сложный комплекс признаков, имеющих важное селекционное и таксономическое значение. Различное сочетание и выраженность элементов структуры колоса создают большое разнообразие по форме и плотности, а следовательно, и по его продуктивности. Вес зерна колоса находится в прямой корреляции с его крупностью и числом зерен, а последнее с числом колосков и числом зерен в колоске. Каждый элемент колоса контролируется многими генами с различным характером действия и взаимодействия. Выраженность каждого элемента колоса зависит как от генотипа, так и от условий внешней среды.

Поскольку количественные признаки контролируются в основном генами с аддитивным действием, то моносомическое состояние должно исключить часть генетической информации, необходимой для нормального развития признака. Сравнивая каждый из 21 моносомных гибридов (а точнее, смешанный гибрид по хромосомной конституции) с дисомным гибридом, можно выявить если не все хромосомы, то по крайней мере те, в которых локализованы гены с главными эффектами. Для этой це-



ли, вероятно, может быть использовано и первое, и второе поколения гибридов. Следует, однако, отметить, что моносомный анализ не может выявить все типы действия и взаимодействия генов, контролирующих количественные признаки.

Рабочая гипотеза, которой придерживался автор при планировании и проведении эксперимента, рассмотрена в статье [6]. Результаты моносомного анализа длины стебля и плотности колоса сообщались ранее [7, 8]. В настоящей статье приводятся результаты анализа веса зерна с колоса. Этот признак относится к категории количественных признаков, и нет сомнения в том, что он контролируется большим числом генов с разным типом действия. Можно предположить, что во всех хромосомах локализованы гены, которые в той или иной степени влияют на продуктивность колоса. Задача исследования заключалась в том, чтобы выявить эффекты отдельных хромосом на выраженность одного из основных признаков — веса зерна с колоса. Для решения этой задачи сравнивались моносомные гибриды  $F_1$  и  $F_2$  с дисомным гибридом  $F_1$  и  $F_2$ .

### МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА, УСЛОВИЯ

Цитологически идентифицированные моносомные растения (♀) по 21 линии сорта Чайниз Спринг скрещивались с сортом Мильтурум 553 (♂). Полевой опыт закладывался по методике [8] в 1971 и 1972 гг. на опытном поле СибНИИСХоза.

#### Варианты опыта

1. Сорт Мильтурум 553 ( $2n = 42$ ) (♂).
2. Сорт Чайниз Спринг ( $2n = 42$ ), базовый сорт моносомных линий.
3. Первое поколение гибридов ( $F_1$ ) по 21 комбинации Моно-Чайниз Спринг × Мильтурум 553. Гибриды представляют собой популяции с генотипами:  $2n-1=41$  ( $\approx 75\%$ ),  $2n=42$  ( $\approx 25\%$ ).
4. Второе поколение гибридов ( $F_2$ ) по 21 комбинации Моно-Чайниз Спринг × Мильтурум 553. Гибриды представляют собой популяции:  $2n-1=41$  ( $\approx 74\%$ ),  $2n=42$  ( $\approx 23\%$ ),  $2n-2=40$  ( $\approx 3\%$ ).

5. Первое поколение дисомного гибрида Чайниз Спринг × Мильтурум 553.
  6. Второе поколение дисомного гибрида Чайниз Спринг × Мильтурум 553.
- Опыт закладывался в 1971 г. в восьмикратной, а в 1972 г. в четырехкратной повторности. Делянки двухрядковые в 1971 г. и трехрядковые в 1972 г. Длина рядка 200 см. Семена высевали ручной сажалкой с междурядьем 4 см и расстоянием в рядке 10 см. Структурный анализ проведен по каждому растению. Вес зерна с колоса определен путем деления веса зерна растения на число продуктивных колосов. Число анализируемых растений колеблется от 51 до 170 (составляет в среднем на гибрид 115).

Условия вегетации существенно различались по годам, особенно по водному и температурному режиму. В 1971 г. выпало осадков в июне на 18 мм больше, а в июле на 50 мм меньше многолетней нормы. Среднесуточная температура воздуха в июне равна средней многолетней, в июле на  $1,4^\circ$  выше, в августе на  $0,8^\circ$  ниже. Относительно высокая температура и малое количество осадков в июле создали неблагоприятные условия в период колосения и цветения пшеницы. В 1972 г. осадков выпало в июне на 31 мм, августе на 18 мм больше и в июле на 13 мм меньше многолетней нормы. Температура воздуха в июне на  $1,1^\circ$ , в июле на  $1,9^\circ$  и в августе на  $1,5^\circ$  ниже средней многолетней. Значительный недобор тепла при хорошей обеспеченности влагой создал в 1972 г. неблагоприятные условия при наливе и созревании зерна.

### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ вариантов показывает, что по весу зерна с колоса различия между гибридами  $F_1$  и  $F_2$  достоверны с высокой степенью вероятности ( $P < 0,001$ ) и в 1971, и в 1972 г. (табл. 1). Корреляционным анализом установлено, что связь между поколениями по весу зерна с колоса не очень тесная: в 1971 г.  $r = +0,772$  ( $P < 0,001$ ), в 1972 г.  $r = +0,520$  ( $P < 0,05$ ). Это, вероятно, объясняется тем, что  $F_1$  и  $F_2$  каждого гибрида различаются по хромосомной конституции. В  $F_1$  моносомного гибрида

Таблица 1

#### Результаты дисперсионного анализа

Источник изменчивости	1971 г.				1972 г.			
	$F_1$		$F_2$		$F_1$		$F_2$	
	ms	$F^*$ факт	ms	$F^*$ факт	ms	$F^*$ факт	ms	$F^*$ факт
Гибриды	3,02	9,15	1,99	6,03	1,59	8,83	1,58	7,06
Повторность + растения	0,33	—	0,33	—	0,18	—	0,22	—

\*  $F$  при  $P < 0,001 = 1,90$ .

часть генов ( $\approx 25\%$ ) имеет такую же хромосомную конституцию, как и дисомный гибрид, тогда как дисомные растения в популяции  $F_2$  отличаются от дисомного гибрида. Кроме того, в  $F_2$  часть растений ( $\approx 3\%$ ) имеет нуллисомную структуру. Различия в хромосомной конституции в сочетании с рекомбинацией генов на этом фоне приводят, вероятно, к существенным изменениям в реакции генотипа в  $F_1$  и  $F_2$  на условия внешней среды.

О значительном взаимодействии генотип × среда свидетельствует слабая корреляция между гибридами по годам как в  $F_1$  ( $r = +0,442$ ), так и в  $F_2$  ( $r = +0,222$ ).

Данные о весе зерна с колоса по моносомным и дисомным гибридам ( $F_1$  и  $F_2$ ) и исходным сортам приведены в табл. 2. В 1972 г. вес зерна с колоса в целом по опыту выше, чем в 1971 г. У гибридов во втором поколении вес зерна в среднем ниже, чем в первом поколении. В 1971 г. исходные сорта существенно различались: в 1972 г. различия между сортами недостоверны. У сорта Чайниз Спринг вес зерна сильнее колебался по годам, чем у сорта Мильтурум 553. В менее благоприятных условиях (1971 г.) моносомные гибриды  $F_1$  по весу в среднем приближались к сорту Мильтурум 553, а  $F_2$  занимали промежуточное положение между сортами. Дисомный гибрид  $F_2$  в этих условиях ближе к сорту Мильтурум 553. В 1972 г. исходные сорта не различались, а моносомные гибриды  $F_1$  в среднем приближались к сорту Чайниз Спринг. У дисомного гибрида  $F_1$  проявился гетерозисный эффект (7%), который, однако, статистически не достоверен. В  $F_2$  дисомного гибрида вес зерна достоверно снизился по сравнению с  $F_1$ . Это свидетельствует о том, что гетерозисный эффект вызван сверхдоминированием.

У большинства моносомных гибридов вес зерна с колоса ниже, чем у дисомных гибридов, и если не во всех случаях отклонения достоверны, то это говорит лишь о недостаточной чувствительности применяемой методики испытания гибридов в полевых условиях (табл. 2). Общее заключение таково, что моносомное состояние почти по всем хромосомам в исследуемом материале приводит к снижению продуктивности колоса. В 1971 г. 13 моносомных гибридов  $F_2$  достоверно отличались от дисомного гибрида  $F_2$  по весу зерна с колоса, причем только в одном случае (1В) моносомный гибрид превысил дисомный. В 1972 г. 15 моносомных гибридов  $F_1$  и 11 гибридов  $F_2$  достоверно отличались от дисомного гибрида  $F_1$  и  $F_2$ , причем в четырех случаях (2А, 1В, 5В, 6Д) вес зерна колоса у моносомного гибрида был выше, в остальных же случаях ниже, чем у дисомного гибрида.

По изучаемому признаку проявилось сильное взаимодействие гибрида × среда. Только по трем гибридам, моносомным по хромосомам 4Д, 5Д и 7Д, продуктивность колоса в  $F_1$  и  $F_2$  достоверно снизилась как в 1971 г., так и в 1972 г. В 1971 г. наибольшая эффективность в моносомическом состоянии проявилась по хромосомам 6А, 1В, 3В, 4В, 1Д, 2Д, 4Д, 5Д и 7Д, а в 1972 г. — по хромосомам 2А, 5А, 7А, 5В, 3Д, 4Д, 5Д,



Таблица 2

Гибриды и родители	Вес зерна с колоса, г						
	1971 г.			1972 г.			
	$F_1$	$F_2$		$F_1$		$F_2$	
$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\pm d$	$\bar{x}$	$\pm d$	$\bar{x}$	$\pm d$	
Моно 1А×М553	1,02	0,88	-0,18*	1,20	-0,12*	1,19	+0,06
2А×	1,36	0,98	-0,08	1,46	+0,14**	1,30	+0,17**
3А×	0,86	0,85	-0,21*	1,17	-0,15**	1,12	-0,01
4А×	0,98	0,90	-0,16	1,25	-0,07	1,10	-0,03
5А×	1,08	0,94	-0,12	1,17	-0,15**	1,01	-0,12*
6А×	1,02	0,82	-0,24**	1,37	+0,05	1,10	-0,03
7А×	1,08	1,05	-0,01	1,12	-0,20***	1,02	-0,11*
По генотипу А	1,06	0,92	-0,14	1,25	-0,07	1,12	-0,01
Моно 1В×М553	1,38	1,28	+0,22**	1,19	-0,13*	1,27	+0,14**
2В×	1,24	0,97	-0,09	1,12	-0,20***	1,20	+0,07
3В×	0,81	0,80	-0,26**	1,30	-0,02	0,96	-0,17**
4В×	0,69	0,66	-0,40***	0,98	-0,34***	1,09	-0,04
5В×	1,19	0,98	-0,08	1,12	-0,20***	1,27	+0,14**
6В×	1,12	0,85	-0,21*	1,19	-0,13*	1,12	-0,01
7В×	1,31	0,93	-0,13	1,20	-0,12*	1,12	-0,01
По генотипу В	1,11	0,92	-0,14	1,16	-0,16	1,15	+0,02
Моно 1Д×М553	1,04	0,67	-0,39***	1,25	-0,07	1,21	+0,08
2Д×	0,82	0,76	-0,30***	1,24	-0,08	1,14	+0,01
3Д×	0,98	1,01	-0,05	1,13	-0,19***	0,95	-0,18**
4Д×	0,84	0,74	-0,32***	1,07	-0,25***	1,00	-0,13*
5Д×	0,74	0,78	-0,28***	0,83	-0,49***	0,89	-0,23***
6Д×	1,13	0,79	-0,27**	1,24	-0,08	1,27	+0,14**
7Д×	1,00	0,76	-0,30***	1,15	-0,17**	0,99	-0,14**
По генотипу Д	0,94	0,79	-0,27	1,13	-0,19	1,06	-0,07
По всем гибридам	1,04	0,88	-0,18	1,18	-0,14	1,11	-0,02
Ч. С.×М553	—	1,06	—	1,32	—	1,13	—
Ч. С.	0,60	—	—	1,23	—	—	—
М553	1,09	—	—	1,25	—	—	—
*НСР <sub>0,05</sub>			0,17		0,11		0,10
**НСР <sub>0,01</sub>			0,22		0,14		0,14
***НСР <sub>0,001</sub>			0,28		0,18		0,19

6Д и 7Д. Полученные результаты отчетливо показывают, что нельзя сделать определенные выводы о генетическом контроле такого количественного признака, как вес зерна с колоса, по результатам изучения гибридов в одних условиях. Генетическая система контроля развития количественных признаков находится в сложном взаимодействии с условиями внешней среды. В зависимости от сочетания факторов внешней среды на разных этапах развития организма существенно изменяется аллельное и неаллельное взаимодействие генов, что, в свою очередь, сказывается на характере наследования признака. Моносомный анализ показал, что продуктивность колоса контролируется многими генами, которые локализованы во всех хромосомах, кроме 4А. Можно ожидать, что испытание гибридов в других условиях выявило бы и эффект хромосомы 4А. Анализ показал также, что эффект моносомии зависит от хромосомной конституции генотипов в  $F_1$  и  $F_2$ . Моносомическое состояние (за исключением четырех случаев) приводит к уменьшению выраженности признака, что свидетельствует о дозовом эффекте хромосом и аддитивном действии генов, контролируемых рассматриваемый признак. Отсутствие одной хромосомы у большинства растений гибрида ( $\approx 75\%$ )

исключает часть информации, обуславливающей продуктивность колоса. Вероятно также и то, что отсутствие хромосомы в какой-то степени отрицательно сказывается на метаболизме клеток и в целом на морфогенетических процессах.

Главная же причина эффекта моносомного состояния заключается в том, что каждый элемент структуры колоса контролируется многими генами. К этим элементам относятся длина колоса, число колосков, число зерен в колосе и в колоске, крупность зерна. Каждый из этих признаков может быть расчленен еще на элементы, особенно, если учесть физиологические, биохимические и другие свойства. Поэтому исключение любой хромосомы (т. е. 2,38% генетической информации) из полного хромосомного набора (42 хромосомы=100%) должно сказаться на конечном результате развития колоса, его продуктивности.

Особое значение имеют случаи, когда моносомное состояние приводит к увеличению веса зерна с колоса по сравнению с дисомным. Видимо, в этих случаях исключались гены с ингибирующим действием на какие-то элементы структуры колоса. И в этих случаях внешняя среда играет важную роль.

На основании полученных данных предполагается, что вес зерна колоса контролируется многими генами, в основном с аддитивным действием. Результаты двухлетнего изучения гибридов показывают, что наибольшая эффективность в моносомном состоянии проявилась по хромосомам 2А, 1В, 3В, 4В, 1Д, 2Д, 3Д, 4Д, 5Д, 6Д и 7Д. Полученная информация может быть использована в дальнейшем при генетических исследованиях, связанных с замещением хромосом, и при разработке селекционных программ по пшенице.

## ВЫВОДЫ

1. Моносомное состояние у гибридов  $F_1$  и  $F_2$ , полученных в результате скрещивания моносомных линий сорта Чаймиз Спринг с сибирским сортом Мильтурум 553, вызывает снижение веса зерна колоса, за исключением четырех случаев (1В — 1971 г., 2А, 1В, 5В, 6Д — 1972 г.), при которых моносомное состояние достоверно вызывает увеличение веса зерна по сравнению с дисомным гибридом.

2. Наибольшая эффективность в моносомном состоянии проявилась в 1971 г. по хромосомам 6А, 1В, 3В, 4В, 1Д, 2Д, 4Д, 5Д, 6Д, 7Д, а в 1972 г. по хромосомам 2А, 5А, 7А, 3Д, 4Д, 5Д и 7Д.

3. Наблюдалось значительное взаимодействие гибрида×год. По трем гибридам ( $F_1$  и  $F_2$ ), моносомным по хромосомам 4Д, 5Д и 7Д, достоверно снизился вес зерна с колоса как в 1971 г., так и в 1972 г.

Сибирский  
научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства,  
Омск

Поступила в редакцию  
24/ХII 1973

## ЛИТЕРАТУРА

1. E. R. Sears. Res. Bul. Mis. Agric. Expt. Stat., 1954, 572, 1—58.
2. У. Уильямс. Генетические основы и селекция растений. М., «Колос», 1968.
3. Ф. Эллиот. Селекция растений и цитогенетика. М., Изд-во иностр. лит., 1961.
4. I. Kuspiga, I. Ungau. Canad. J. Genet. and Cytol., 1959, 1, 267.
5. Цитогенетика пшеницы и ее гибридов. М., «Наука», 1971.
6. R. E. Allan, O. A. Vogel. Crop. Science, 1963, 3, № 6, 538.
7. И. А. Цильке, О. И. Майстренко, Б. И. Герасенков. Научные труды СибНИИСХоза, 1973, 4, (19).
8. Р. А. Цильке, И. А. Цильке. Генетика, 1973, IX, № 5.



MONOSOMIC ANALYSIS OF GRAIN WEIGHT PER SPIKE  
IN COMMON SPRING WHEAT

The results of the analysis on grain weight over monosomic hybrids  $F_1$  and  $F_2$  Chinese Spring  $\times$  Milturum 553 are reported. Significant deviations from the control of grain weight were observed for 12 hybrids  $F_1$  in 1971, for 14 hybrids  $F_1$  and 8 hybrids  $F_2$  in 1972. Chromosomes 3B, 4B, 1D, 3D, 4D, 5D, and 7D are more effective.

УДК 576.809.558

Л. Л. ГУБАНОВА, Т. А. НОСИКОВА

ПОЛУЧЕНИЕ СТРЕПТОМИЦИНУСТОЙЧИВЫХ МУТАНТОВ  
У АУКСОТРОФНЫХ ШТАММОВ НЕКОТОРЫХ  
МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ ПОМОЩИ РАЗЛИЧНЫХ МУТАГЕНОВ

С использованием мутагенных факторов физической и химической природы у тирозинзависимого штамма *Azotobacter suis*  $H_{70}$  и лизинзависимого *Escherichia coli*  $P_{24}$  получены стрептомицинустойчивые мутанты.

УФ-лучи и нитрозозетилмочевина (НЭМ) индуцируют у этих штаммов мутанты, устойчивые к 50—100 ед/мл стрептомицина. 5-бромурацил вызывает возникновение мутантов, устойчивых к 10 000—50 000 ед/мл стрептомицина. По-видимому, эти мутанты носят внеядерный характер.

Полученные стрептомицинустойчивые мутанты *E. coli*  $P_{24}$  могут быть использованы в лабораторных условиях для упрощения микробиологического метода определения лизина. Применение стрептомицинустойчивого мутанта *Az. suis*  $H_{70}$  в качестве продуцента триптофана с добавлением в среду стрептомицина позволяет избежать опасности засорения посторонней микрофлорой.

Для получения мутантов микроорганизмов, устойчивых к антибиотикам, используются различные мутагены — X- и УФ-лучи, этиленмин и супермутагены. По мнению некоторых авторов, наибольший эффект в селекции стрептомицинустойчивых форм дают УФ-лучи и этиленмин [1].

В последнее время широкое применение в селекции ауксотрофных форм и форм, устойчивых к антибиотикам, нашли химические мутагены — 5-бромурацил [2, 3], N-нитрозометилмочевина, N-нитрозозетилмочевина [4—6], N-метил-N'-нитро-N-нитрозогуанидин [7—9].

Применение химических мутагенов в селекции микроорганизмов позволяет резко повысить их наследственную изменчивость и получать ценные штаммы. По мнению И. А. Рапопорта, N-нитрозометилмочевина превосходит мутагенные индексы рентгеновых лучей более чем в 500 раз, УФ-лучей — в 150 раз и этиленмина — в 60 раз [10].

Цель нашей работы заключалась в получении стрептомицинустойчивых мутантов ауксотрофных бактерий *Escherichia coli*  $P_{24}$  и *Azotobacter suis*  $H_{70}$  с тем, чтобы использовать их в лабораторных условиях для работы в полустерильных и нестерильных условиях.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали штаммы бактерий *E. coli*  $P_{24}$  и *Az. suis*  $H_{70}$ . Штамм *E. coli*  $P_{24}$ , нуждающийся в лизине, получен Н. А. Лариной [11] в Биологическом институте СО АН СССР и применяется как индикаторный штамм для количественного определения лизина в ферментационной среде. Штамм *Az. suis*  $H_{70}$ , биохимически недостаточный по тирозину, получен там же М. А. Шиловой и применяется в лабораторных условиях как продуцент триптофана.

М. А. Шилова [12] выделила индикаторный штамм *Az. suis*  $H_{40}$  ( $H_{40}$ ), который используется для микробиологического метода определения триптофана. Нами [13] получен стрептомицинустойчивый мутант этого штамма с целью упрощения микробиологического метода определения аминокислоты.

В качестве мутагенов для получения стрептомицинустойчивых вариантов указанных выше штаммов использовали УФ-лучи, 5-бромурацил (5-БУ) и N-нитрозозетилмочевину (НЭМ). УФ-облучение проводили с помощью лампы ПРК-4 дозами порядка 3000, 5000 и 10 000 эрг/мм<sup>2</sup>. Суспензию культур для облучения из расчета 1 млрд. микробных клеток готовили в буферном растворе следующего состава (в г/л):  $KH_2PO_4$  — 3 г,  $Na_2HPO_4$  (безводный) — 7 г, NaCl — 4 г,  $MgSO_4$  — 0,2 г (рН 7,0). НЭМ брали в концентрации 0,3%, время экспозиции 1, 3 и 6 ч.

Использовали различные концентрации 5-БУ (0,1, 0,25 и 0,5%) и разное время экспозиции (15, 30 мин и 2 ч). Для химических мутагенов суспензию готовили путем смыва культуры с косяков дистиллированной водой (1 млрд микробных клеток).

В работе использовали МПА, МПБ, синтетическую минимальную среду Дэвиса, ростовые вещества — тирозин и лизин (соответственно для  $H_{70}$  и  $P_{24}$ ) в количестве 30—50 мкг/мл, гидролизат казеина (из расчета 0,2% в растворе). Гидролизат казеина добавляли как дополнительный источник аминокислот.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проверка устойчивости исходных культур показала, что штамм *E. coli*  $P_{24}$  устойчив к 25 ед/мл стрептомицина, а штамм *Az. suis*  $H_{70}$  — к 10 ед/мл (табл. 1).

Для повышения наследственной изменчивости с целью получения стрептомицинустойчивых мутантов культур были использованы УФ-лучи, N-нитрозозетилмочевина и 5-бромурацил в разных дозах.

После проверки выживаемости культуры высевали на МПБ с добавлением 0,2% гидролизата казеина и разных доз стрептомицина (табл. 2). Высев производили с тех вариантов, где была отмечена наилучшая выживаемость.

Таблица 1

Культура	Опыт	Концентрация стрептомицина, ед/мл						
		5	10	15	25	40	50	100
<i>E. coli</i> $P_{24}$ lys <sup>-</sup>	1-й	++	++	+	+	—	—	—
	2-й	+	+	+	+	—	—	—
	3-й	++	++	+	+	—	—	—
<i>Az. suis</i> $H_{70}$ tyr <sup>-</sup>	1-й	++	+	—	—	—	—	—
	2-й	++	+	—	—	—	—	—
	3-й	++	+	—	—	—	—	—

Примечание. ++ сильный рост, + слабый рост, — отсутствие роста.



Таблица 2

Действие мутагенов на возникновение мутаций стрептомицинустойчивости у бактерий

Культура	Концентр. стрептомицина, ед/мл	УФ		5-БУ		НЭМ
		3 мин	5 мин	0,1 %	0,25 %	1 ч
Контроль	0	+++	+++	+++	+++	++
<i>E. coli</i> П <sub>24</sub>	50	++	++	+++	+++	+
	100	+	+	+++	+++	—
	250	—	—	+++	+++	—
	500	—	—	++	++	—
	1000	—	—	++	++	—
5000	—	—	+	+	—	
Контроль	0	++	++	++	++	++
<i>Az. suis</i> Н <sub>70</sub>	50	++	++	+++	+++	+
	100	—	—	+++	+++	—
	250	—	—	++	++	—
	500	—	—	++	++	—
	1000	—	—	+	+	—
5000	—	—	—	—	—	

Примечание. +++ сильный рост, ++ средний рост, + слабый рост, — отсутствие роста.

Из табл. 2 можно сделать выводы о мутагенном действии использованных химических соединений и УФ-облучения в случаях получения стрептомицинустойчивых мутантов штаммов *E. coli* П<sub>24</sub> и *Az. suis* Н<sub>70</sub>.

Ряд авторов отмечает высокое мутагенное действие нитрозосодержащих соединений [4—6, 10]. Но мутагены, вызывающие высокую наследственную изменчивость по какому-либо признаку, не всегда эффективны и для другого признака [1].

Устойчивость микроорганизмов к стрептомицину резко варьирует. Можно ожидать появления форм, устойчивых как к низким, так и к высоким дозам стрептомицина [14, 15].

Нам не удалось получить мутанты штаммов *E. coli* П<sub>24</sub> и *Az. suis* Н<sub>70</sub>, устойчивые к высоким дозам стрептомицина непосредственно после экспозиции *N*-нитрозозетилмочевинной и УФ-лучами. В результате УФ-облучения была достигнута устойчивость штамма *E. coli* П<sub>24</sub> к 100 ед/мл и штамма *Az. suis* Н<sub>70</sub> к 50 ед/мл стрептомицина. При экспозиции *N*-нитрозозетилмочевинной тех же штаммов устойчивость к стрептомицину повысилась до 50 ед/мл.

Иной мутагенный эффект был получен в результате обработки культур 5-бромурацилом. После первых же пересевов культура *E. coli* П<sub>24</sub> была способна расти на 5000—10 000 ед/мл стрептомицина, культура *Az. suis* Н<sub>70</sub> — на 1000 ед/мл. В результате трех последовательных пассажей и отбора были получены мутанты с устойчивостью порядка 10 000—50 000 ед/мл.

Оба мутанта хорошо растут на МПБ, МПА, синтетической среде Дэвиса с добавлением ростовых веществ.

Сравнивая действие мутагенов, можно предположить, что существуют разные механизмы устойчивости микроорганизмов к стрептомицину. Исследования на *Chlamydomonas reinhardtii* показали, что мутанты с устойчивостью к 50—100 ед/мл стрептомицина носят ядерный характер, мутанты же с высокой устойчивостью — внеядерный характер [16].

По-видимому, 5-бромурацил обладает специфической мутагенной способностью, вызывая внеядерные мутации.

В настоящее время изучаются морфологические и биохимические характеристики полученных мутантов.

### ВЫВОДЫ

1. У *Escherichia coli* П<sub>24</sub> lys<sup>-</sup> под действием УФ-облучения получен мутант, способный расти в среде, содержащей 100 ед/мл стрептомицина, под действием НЭМ — 50 ед/мл.

2. У штамма *Azotobacter suis* Н<sub>70</sub> tyg<sup>-</sup> под действием УФ-облучения и НЭМ повышена устойчивость к стрептомицину с 10 до 50 ед/мл.

Предполагается, что мутации, обуславливающие устойчивость к 50 ед/мл и 100 ед/мл, носят ядерный характер.

3. Под действием 5-бромурацила получен мутант штамма *E. coli* П<sub>24</sub> lys<sup>-</sup>, устойчивый к 50 000 ед/мл стрептомицина. Этот мутант может быть использован в лабораторных условиях для упрощения микробиологического метода определения лизина.

4. Под действием 5-бромурацила получен мутант штамма *Az. suis* Н<sub>70</sub> tyg<sup>-</sup>, устойчивый к 10 000 ед/мл стрептомицина и более. Этот штамм может быть использован как продуцент триптофана в полустерильных условиях. Предполагается, что мутации, обуславливающие устойчивость к высоким дозам стрептомицина, носят внеядерный характер.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
8/VIII 1973

### ЛИТЕРАТУРА

- С. И. Алиханян. Селекция промышленных микроорганизмов. М., «Наука», 1968.
- В. Д. Тимаков, А. Г. Скавронская, В. Н. Покровский. Микробиол., эпидемиол. и иммунология, 1965, № 9, 3.
- А. Г. Скавронская, Н. Б. Борисова, В. Н. Покровский, В. Н. Низовцева. Микробиол. эпидемиол. и иммунология, 1965, № 12, 92.
- А. Я. Аппин, Э. А. Линде. В кн.: Полученные и применение аминокислот. Рига. «Зинатне», 1970, с. 13.
- А. Г. Домрачева. Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии АН КазССР, 1970, 15, 83.
- M. Franssen, Y. Moutschen. Mutant Res, 1972, 16, № 2, 141.
- Н. И. Жарова, А. Г. Домрачева, С. Ю. Гольдат. Генетика, 1972, 8, № 8, 121.
- S. E. Bresler, V. L. Kalinin, A. T. Sukhodolova. Mutant Res, 1972, 15, № 2, 101.
- Ю. Д. Виханский, Н. И. Жданова. Генетика, 1973, IX, № 4, 152.
- И. А. Рапопорт. В кн.: Супермутагены. М., «Наука», 1966.
- Н. А. Ларина. В кн.: Селекция микробов. Новосибирск. «Наука», 1965.
- М. А. Шилова. Получение ауксотрофных мутантов бактерий — продуцентов лизина и триптофана. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1970.
- Л. Л. Губанова, Б. А. Терехов. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1972, № 5, вып. 1, 149.
- Д. Ф. Петров. Селекция микробов. Медгиз, 1959.
- Д. Ф. Петров. В кн.: Селекция микробов, Новосибирск, 1965.
- Kobert W. Lee, Raymond F. Jones. Mol. and Gen. Genet., 1973, 121, № 2, 99.



PRODUCTION OF THE STREPTOMYCINRESISTANT MUTANTS  
OF AUXOTROPHIC STRAINS OF SOME MICROORGANISMS  
BY VARIOUS MYTAGENS

The mutants *Azotobacter suis* H<sub>70</sub> tyr and *Escherichia coli* П24 lys<sup>-</sup> resistant to 50—100 units ml streptomycin were obtained using UV-rays and nitroso ethyl urea.

The mutants of these strains resistant to 10 000—50 000 units ml streptomycin were obtained using 5-bromuracil.

The strain *E. coli* П24 str<sup>r</sup> may be used for quantitative determination of lysine in unsterile conditions.

The strain *Azotobacter suis* H<sub>70</sub> str<sup>r</sup> may be used for the fermentation of tryptophan in unsterile conditions.

УДК 535—343

В. А. ЗАХАРОВА, И. А. НЕМЧЕНКО, Ф. Я. СИДЬКО

## ВЛИЯНИЕ ДИСПЕРСНОСТИ СРЕДЫ НА ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА

Исследована зависимость поглощения света взвесью биологических частиц от их размеров, показателей преломления и поглощения. Подробно рассмотрен диапазон изменений параметра дифракции  $\rho \leq 3,0$  как соответствующий многим внутриклеточным изменениям. Даны объяснения выявленных закономерностей с точки зрения приближений Г. ван де Хюлста для частиц с показателями преломления, близкими к единице. Предлагается приближенная формула для вычисления отношений показателей поглощения среды и раствора пигментов в зависимости от относительного показателя преломления частиц.

Практика биофизических исследований настойчиво требует подробного изучения закономерностей поглощения света биологическими клетками с учетом их внутренних неоднородностей.

Для клеток и других биологических частиц усредненные параметры дифракции  $\rho = \frac{2\pi r}{\lambda}$  ( $r$  — радиус частиц,  $\lambda$  — длина волны), характеризующие их относительные размеры, вещественная  $n$  и мнимая  $\chi$  части показателей преломления обычно изменяются в пределах  $0,1 \leq \rho \leq 100$ ;  $1,0 \leq n \leq 1,15$ ;  $0 \leq \chi \leq 10^{-2}$ .

Настоящая работа посвящена оценке влияния микроструктуры среды на поглощение света. Рассмотрим монодисперсную систему сферических частиц с радиусом  $r_0$ . Известно, что объемный показатель поглощения  $\alpha$  светорассеивающей среды определяется равенством  $\alpha(\rho_0) = N_0 \pi r_0^2 K(\rho_0)$ , где  $N_0$  — концентрация частиц,  $K(\rho_0)$  — коэффициент поглощения частицы с  $\rho = \rho_0$ .

Сохраняя общий объем частиц, будем их «дробить» до размеров  $r_i$ . Отношение их концентраций при этом равно

$$\frac{N_i}{N_0} = \frac{r_0^3}{r_i^3} = \frac{\rho_0^3}{\rho_i^3}$$

Тогда

$$\frac{\alpha(\rho_i)}{\alpha(\rho_0)} = \frac{N_i \pi r_i^2 K(\rho_i)}{N_0 \pi r_0^2 K(\rho_0)} = \frac{\rho_0 K(\rho_0)}{\rho_i K(\rho_i)} \quad (1)$$

или

$$\alpha(\rho_i) = \frac{\alpha(\rho_0)}{K(\rho_0)} \cdot K(\rho_i) \frac{\rho_0}{\rho_i} \quad (1a)$$

В качестве характеристик светопоглощения среды примем величину  $K_{\text{погл}}(\rho_i) \frac{\rho_0}{\rho_i}$ , пропорциональную объемному показателю поглощения, и коэффициент  $\gamma$ , определяемый отношением [1]

$$\gamma = \frac{\alpha_{\text{взв}}}{\alpha_{\text{раст}}} \quad (2)$$

где  $\alpha_{\text{взв}}$  и  $\alpha_{\text{раст}}$  — объемные показатели поглощения взвеси клеток (частиц) и раствора пигментов, содержащихся в них. При этом предполагается, что оптические свойства вещества частиц и его раствора идентичны.

Представляет интерес также выяснить, как изменяется отношение показателей поглощения и рассеяния среды в связи со структурными изменениями суспензий. Поставленные задачи имеют прямое отношение к вопросу о влиянии внутренней микроструктуры частиц биологической природы на их оптические свойства. Нередко при биологических исследованиях исходят из предположения равномерного распределения поглощающего вещества в клетках или иных частицах, в связи с чем необходима оценка влияния неравномерности в распределении пигмента по объему на точность получаемых результатов.

В работе более подробно исследовано рассеяние и поглощение света частицами с параметром  $\rho$ , изменяющимся в диапазоне  $0,1 \leq \rho \leq 3,0$ , ибо этот диапазон соответствует многим внутриклеточным неоднородностям.

Расчет коэффициентов поглощения малых ( $\rho \leq 3$ ) частиц  $K_{\text{погл}}(\rho_i)$  выполнялся на ЭВМ по формулам теории МИ, для  $\rho \leq 3,0$  эти величины взяты из таблиц И. Л. Зельмановича и К. С. Шифрина [2].

Расчеты показывают, что уменьшение размеров частиц (при сохранении их общего объема), например, от  $\rho_0 = 100$  до  $\rho_i \rightarrow 0$  в случае отсутствия преломления лучей на границах среда — частица ( $n=1$ ) приводит к монотонному возрастанию показателя поглощения взвеси. Аналогичные изменения микроструктуры мутной среды, содержащей частицы, относительные показатели преломления которых отличны от единицы, вызывают вначале возрастание поглощательной взвеси до некоторого максимального значения  $K_{\text{погл}}(\rho_i) \frac{\rho_0}{\rho_i}$ , дальнейшее уменьшение размеров частиц снижает поглощение света взвесью. Так, объемный показатель поглощения взвеси частиц, комплексный показатель преломления вещества которых равен  $m = 1,06 - i 10^{-2}$ , принимает наибольшее значение при  $\rho_i \approx 3$ ; для  $m = 1,12 - i 10^{-2}$ , при  $\rho_i \approx 4$ . При этом по сравнению со взвесью частиц с исходными размерами  $\rho_0 = 100$  поглощение возрастает в 2,87 и 3,05 раза соответственно. Указанная закономерность иллюстрируется на рис. 1.

При значениях  $\rho_i \approx 0,7$  кривые пересекаются примерно в одной точке, т. е. в этой области значений  $\rho_i$  влияние вещественной части показателя преломления практически отсутствует. Аналогичная закономерность получена в работе [3] относительно показателей экстинкции мутной среды.

Рассматриваемая величина  $K_{\text{погл}}(\rho_i) \frac{\rho_0}{\rho_i}$  является относительной характеристикой, абсолютное значение которой зависит от выбора исходных размеров  $\rho_0$ , которые в свою очередь зависят от конкретных условий решаемой задачи. Во многих практических случаях целесообразно сравнивать поглощательные способности мутной среды и раство-



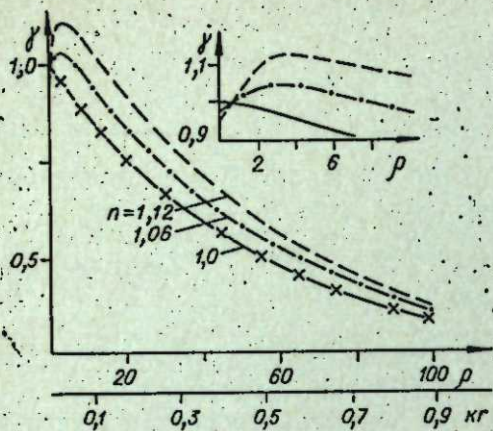


Рис. 1. Зависимость коэффициента  $\gamma$  от  $\rho$  для различных  $n$ . Крестиками отмечена зависимость  $\gamma$  от  $kr$  для  $n=1,00$ .

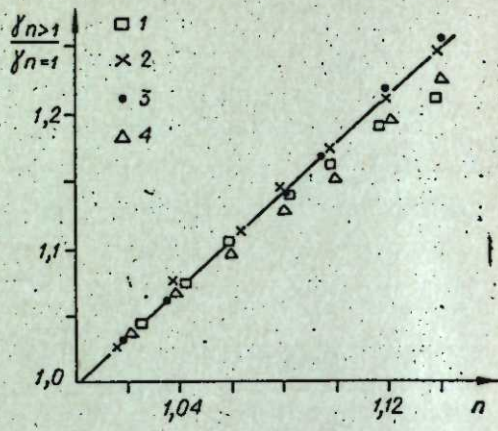


Рис. 2. Зависимость отношения  $\gamma_{n>1,0}/\gamma_{n=1,0}$  от  $n$  для  $\chi=10^{-2}$  и различных  $\rho$ .

ра пигментов, как это показано на рис. 1, где по вертикальной оси откладывается величина  $\gamma$ , определенная выше.

Заметим, что расчеты по формулам теории Ми практически приводят к совпадению значений показателя поглощения раствора и взвеси частиц с  $n=1,0$  уже при  $\rho_i \approx 0,1$  ( $\chi=10^{-2}$ ). Несколько отличные получаются при этом результаты для частиц с  $n \neq 1,0$  (см. рис. 1). При  $\rho_i \rightarrow 0$  и  $n=1,0$  коэффициент  $\gamma \approx 1,0$ , т. е. поглощательные свойства взвеси этих частиц и растворов пигментов, содержащихся в них, практически совпадают.

Функция  $\gamma = \gamma(\rho)$  при  $n=1,0$  с точностью до 0,5% совпадает со значением коэффициентов  $\gamma = \gamma(\tau)$  ( $\tau = 2kr$ ,  $r$  — радиус частицы), вычисленных по формулам геометрической оптики [4]. Значения  $\gamma(\tau)$  отмечены на рис. 1 крестиками.

Для большинства рассматриваемых нами частиц при возрастании показателя преломления поглощение света средой возрастает. Зависимость поглощения взвеси частиц от величины  $n$  при  $\chi=10^{-2}$  для различных значений  $\rho$  показана на рис. 2. Выбранное значение  $\chi=10^{-2}$  соответствует верхней границе возможных усредненных значений этого параметра для биологических частиц.

Для взвеси частиц с  $\rho_i \leq 50$  отношение коэффициентов  $\gamma_{n>1,0}/\gamma_{n=1,0}$  линейно возрастает с увеличением показателя преломления  $n$  (см. рис. 2).

Соотношение этих коэффициентов приближенно можно выразить формулой

$$\gamma = [1 + 1,75(n-1)] \gamma_{n=1,0}, \quad (3)$$

где  $\gamma_{n=1,0} = 10^{-0,37\tau + 0,052\tau^2}$ .

Возникшая в результате приближения максимальная погрешность (если  $1,0 \leq n \leq 1,12$ ) не превышает 10%.

Известно, что отношение показателей поглощения  $K_{\text{погл}}$  и рассеяния  $K_{\text{рас}}$  (или удельное поглощение  $\beta$ )  $\beta = \frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  существенно зависит от параметров  $\rho$ ,  $n$  и  $\chi$ . Расчеты показывают, что возрастание показателя преломления приводит к систематическому убыванию доли поглощения в сравнении со светорассеянием (рис. 3).

Отметим, что для частиц с  $\rho \leq 3$  светорассеяние незначительно изменяется при изменении показателя преломления. Поэтому изменение величины отношения  $\frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  обуславливается в основном изменением поглощательной способности (показателя поглощения клеток).

Функция  $\lg \beta \left( \beta = \frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}} \right)$  изменяется по одному закону с точностью до 2—3% (см. рис. 3). Кривые смещены по оси ординат одна относительно другой в соответствии с изменениями показателя преломления. Объяснение этой закономерности можно получить на основании известных приближений Г. ван де Хюлста [5] для частиц с относительным показателем преломления, близким к единице. Коэффициенты поглощения и рассеяния частиц вычисляются по формулам [5]

$$\left. \begin{aligned} K_{\text{погл}}(\rho) &= \frac{4}{3} z \operatorname{tg} \beta - z^2 \operatorname{tg} \beta, \\ K_{\text{рас}}(\rho) &= \frac{1}{2} z^2 (1 + \operatorname{tg}^2 \beta), \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

где  $\operatorname{tg} \beta = \frac{\chi}{n-1}$ ;  $z = 2\rho(n-1)$ .

Для оценки интересующего нас отношения  $\frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  можно учесть только первые слагаемые в этих соотношениях, так как вторые слагаемые более чем на порядок меньше первых.

Получаем

$$\lg \frac{K_{\text{погл}}(\rho)}{K_{\text{рас}}(\rho)} \approx \lg \left[ \frac{4}{3} \cdot \frac{\chi}{\rho(n-1)^2} \right]. \quad (5)$$

Из последнего соотношения следует, что при переходе от значения показателя преломления  $n_1$  к значению  $n_2$  график смещается по оси ординат на величину

$$2[\lg(n_1-1) - \lg(n_2-1)].$$

Хорошее совпадение результатов, получаемых при расчетах по формулам теории Ми, с приведенными выше зависимостями подтверждает правомерность применения приближенных формул для оценки поглощения и рассеяния света частицами биологического происхождения.

Изменение мнимой части комплексного показателя преломления на порядок вызывает смещение кривой (рис. 4) на единицу в ту или иную сторону по оси ординат. Таким образом, зависимость величины  $\lg \frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  от параметра дифракции  $\rho$  может

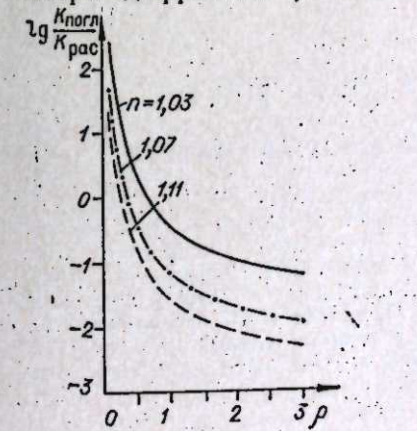


Рис. 3. Зависимость  $\lg \frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  от  $\rho$  для  $\chi=10^{-4}$  и различных  $n$ .

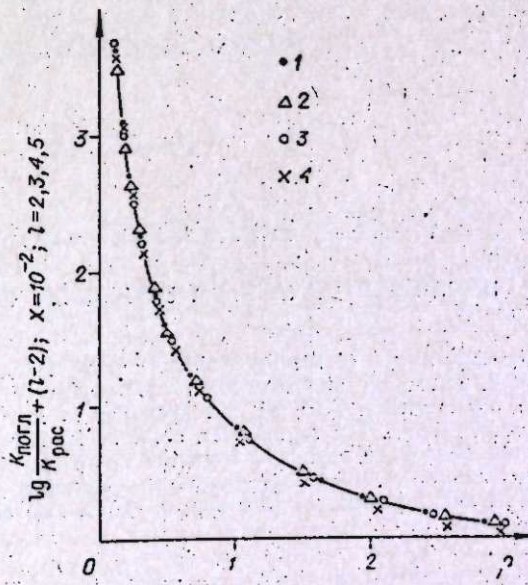


Рис. 4. Зависимость  $\lg \frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  от  $\rho$  для  $n=1,07$  и различных  $\chi$ .



быть показана одной кривой, построенной для каких-либо средних значений  $n$  и  $\chi$ . Изменение величин  $n$  и  $\chi$  приводит только к смещению графика по оси ординат, форма кривой при этом практически остается неизменной.

Для малых частиц коэффициенты поглощения значительно больше коэффициентов рассеяния, особенно это заметно в области полос поглощения и малых  $\rho$ . С увеличением размеров частиц отношение  $\frac{K_{\text{погл}}}{K_{\text{рас}}}$  возрастает, и при некоторых значениях  $\rho$ ,  $n$  и  $\chi$  оно становится равным единице. Например, для частиц с  $n=1,11$ ;  $\chi=10^{-2}$  коэффициенты поглощения и рассеяния равны при  $\rho_1=1,7$ , для частиц с  $n=1,03$  и  $\chi=10^{-5}$  — при  $\rho_1=0,28$ .

Светопоглощение дисперсной среды, как показано в работе, существенно зависит от размеров центров агрегации, показателей поглощения  $\chi$  и преломления  $n$  поглощающего вещества. При решении многих задач биологии закономерности светопоглощения могут быть использованы без учета светорассеяния в области параметров дифракции  $\rho \leq 0,5$ ;  $\chi \geq 10^{-3}$ ,  $1,00 \leq n \leq 1,12$ . Чем меньше  $n$ , тем для больших  $\rho$  и меньших  $\chi$  можно не учитывать светорассеяние.

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

Поступила в редакцию  
4/VI 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Ф. Я. Сидько, И. А. Терсков, Н. С. Ерошин, И. А. Немченко, В. А. Захарова. Теоретические и прикладные проблемы рассеяния света. Минск, «Наука и техника», 1971, с. 361.
2. И. Л. Зельманович, К. С. Шифрин. Таблицы по светорассеянию, т. 3. Гидрометеондат, 1972.
3. А. П. Пришивалко, Е. К. Науменко. Рассеяние света сферическими частицами и полидисперсными средами. Препринт. Минск, 1972.
4. В. А. Захарова, Н. С. Ерошин, Ф. Я. Сидько. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1969, 15, вып. 3, 36.
5. Г. ван де Хюлст. Рассеяние света малыми частицами. М., Изд-во иностр. лит., 1961.

V. A. Zakharova, I. A. Nemchenko, F. Ya. Sidko

#### INFLUENCE OF MEDIUM DISPERSITY ON LIGHT ABSORPTION

The dependence of the light absorption by a suspension of biological particles on their sizes, refraction and absorption indexes has been investigated. The range in diffraction parameters  $\rho \leq 3,0$ , as corresponding to many intracellular changes has been considered in detail. The regularities, obtained for particles with the refraction index close to unit, have been explained from the viewpoint of G. van de Hulst approximations. An approximate formulae is proposed to determine the relation between the medium absorption and pigment solution depending on the relative index of particle refraction.

В. П. АВГУСТИНОВИЧ

#### СИНХРОННО-ПЛОТНОСТАТНОЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЕ ОПТИЧЕСКИ ПЛОТНЫХ СУСПЕНЗИЙ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ

Опыты показывают, что при надлежащем выборе свето-темнового режима возможно длительное поддержание хорошей полноты синхронизации оптически плотных культур микроводорослей при плотностях, которые могут стать эксплуатационными в промышленных культиваторах. Следящий режим позволяет в короткое время получить отличную полноту синхронизации.

Наблюдение средних размеров клеток позволяет выделить в жизненном цикле хорошо различимые процессы оводнения, физиологического роста и деления.

Синхронизация протококковых водорослей сменой света и темноты была предложена Лоренцем [1] и с тех пор широко применяется для синхронизации оптически жидких культур, т. е. культур, в которых освещенность клеток у передней и задней стенок, в начале и в конце светового периода различается незначительно — не больше, чем на несколько десятков процентов. Зенгер и Вольф [2] предложили синхронно-плотностатный метод культивирования, когда оптическая плотность за время культивирования не изменяется и остается только разница в освещенности клеток у передней и задней стенок. При достаточном интенсивном перемешивании клеток возможна разница в освещенности в несколько раз (оптически плотная суспензия), и тем не менее достигается хорошая синхронность.

По методу Лоренца свето-темновой режим (СТР) задается исследователем, но такой режим не всегда оптимален для культуры. Примерно в одно и то же время Дэлмоном и Жиллетом [3], а также нами [4] был предложен следящий метод синхронизации. О результатах применения этого метода для поддержания синхронности оптически плотных культур сообщается в предлагаемой статье.

#### МЕТОДИКА

Для слежения за состоянием культуры регулярно производили измерение размеров клеток. Визуально измерялось в среднем около 200 клеток и подсчитывалось, какой процент их имеет размеры до  $2\mu$ , от  $2$  до  $3\mu$  и т. д. Получающиеся распределения клеток по размерам (РКР) при содержании клеток на свету постепенно сдвигались в сторону больших размеров. Решение о переводе культуры со света в темноту принималось, когда большая часть клеток имела размеры свыше  $5\mu$ . Меньше этого размера оставалось не более 20% клеток, а при улучшении синхронизации процент мог падать до нуля. Второй переход — из темноты на свет — производился тогда, когда в РКР большая часть клеток имела размеры меньше  $5\mu$ . Обычно больше  $5\mu$  оставалось не более нескольких процентов, а чаще все клетки были меньше  $5\mu$ . Как только достигалось такое РКР, клетки переводились на свет.

Для определения полноты синхронизации использовалась методика, предложенная Далежкой и Чулановской [5]. Суть ее состоит в следующем. Если на одном графике Далежкой и Чулановской [5]. Суть ее состоит в следующем. Если на одном графике изобразить РКР до и после деления, то при синхронизации меньшей, чем 100%, на рисунке будет прослеживаться область, общая для обоих РКР. Предполагается, что в эту область перекрытия попадают те клетки, которые почему-либо не смогли разделиться. Вычитая из 100 процент клеток, попавших в область перекрытия, получаем полноту синхронизации. Табличное выражение РКР идеально подходит для определения полноты синхронизации. Для этого РКР в начале и в конце темного периода выписывают так, чтобы одинаковые разряды оказались одно под другим. В тех столбцах, в которых есть данные для обоих РКР, берутся наименьшие числа и складываются. Полученная



Полнота синхронизации, получения в опытах по синхронно-плотностному культивированию

Опыт	Точки измерения	Жизненные циклы	Распределение клеток по размерам, $\mu$									Полнота синхронизации, %
			до 2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	
Первый	1	—	—	—	5	12	19	37	14	8	5	76
	2	1	23	36	17	17	5	2	—	—	97	
	3	—	—	—	—	28	30	40	—	—		
	4	2	6	47	32	14	1	—	—	—	99	
	5	—	—	—	—	6	20	54	19	1		
	6	3	14	58	23	4	1	—	—	—		
Второй	7	—	—	—	1	11	56	32	—	—	96	
	8	4	40	28	29	3	—	—	—	—		
	9	—	—	—	—	6	36	28	27	3		95
	10	5	11	63	21	4	—	—	—	—		
	11	—	—	—	7	17	29	35	11	—		82
	12	6	35	41	15	10	—	—	—	—		
	13	—	—	—	—	9	35	32	24	—		91
	14	7	18	29	32	21	—	—	—	—		
	15	—	—	—	1	15	62	22	—	—		91
	16	8	38	41	13	8	—	—	—	—		
	17	—	—	—	—	32	43	17	8	—		96
	18	9	45	46	6	4	—	—	—	—		
Третий	19	—	—	—	1	17	27	37	17	1	98	
	20	10	54	28	17	1	—	—	—	—		
	21	—	—	—	18	24	44	12	2	—		77
	22	11	17	48	30	6	2	—	—	—		
	23	—	—	—	33	8	—	—	—	—		74
	24	—	—	—	8	32	39	17	4	—		
	25	12	31	30	31	6	2	—	—	—		84
	26	—	—	—	21	15	1	—	—	—		
	27	—	35	28	4	38	43	12	1	—		76
	28	13	25	43	21	10	1	—	—	—		
	29	—	—	—	2	36	38	22	2	—		85
	30	14	28	35	27	10	—	—	—	—		

сумма вычитается из 100. Разность показывает полноту синхронизации в процентах. Сводные данные о полноте синхронизации в предлагаемых опытах представлены в таблице.

РКР были использованы также для получения средних арифметических размеров клеток. Этот показатель состояния культуры иногда используют для асинхронных культур, так как позволяет выявить особенности их развития (рис. 1).

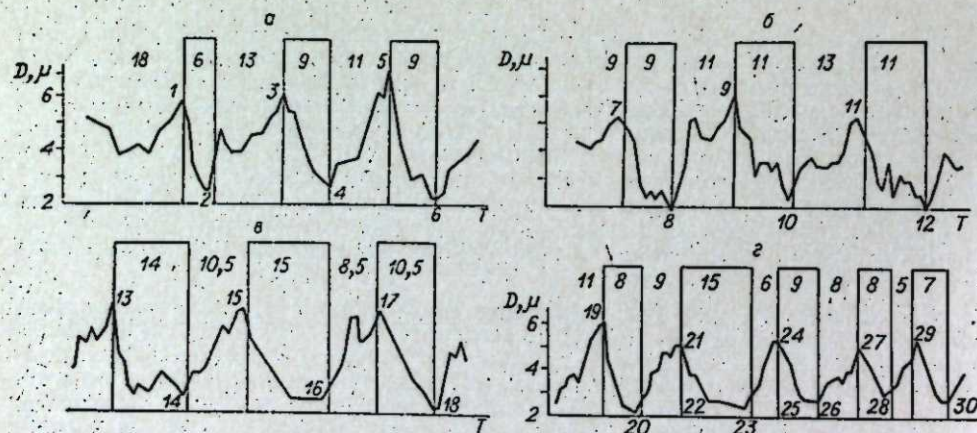


Рис. 1. Изменение среднего размера клеток при синхронном культивировании. Верхний ряд чисел — длительность световых и темновых периодов в часах. а) первый опыт; б) второй опыт; в) второй опыт, окончании; г) третий опыт.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Было поставлено три опыта. В двух опытах исходная культура была асинхронной, в третьем — предварительно отцентрифугирована для получения мелких клеток. В первом опыте моменты перехода культуры со света в темноту и обратно задавались культурой, во втором и третьем — исследователем. Режим синхронизации был сравнительно мягким. Фактически синхронизирующим фактором был только переход из темноты на свет. Это видно из того, что в некоторых случаях деление начиналось на свету, т. е. один свет не мог тормозить деления. Тем не менее даже такой простой способ позволил получить хорошую полноту синхронизации (см. таблицу). В первом опыте полнота синхронизации составила в трех последовательных циклах 76, 97 и 99%. Во втором опыте, содержавшем шесть жизненных циклов, — последовательно 96, 95, 82, 91, 91 и 96%. В третьем опыте — 98, 74, 76, 85 и 88%. Для сравнения отметим, что у Дэлмона и Жиллета полнота синхронизации была максимум 90%.

Данные о полноте синхронизации позволяют сделать два вывода. Во-первых, следящий режим дает возможность быстро получить хорошую полноту синхронизации. Преимущество следящего режима перед заданным исследователем можно показать на третьем опыте (см. рис. 1). В 11-м жизненном цикле перевод из темноты на свет можно было осуществить в точке 22 вместо точки 23 на 8 ч раньше. В 12-м жизненном цикле этот перевод можно было сделать в точке 25, а не в точке 26 на 3 ч раньше. При этом не только сокращается длительность жизненных циклов, но и улучшается и синхронизация; в первом случае с 74 до 77, во втором — с 76 до 84%. Во-вторых, при правильном выборе СТР синхронизацию в ходе культивирования можно не только поддерживать, но и улучшать. Например, во втором опыте синхронизация падала до 82%, а затем улучшалась до 96% — исходной, которая была в первом жизненном цикле этого опыта.

Изменение среднего размера клеток в ходе развития показывает интересные отклонения от прямолинейного. В начале светового периода происходит резкое увеличение размеров клеток, за которым следует спад. Это явление хорошо заметно во 2-м цикле первого опыта, во втором опыте и мало выражено в третьем. Отсутствие этого увеличения в 3-м цикле первого опыта может быть мнимым и объясняться отсутствием наблюдений в часы, когда оно происходило. Увеличение размеров клеток можно объяснить сильным оводнением их, как об этом говорится в статье Рерберг и Воробьевой [6]. Известно [7], что поглощение клеткой воды вызывает активацию специфических ферментов, необходимых для биосинтеза белка. Последующее уменьшение размеров, видимо, связано с выводом излишков воды наружу, а возможно, с одновременным удалением катаболитов. Разные масштаб и выраженность этого явления говорят только о том, что клетки с разной предысторией могут иметь и разное поведение.

Во втором опыте в темновом периоде после деления происходил какой-то колебательный процесс, который завершался уменьшением размеров клеток. В первом опыте такие колебания не наблюдались, поскольку клетки после деления своевременно переводились на свет. В третьем опыте в темновых периодах было недостаточно измеренных точек. Возможно, что этих колебаний в третьем опыте и не было, это только подтверждает утверждения, приведенные выше. Каков физиологический смысл этих колебаний, этот вопрос требует особого изучения; как и вообще поведение клеток в темноте.

Графики изменения средних размеров клеток позволяют в ходе жизненного цикла клетки выделить несколько четко выраженных процессов: 1) оводнение, 2) физиологический рост, 3) деление. Поскольку для каж-



дого процесса можно выбрать, по крайней мере, одну характерную точку отсчета, то, приводя к этой точке несколько одинаковых процессов из разных жизненных циклов, можно судить об относительной скорости их протекания. Например, для оводнения берется максимальный, достигнутый во время этого процесса размер. Для физиологического роста и деления в качестве точки отсчета берется максимальный размер клеток перед началом деления. На рис. 2 показано несколько примеров подобного приведения. С помощью этого способа можно изучать каждый процесс с целью выявления наиболее благоприятных условий для его протекания. А это, в свою очередь, позволит подойти к решению



Рис. 2. Сравнение одинаковых процессов из разных жизненных циклов.

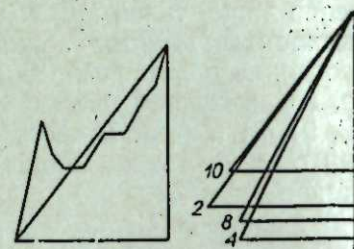


Рис. 3. Получение и сравнение величин эффективности разных жизненных циклов. Цифры обозначают порядковые номера точек отсчета.

задачи создания такого режима культивирования, при котором длительность жизненного цикла, составленного из самых коротких отрезков, будет наименьшей, а производительность — наибольшей.

В ряде случаев может быть полезным критерий, показывающий общую относительную эффективность всех процессов, происходящих на свету. Он получается делением прироста диаметра клеток от наименьшего до наибольшего размера на время, в течение которого этот прирост происходит (рис. 3). Например, критерий эффективности 3-го цикла первого опыта выражается относительным числом 1,95, а 2-го цикла — 1,29. Таким образом, эффективность 3-го цикла в 1,51 раза выше, чем второго. Во втором опыте отношение самой большой эффективности к самой маленькой составляет 1,38. Мы видим, что колебания в эффективности одной и той же культуры в различные световые периоды составляют 40—50%. Отыскание причин, мешающих максимальной эффективности, и их устранение позволит довольно значительно увеличить производительность синхронных культур. Разумеется, это не единственный способ повышения производительности синхронного культивирования.

#### ВЫВОДЫ

1. При надлежащем выборе СТР возможно длительное поддержание хорошей полноты синхронизации оптически плотных культур микроводорослей при плотностях, близких к тем, которые могут стать эксплуатационными в промышленных культиваторах с погруженными источниками света [8].

2. Следящий режим позволяет в кратчайшее время получить хорошую полноту синхронизации.

3. Путем слежения за средним размером клеток возможно расчленить жизненный цикл на хорошо различимые процессы оводнения, физиологического роста, деления.

4. Предлагается способ сравнения одинаковых процессов и критерий эффективности различных жизненных циклов для выявления наи-

более быстрых процессов и жизненных циклов с целью увеличения производительности синхронной культуры.

Институт физики  
СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
3/XII 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. H. Logezzen, Flora, 1957, 144, 473—496.
2. H. Senger, H. J. Wolf, Archiv fur Mikrobiologie, 1964, 48, 81.
3. J. Dalmon, R. Gillet, Folia Microbiologica, 1969, 14, 2, 97.
4. В. П. Августинович. В сб.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Красноярск, 1969, с. 53.
5. И. А. Далецкая, М. В. Чулановская, Бот. ж., 1964, 14, № 8, 4147.
6. М. С. Рерберг, Т. И. Воробьева. В сб.: Управляемое культивирование микроводорослей. М., 1964, с. 136.
7. Л. А. Музыченко, В. А. Гуркин, В. Э. Стеркин. Микробиологическая промышленность, 1972, вып. 2/86.
8. А. Е. Шестаков, Н. С. Иванов. В сб.: Управляемый биосинтез и биофизика популяций. Красноярск, 1969, с. 49.

V. P. Avgustinovich

#### SYNCHRONOUS-TURBIDOSTATIC CULTIVATION OF OPTICALLY DENSE SUSPENSIONS OF MICROALGAE

The experiments show that protracted preservation of good synchronization completeness of optically dense cultures of microalgae at densities that may become operational in industrial cultivators is possible at proper choice of light-darkness regime.

Tracking regime yields excellent synchronization completeness in short periods of time.

Observation of cell mean size permits to distinguish distinct processes of watering, physiological growth and division in the life cycle.

В. К. ВОЙНИКОВ, В. Д. ФЕДОТОВА, Т. К. УСОВА

#### ИЗУЧЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО СОПРОТИВЛЕНИЯ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ ОЗИМЫХ ПРИ ДЕЙСТВИИ ПОНИЖЕННЫХ ТЕМПЕРАТУР

Изучалось электрическое сопротивление (ЭС) тканей проростков различных по степени зимостойкости форм озимых.

Полученные данные указывают на различия в величине ЭС у изучаемых форм как при охлаждении при температуре 0°C (24 ч) и -4°C (3 ч.), так и без воздействия пониженными температурами (+20°C). Более высокое ЭС отмечено у более зимостойких форм.

При выведении новых зимостойких и высокоурожайных сортов озимых культур усилия исследователей направлены не только на изучение природы устойчивости растений, но и на разработку косвенных методов оценки зимостойкости.

Существующие методы прямого определения морозостойкости путем промораживания растений в холодильных камерах довольно трудно-



емки, требуют больших затрат средств, труда и времени. И кроме того, они не подходят для анализа отдельных растений, которые необходимо сохранить. Поэтому очень важно разработать и внедрить в практику работы селекционеров косвенные методы определения зимостойкости растений. Для используемых в настоящее время физиологами растений биохимических и биофизических методов нужны большие количества растений, что нежелательно при работе с ценным селекционным материалом.

В последнее время для диагностики зимостойкости растений предлагаются различные электрофизиологические методы, среди которых значительное место занимают методы измерения электропроводности или электрического сопротивления тканей растений. Электрическое сопротивление — одна из важнейших характеристик биологических объектов, в том числе растительных [1, 2].

Известно, что на определенной частоте переменного тока электрическое сопротивление (ЭС) биологического объекта не меняется, если не происходит сдвига в физиологическом состоянии этого объекта [1, 2]. Поэтому изменение ЭС ткани при том или ином воздействии может указывать на изменение физико-химических свойств клетки. Установлено, что при воздействии пониженными температурами происходят существенные изменения как в метаболических процессах клетки, так и в структурной организации цитоплазмы. Поэтому измерение ЭС тканей растений, позволяющее регистрировать *in vivo* нарушения в структурной целостности ткани, можно использовать для диагностики жизнеспособности растений при действии пониженных температур [1—6].

Однако широкому внедрению этого метода в практику исследований мешает, во-первых, отсутствие приборов, удобных для работы в полевых условиях, во-вторых, недостаточная изученность связи величины ЭС растения со степенью его зимостойкости.

В ряде работ указывается на то, что существует определенная зависимость между величиной ЭС ткани и ее морозостойкостью: у более морозостойких форм величина ЭС выше, чем у менее морозостойких [7, 8]. Большинство исследователей метод измерения электропроводности (или электросопротивления) применяют для диагностики морозостойкости древесных растений [6—12]. Очень немногие проводят измерения ЭС на злаковых культурах [13]. Практически нет работ по диагностике зимостойкости злаковых при помощи этого метода, хотя применение его позволяет работать на индивидуальных растениях, сохраняя их целостность и жизнеспособность.

Целью настоящей работы было выяснение возможности использования проростков озимых в качестве объекта исследования при диагностике зимостойкости растений с помощью метода измерения ЭС их тканей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на двух сортах озимой пшеницы, контрастных по степени зимостойкости: Кооператорка (малозимостойкий) и Лютесценс 329 (среднезимостойкий), а также на 56 хромосомных пшенично-пырейных гибридах (ППГ) — неполных амфидиплоидах, у которых к полному набору хромосом мягкой пшеницы (42 хромосомы) добавлены разные геномы пырея (14 хромосом): это ППГ 822, ППГ 827, ППГ 829 [14]. Выбор этих форм был неслучаен, он основывался на результатах исследования В. М. Шепелева, которым было показано, что в условиях Новосибирской области гибриды ППГ 829, ППГ 827 и ППГ 822 перезимовали за 7 лет в среднем на 95,5; 90,4 и 79,0% соответственно, и превышали в этом отношении стандарт по зимостойкости — озимую пшеницу Ульяновку. По уровню зимостойкости озимая пшеница Лютесценс 329 приближается к Ульяновке. Особенно существенные различия в зимостойкости ППГ и озимой пшеницы были обнаружены при резких колебаниях температуры: ППГ 827 и ППГ 829 оказались способными выдерживать температурные колебания на уровне узлов кущения от 0 до  $-20^{\circ}\text{C}$ , в то время как Ульяновка полностью или почти пол-

ностью погибла [15]. В работе была использована также отцовская форма гибридов: пырей низкий (*Agropyron glaucum*) — очень зимостойкая форма.

Семена исследуемых форм урожая 1972 г. проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре ( $+20^{\circ}$ ). В опыт брали однородные семядошные проростки в фазу появления первого листа. Режим охлаждения был следующим: 1) 24 ч при температуре  $0^{\circ}$ , 2) дальнейшее охлаждение при температуре  $-4^{\circ}$  в течение 4 ч, 3) возраст проростков в нулевую температуру на 24 ч. После каждого режима охлаждения измеряли ЭС в холодной комнате при температуре  $+2^{\circ}$ . Контрольные проростки измеряли при температуре  $+20^{\circ}$ .

Измерения проводили с помощью прибора, основанного на мостовой схеме с микроамперметром М-95, включенным в схему через диод Д-223. Измерительная ячейка состояла из игольчатых стальных электродов, которые были закреплены в пластмассовом держателе на расстоянии 5 мм друг от друга. При измерении острые концы игл насквозь прокалывали первый лист, вышедший из coleoptила на расстоянии 5,5—6 см от зерновки. ЭС измеряли на двух частотах — 0,5 и 5 кГц. Полученные данные были обработаны статистически.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные таблицы показывают, что все изучаемые формы по величине ЭС проростков расположились в определенном порядке, который сохраняется на обеих частотах. Расположив все формы в порядке возрастания ЭС, отмечаем, что этот порядок полностью согласуется с уровнем зимостойкости растений. Таким образом, можно отметить, что без охлаждения, при комнатной температуре, наблюдается вполне достоверная разница между сортами по величине ЭС, при этом полностью подтверждается тот факт, что более зимостойкие сорта имеют более высокое ЭС [7, 8]. ППГ заняли промежуточное положение между Лютесценс 329 (материнская форма гибридов) и пыреем (отцовская форма). ППГ 822 (менее зимостойкий) оказался ближе к Лютесценс 329, а ППГ 829 (более зимостойкий) — ближе к пырею. ППГ 827 по величине ЭС занял промежуточное положение между этими гибридами, поэтому можно предположить, что ППГ 827, видимо, более зимостойкий, чем ППГ 822, но менее, чем ППГ 829.

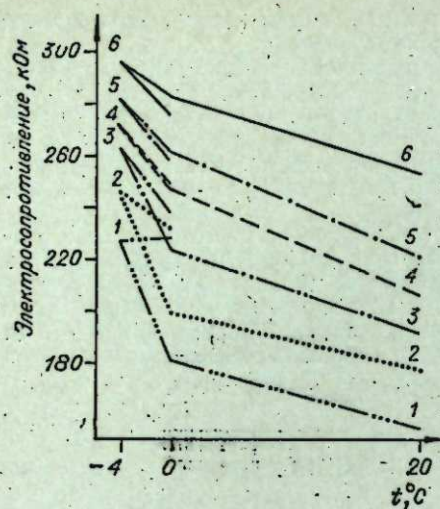
На рисунке представлены результаты второй серии экспериментов, которые проводились на проростках, охлаждавшихся согласно указанной выше схеме опыта. Нам представлялось интересным проследить за ходом изменения ЭС при изменении режима охлаждения, поскольку известно, что генетические возможности озимых более четко выявляются на фоне определенного температурного уровня.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у всех изучаемых форм наблюдается возрастание величины ЭС при охлаждении проростков в течение 24 ч при  $0^{\circ}\text{C}$ . Величина ЭС у всех форм возрастает и при снижении температуры до  $-4^{\circ}$ , при этом каждая форма имеет определенную величину сопротивления и так же, как при температуре  $+20^{\circ}$ ,

Электрическое сопротивление (кОм) тканей проростков озимых при температуре  $+20^{\circ}\text{C}$  на частотах 0,5 и 5 кГц (указан доверительный интервал при 5%-ном уровне значимости)

Форма	Степень зимостойкости	5 кГц	0,5 кГц
Кооператорка	Малозимостойкая	154 ± 2	209 ± 4
Лютесценс 329	Среднезимостойкая	176 ± 3	236 ± 7
ППГ 822	»	190 ± 4	247 ± 5
ППГ 827	Зимостойкая	205 ± 3	273 ± 19
ППГ 829	»	219 ± 7	303 ± 11
Пырей	Очень зимостойкая	252 ± 6	314 ± 19





Изменение электросопротивления тканей проростков озимых пшениц Кооператорка (1) и Лютеценс 329 (2), ППГ 822 (3), ППГ 827 (4), ППГ 829 (5) и пырея сизого (*Agropyron glaucum*) (6) при воздействии пониженными температурами. Частота 5 кГц.

все формы располагаются в порядке возрастания уровня их зимостойкости. При измерении ЭС в стандартных условиях (температуры, влажности, длины проростков) не наблюдается сильного разброса в показаниях между отдельными проростками каждой формы, поэтому трансгрессия между отдельными формами мала и достоверность различий между ними довольно высокая.

Таким образом, наблюдается соответствие между величиной ЭС тканей и степенью зимостойкости исследуемых форм в фазе проростков.

Мы не помещали проростки в условия повреждающих температур, так как в настоящей работе не ставили своей целью определить порог чувствительности исследуемых форм, с нашей точки зрения, интересно проследить за изменением величины ЭС при возвращении проростков в нулевую температуру после промораживания.

Этот процесс важен для растительных объектов, поскольку устойчивость растений определяется не только их способностью переносить пониженные температуры в момент их действия, но и способностью сохранять целостность цитоплазматических структур в период оттаивания и быстро восстанавливать нормальное функциональное состояние клетки [16].

С этой целью было интересно проследить за изменением величины  $\Delta ЭС = ЭС_2 - ЭС_1$ , где  $ЭС_1$  — величина ЭС проростков при 0° до промораживания;  $ЭС_2$  — величина ЭС при 0° после предварительного промораживания в течение 4 ч при -4°. Оказалось, что эта разница наибольшая у малозимостойкого сорта Кооператорка — 47 кОм. У среднезимостойкого сорта Лютеценс 329 разница меньше — 31 кОм. Пшенично-пырейные гибриды расположились в следующем порядке: ППГ 822 —  $\Delta ЭС = 15$  кОм, ППГ 827 —  $\Delta ЭС = 1$  кОм. У ППГ 829 и пырея величина  $\Delta ЭС$  поменяла знак и была соответственно равна -3 и -7 кОм. Отсюда следует, что в ряду сортов, построенном по степени увеличения зимостойкости, величина  $\Delta ЭС$  соответственно уменьшается. С нашей точки зрения, величина  $\Delta ЭС$  очень показательна, ибо, как нам кажется, может дать возможность определять порог устойчивости растений определенного генотипа к действию пониженных температур.

Таким образом, из полученных данных следует, что наблюдаются различия в электросопротивлении тканей проростков контрастных по степени зимостойкости форм как при охлаждении, так и без воздействия пониженными температурами.

Для более определенных выводов необходимы дальнейшие исследования с привлечением большого набора сортов озимой пшеницы с различной степенью зимостойкости.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию:  
5/IV 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. Б. Н. Тарусов. Архив. биол. наук, 1938, 52, вып. 2, 178.
2. Б. Н. Тарусов. Основы биофизики и биофизич. химии, ч. 1. «Высшая школа», 1960.
3. C. V. Plater, C. G. Greenham. Plant Physiol., 1959, 34, 661.
4. D. R. Evert. Plant Physiol., 1973, 51, № 3, 478.
5. R. E. Hayden, L. Dionne, D. S. Fenson. Canad. J. Bot., 1972, 50, № 7, 1547.
6. J. Wilner. Canad. J. Plant Sci., 1960, 40, № 4, 630.
7. П. Я. Голодрига, А. В. Осипов. Цитология и генетика, 1968, 2, № 4, 329.
8. П. Я. Голодрига, А. В. Осипов. Физиол. и биохимия культурных растений, 1972, вып. 4, № 6, 650.
9. П. А. Положенцев, Л. А. Золотов. Физиол. растений, 1970, 17, вып. 4, 830.
10. G. M. Weaver, H. O. Jackson, F. D. Stroud. Canad. J. Plant Sci., 1968, 48, 37.
11. J. Wilner. Canad. J. Plant Sci., 1959, 39, № 4, 512.
12. J. Wilner, W. Kalbleisch, W. J. Mason. Canad. J. Plant Sci., 1960, 40, № 3, 563.
13. Г. М. Федорова. Физиол. растений, 1965, 12, вып. 4, 689.
14. Г. Л. Ячевская. Канд. дисс., М., 1965.
15. В. М. Шепелев. Канд. дисс., Моск. обл., 1970.
16. Т. К. Усова. Канд. дисс., Новосибирск, 1971.

V. K. Voinikov, V. D. Fedotova, T. K. Usova

### STUDY ON THE ELECTRICAL RESISTANCE OF THE TISSUES OF SEEDLINGS OF WINTER-CROPS AS EFFECTED BY LOW TEMPERATURES

The electrical resistance of seedling tissues of forms differing in winterhardiness was studied for winter-crops. The data obtained indicate that the forms studied differ in electrical resistance both while cooling at 0°C for 24 hours and at -4°C for 3 hours as well as without cooling (at +20°C).

The higher electrical resistance has been found for more winter hardy forms.

УДК 58.036.1+58.032.3

С. С. МОРДКОВИЧ, С. А. МОКРИДОВА

### ЯВЛЕНИЕ ВТОРИЧНОГО ОСЕННЕГО ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

#### 1. Роль повреждений засухой и фазы развития

Показана ведущая роль повышенной температуры при воздействии экспериментально созданных метеокомплексов засухи на пшеницу в основные фазы ее развития. Установлено, что в последующем образуются побеги вторичного роста («подгона»). Вторичные побеги возникают из надземных узлов соломины, отличаются резко ускоренным ростом и развитием, сокращенными размерами соломины и листовой поверхности.

Явление вторичного осеннего роста, цветения, плодоношения у травянистой и древесной растительности широко распространено в природе. Сочетание сухой жаркой погоды с последующим выпадением осадков рассматривается рядом исследователей [1—7] как одна из причин этого явления.



Образование «подгона» у злаковых хорошо известно в зерновых районах европейской части страны и в южных районах Сибири. Созревшее поле пшеницы часто вновь зеленеет, и вторичные побеги даже обгоняют в росте главные, образуя верхний ярус. По годам это свойство проявляется в Сибири различно, и в зависимости от условий созревания оно либо увеличивает урожай (например, в 1948 г. на юге Омской области), либо, что наблюдается чаще, затрудняет уборку, нарушает ее сроки, ухудшает качество зерна, увеличивает потери [8].

Мнения о причине этого явления различны. Большинство авторов считают, что это следствие запоздалого кущения [8—11]. Экспериментальная проверка выявила тесную связь вторичного побегообразования с продолжительным действием повышенных температур [6]. Предположение о длительном торможении роста избыточным теплом, об усиленном накоплении легко реутилизируемых продуктов неглубокого распада, оттекающих из поврежденных органов к эмбриональным тканям, об ускоренном росте гетеротрофно питающихся побегов как общей основе этого явления получило экспериментальное подтверждение в работах по вегетативному израстанию томатов в жаркой теплице [12, 13].

В наших исследованиях причин образования подгона у пшеницы мы исходили из этих представлений. Была поставлена задача экспериментально выявить действие повышенной температуры на этот процесс через создание моделей природных метеокомплексов, определить фазу максимального повреждения и вторичного побегообразования у пшеницы двух различных по жароустойчивости сортов.

### ОРГАНИЗАЦИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В вегетационном опыте в засушилке были искусственно созданы микроклиматические режимы, названные вариантами (1—4), на фоне естественных метеоусловий лета 1973 г.

Контроль (1) — постоянное обеспечение влагой при естественном радиационном и умеренном температурном режиме.

«Жара» (2) — повышенная против контроля температура, пониженная влажность воздуха при оптимальном водообеспечении в почве.

«Южная засуха» (3) — повышенная температура, пониженная влажность воздуха при обезвоживании почвы до коэффициента завядания.

«Северная засуха» (4) — дефицит влаги в почве (близкий к коэффициенту завядания) при умеренной температуре и влажности воздуха (как в контроле).

Учитывая критические периоды у пшеницы [14, 15] и вероятное время действия «засухи» в регионе, экспериментальные режимы создавали в фазы кущения, колошения, цветения и начала налива зерна.

Растения выращивали в засушилке, в траншеях (50 см глубиной, 40 см шириной), выложенных изнутри полиэтиленовой пленкой и заполненных смесью серой лесостепной почвы с песком (1:1). Площадь питания одного растения 5×5 см. Были использованы два сорта яровой пшеницы: Саратовская 29 — жаро-засухоустойчивый степного происхождения и Минская — менее устойчивый к жаре и засухе сорт белорусской селекции. Влажность почвы 60%. ПВ поддерживали в вариантах 1 и 2 постоянно, а в вариантах 3 и 4 только до и после опытного периода. Почвенную засуху создавали прекращением полива с постепенным иссушением почвы до коэффициента завядания, после чего восстанавливали первоначальную влажность. Повышенную температуру и пониженную влажность тока воздуха поддерживали специальной сушевой установкой (принцип калорифера): В табл. 1 приведены режимы температуры, влажности воздуха и почвы в разные фазы развития пшеницы. О мере воздействия, вызывающей это явление, судили по количеству образовавшихся побегов вторичного роста, которые вырастали из надземных узлов главного стебля (а не из подземного узла, как обычно при кущении). Вторичные побеги сравнивали с примерно одновозрастными побегами кущения контрольных растений. В ходе эксперимента определяли температуру, влажность воздуха и почвы, скорость появления, темпы роста, развития и некоторые морфологические особенности вторичных побегов (высота растения, длина междоузлий, площадь листьев).

Опытные растения в засушилке до и после воздействия засухи находились в благоприятных условиях светового и водно-термического режимов.

До опыта в фазу кущения максимальная температура воздуха в крытом пленкой засушилке колебалась в пределах 19—24°С и лишь последние 4 дня до начала прогресса поднималась до 28—32°. Длительность прогресса в эту фазу составляла 10 дней. После опыта температура не поднималась выше 20—22°.

Таблица 4

Режимы температуры, влажности почвы и воздуха в вегетационном опыте (лето 1973 г.)

Вариант	Температурный режим воздуха, °С×ч	Влажность почвы, % ПВ	Влажность воздуха, отн. %
Контроль «Южная засуха» «Жара» «Северная засуха»	19—24	60	58—70
	1—3 дн. (36—40)×6; 4—7 дн. (42—17)×6; 8—10 дн. (45—50)×6	До коэфф. завядания (5,3)	1—3 дн. (70—80)×6; 4—7 дн. (30—38)×6; X6; 8—10 дн. (28—36)×6
	1—3 дн. (36—40)×6; 4—7 дн. (42—17)×6; 8—10 дн. (45—50)×6	60	1—3 дн. (70—80)×6; 4—7 дн. (30—38)×6; X6; 8—10 дн. (28—36)×6
	19—24	До коэфф. завядания (7,7)	38—70
Контроль «Южная засуха» «Жара» «Северная засуха»	22—28	60	54—70
	1—2 дн. (37—39)×6; 3 дн. (40—12)×6; 4-й день (43—17)×6	До коэфф. завядания (4,3)	1—2 дн. (80—90)×6; 3—1 дн. (38—18)×6; X6
	1—2 дн. (37—39)×6; 3 дн. (40—12)×6; 4-й день (43—16)×6	60	1—2 дн. (80—90)×6; 3—1 дн. (38—18)×6; X6
	22—28	До коэфф. завядания (9,7)	54—70
Контроль «Южная засуха» «Жара» «Северная засуха»	20—28	60	38—90
	1—2 дн. (30—38)×6; 3—1 дн. (40—13)×6; 5-й день (41—18)×6	До коэфф. завядания (6,9)	1—2 дн. (80—90)×6; 3—1 дн. (40—50)×6; X6; 5 дн. (36—18)×6
	1—2 дн. (30—38)×6; 3—1 дн. (40—13)×6; 5-й день (44—18)×6	60	1—2 дн. (80—90)×6; 3—1 дн. (40—50)×6; X6; 5 дн. (36—18)×6
	20—28	До коэфф. завядания (8,5)	38—90
Контроль «Южная засуха» «Жара» «Северная засуха»	19—23	60	50—80
	1-й день (38—13)×6; 2—3 дн. (42—18)×6; 4—5 дн. (40—12)×6	До коэфф. завядания (5,2)	1-й день (30—40)×6; 2—5 дн. (24—31)×6; X6
	1-й день (38—13)×6; 2—3 дн. (42—18)×6; 4—5 дн. (40—12)×6	60	1-й день (30—40)×6; 2—5 дн. (24—31)×6; X6
	19—23	До коэфф. завядания (6,8)	50—80



В опыте в фазу колошения температура воздуха только 3 дня перед самым прогревом доходила до 30°, а остальное время она была на уровне 18—20°. После спада температура воздуха составляла 20—24°.

В фазу цветения и налива зерна температура воздуха до и после эксперимента находилась в засушливых пределах 24—28°.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальное образование вторичных побегов отмечено в варианте 3, несколько меньшее — в варианте 2, наименьшее количество побегов обнаружено в варианте 4. У обоих сортов максимальное образование вторичных побегов приходилось на фазы колошения и цветения; наименьшее — на фазы кущения и налива зерна; причем у Саратовской 39 все это выражено отчетливее (рис. 1). Это специфичное для сорта и его экологии вторичное побегообразование можно рассматривать как ответную ростовую приспособительную реакцию на неблагоприятное воздействие засухи.

В вариантах 2 и 3 в фазу колошения, цветения и налива зерна вторичные побеги появились через 5—6 дней после окончания опыта. В варианте 4 соответственно по фазам — через 16, 26 и 7 дней. В вариантах 2 и 3 в фазу кущения вторичные побеги отмечены только через 60 дней, в варианте 4 — через 48 дней после опыта.

Сходство реакции растений двух сортов в вариантах 2 и 3 прежде всего подтверждает предположение о ведущей роли повышенной температуры, позволяя объединить результаты и привести данные только по одному сорту (Саратовская 29, табл. 2).

Отметим, что появление вторичных побегов ускоряется при повреждении фазы колошение — налив, что, вероятно, связано с наибольшими резервами в эту фазу веществ регуляторного и трофического свойств, а также в вариантах 2, 3 с ведущим значением в повреждении повышенной температуры.

При повреждении в фазу колошения общий вегетационный период у вторичных побегов (вариант 2 и 3) оказался на 20 дней короче, чем у побегов кущения; первый межфазный период (появление побега — фаза трех листьев) короче почти в 3 раза, а второй (фаза трех листь-

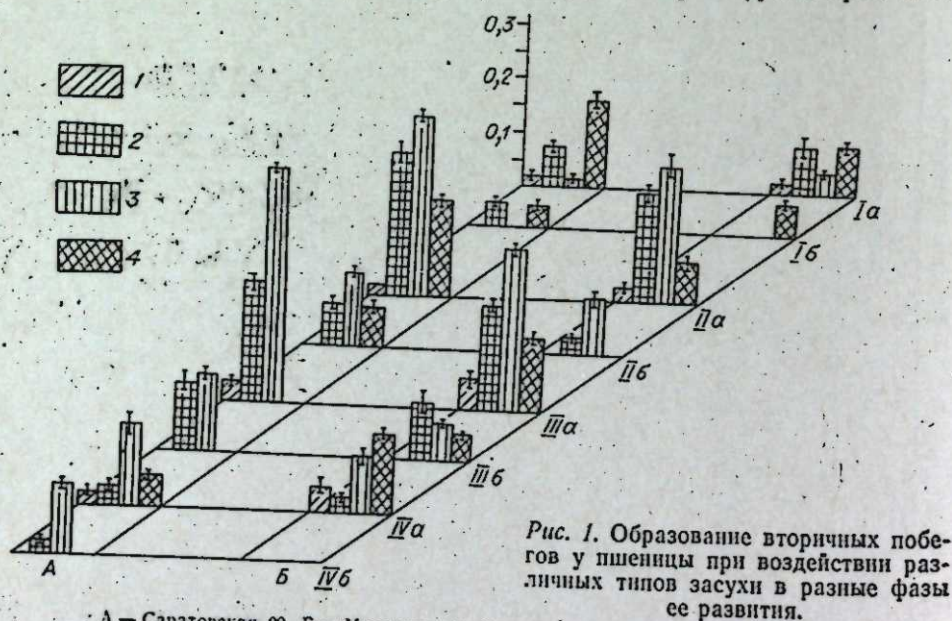


Рис. 1. Образование вторичных побегов у пшеницы при воздействии различных типов засухи в разные фазы ее развития.

А — Саратовская 29, Б — Минская; а) общее количество вторичных побегов в расчете на одно растение, б) из них количество репродуктивных побегов: I — кущение, II — колошение, III — цветение, IV — налив зерна; 1 — контроль, 2 — «жара», 3 — «южная засуха», 4 — «северная засуха».

Таблица 2  
Время появления вторичных побегов у пшеницы Саратовская 29 после прекращения экспериментального воздействия (1973 г.)

Фаза воздействия засухи	Варианты					
	2 и 3			4		
	период опыта	дата появления побегов	число дней после опыта, когда появились побеги	период опыта	дата появления побегов	число дней после опыта, когда появились побеги
Кущение	С 19/VI по 23/VI	27/VIII	60	С 23/VI по 10/VII	26/VIII	48
Колошение	С 11/VII по 14/VII	18/VII	5	С 15/VII по 23/VII	8/VIII	16
Цветение	С 16/VII по 20/VII	27/VII	6	С 23/VII по 2/VIII	28/VIII	26
Налив зерна	С 31/VII по 4/VIII	10/VIII	6	С 5/VIII по 13/VIII	30/VIII	7

ев — колошение) — короче в 2 раза, чем у нормальных побегов кущения. Третий межфазный период (колошение — цветение), наоборот, на 5 дней длиннее, а четвертый (цветение — налив зерна) вновь на 5 дней короче, чем у побегов кущения.

В опыте в фазу налива зерна продолжительность первого и второго межфазных периодов и число дней от появления вторичных побегов до их колошения были такими же, как в фазу колошения. При опыте в фазу цветения второй межфазный период у вторичных побегов удлинен.

В метеоусловиях вегетационного периода 1973 г. успели вызреть (уборка 19/IX 1973 г.) колосья вторичных побегов, образовавшиеся после действия «жары» и «южной засухи» в фазу колошения и цветения (рис. 2).

Исследованием также установлено сокращение листовой поверхности, уменьшение общей длины вторичных побегов. Измерения междоузлий и общей длины вторичных побегов производили после уборки урожая (в том числе и у побегов с не полностью вызревшим колосом). Площадь листьев измеряли по мере окончания их роста [16].

Показано заметное уменьшение общей длины вторичных побегов во всех вариантах у обоих сортов по сравнению с побегами кущения (рис. 3, 4). При этом в опыте в фазу колошения в варианте «северная засуха» длина побегов была наименьшей, в варианте «жара» — несколько больше, вариант «южная засуха» занимал промежуточное положение.

В опыте в фазу кущения у Саратовской 29 длина вторичных побегов была минимальной в варианте «южная засуха». При поражении в фазу цветения и налива зерна длина вторичных побегов несколько больше в варианте «жара» и почти одинакова в варианте «южная засуха» и «северная засуха».

Количество междоузлий у вторичных побегов колебалось от 4 до 5, как и у побегов кущения. На рис. 3, 4 приведены четыре междоузлия, начиная с колосового (первого в нашей нумерации для удобства сравнения). Если

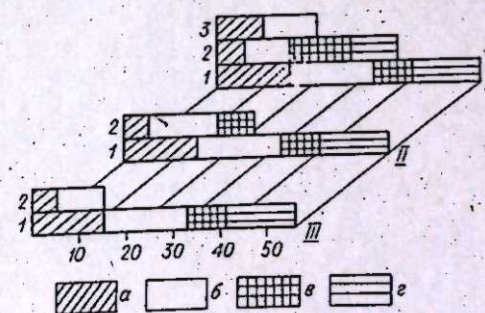


Рис. 2. Продолжительность (в днях) межфазных периодов развития вторичных побегов у пшеницы Саратовская 29.

I — опыт в фазу колошения, II — цветения, III — налива зерна; 1 — контроль, 2 — «жара», «южная засуха», 3 — «северная засуха»; а) появление 3-го листа, б) 3-го листа — колошение, в) колошение — цветение, г) цветение — налив зерна.



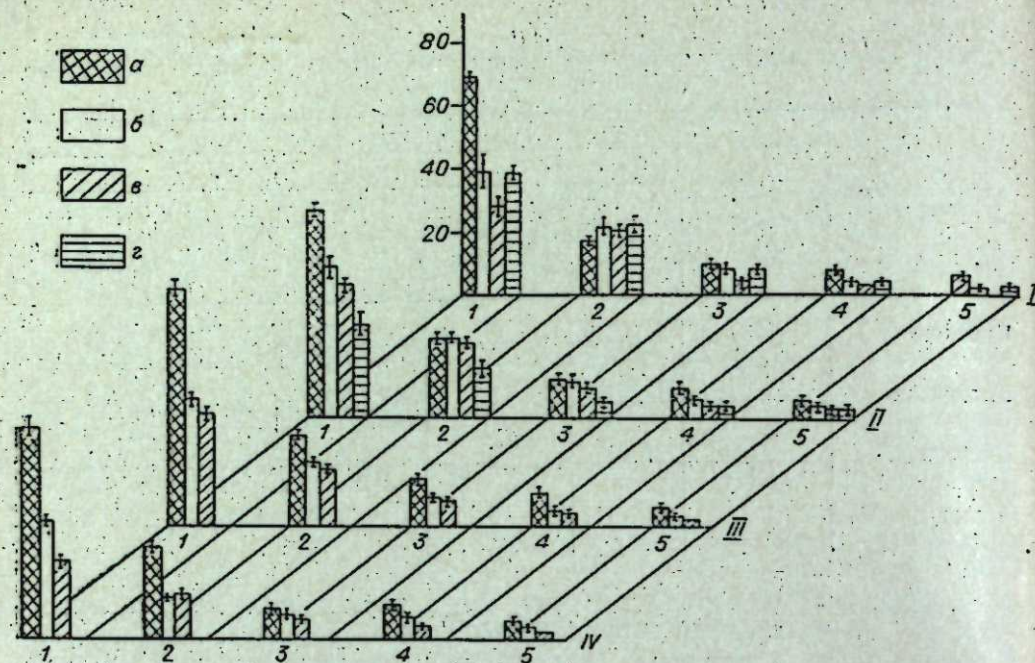


Рис. 3. Высота растений, длина междоузлий (в см) у вторичных побегов пшеницы сорта Саратовская 29.

I — опыт в фазу кущения, II — колосения, III — цветения, IV — налива зерна; 1 — высота растений, 2 — 1-е междоузлие (колосовое), 3 — 2-е междоузлие, 4 — 3-е междоузлие, 5 — 4-е междоузлие; а) контроль (нормальные побеги кущения), б) «жара», в) «южная засуха», г) «северная засуха».

в опыте в фазу колосения в вариантах 2 и 3 с повышенной температурой первое колосовое междоузлие у вторичных побегов почти равнялось первому междоузлию у побегов кущения контрольных растений, то в фазу цветения и налива зерна оно было заметно меньше. Это отчетливо проявляется у Саратовской 29. В варианте «северная засуха» при воздействии во все фазы развития длина первого междоузлия у вторичных

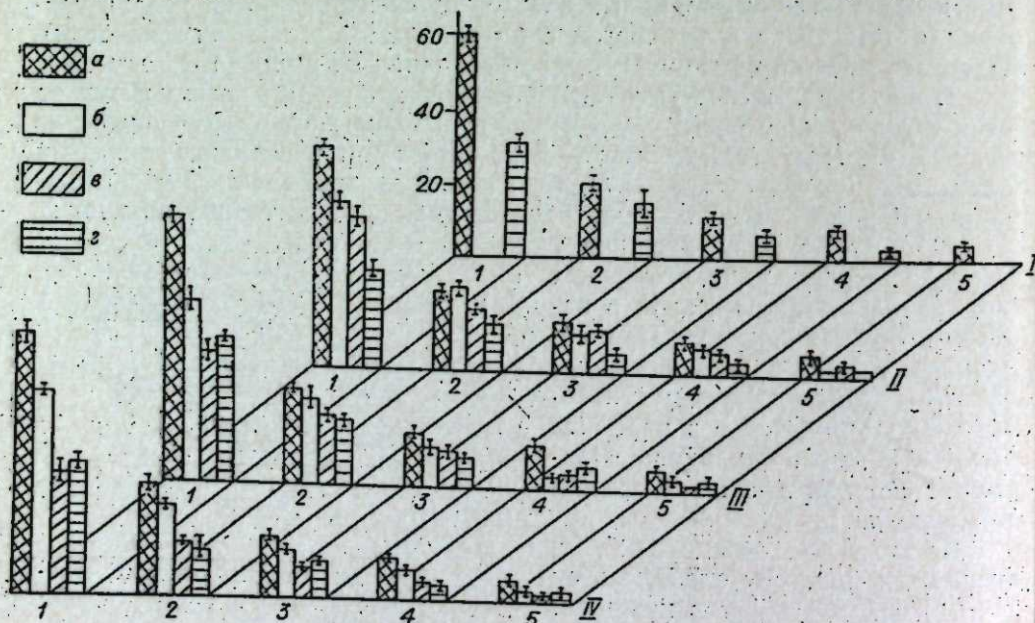


Рис. 4. Высота, длина междоузлий (в см) у вторичных побегов пшеницы сорта Минская.

I — опыт в фазу кущения, II — колосения, III — цветения, IV — налива зерна; 1 — высота растений, 2 — 1-е междоузлие (колосовое), 3 — 2-е междоузлие, 4 — 3-е междоузлие, 5 — 4-е междоузлие; а) контроль (нормальные побеги кущения), б) «жара», в) «южная засуха», г) «северная засуха».

побегов меньше, чем у побегов кущения. Подобная картина наблюдалась и у последующих трех междоузлий у обоих сортов.

У вторичных побегов число листьев было на один меньше, чем у побегов кущения в контроле. Считая профиллю нулевым метамером, при кущении.

В вариантах с повышенной температурой при воздействии во все фазы развития у вторичных побегов наблюдалось резкое сокращение площади листьев по сравнению с побегами кущения (рис. 5, 6). У Саратовской 29 площадь первого листа была меньше почти в 10 раз, второго — почти в 5 раз, третьего и четвертого — в 2 раза; у Минской — соответственно почти в 10, 3 и 2 раза.

Итак, вторичные побеги, появившиеся в последствии повышенной температуры (вариант «жара»), засухи («северная засуха») и их комбинации («южная засуха») отличаются ускоренным ростом, развитием, сокращением общей длины побега и листовых метамеров по сравнению с нормальными побегами кущения у контрольных растений.

Исследование выявило наибольшее образование побегов вторичного роста у пшеницы в вариантах 2 и 3, наименьшее — в варианте 4.

Таким образом, экспериментально подтверждено исходное предположение о ведущей роли повышенной температуры в чистом виде и в комплексе с обезвоживанием в проявлении вторичного побегообразования у пшеницы.

Наиболее «уязвимой» оказалась фаза колосения. Это период полного формирования вегетативных органов пшеницы и начала бурного роста и развития вынесенного на поверхность колоса. Мы считаем, что непосредственное тепловое повреждение, торможение роста колоса привело к ограничению его атрагирующей способности, усиленным оттокам и накоплению реутилизируемых продуктов неглубокого распада из поврежденных жарой листьев, колоса, стебля в эмбриональных тканях то-

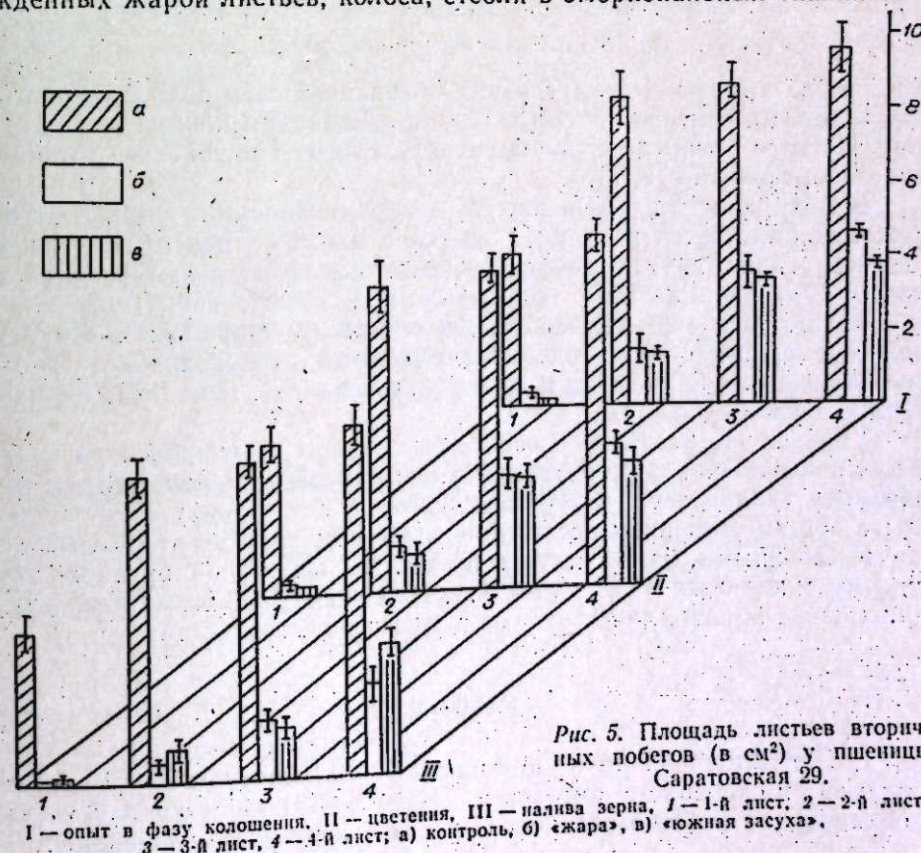


Рис. 5. Площадь листьев вторичных побегов (в см²) у пшеницы Саратовская 29.

I — опыт в фазу колосения, II — цветения, III — налива зерна, IV — налива зерна; 1 — 1-й лист, 2 — 2-й лист, 3 — 3-й лист, 4 — 4-й лист; а) контроль, б) «жара», в) «южная засуха».



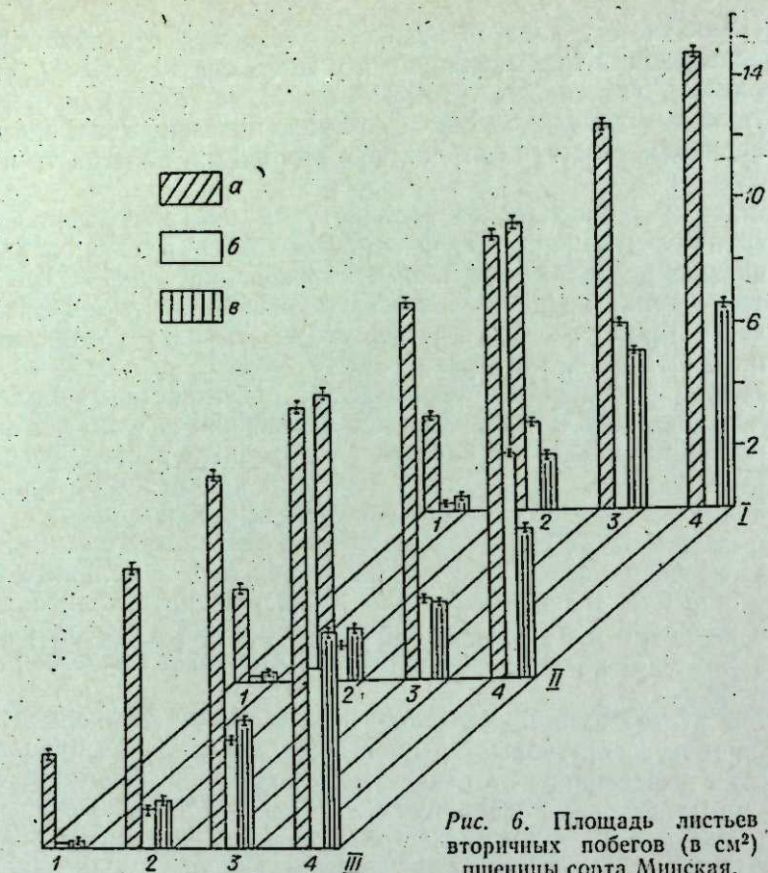


Рис. 6. Площадь листьев вторичных побегов (в см<sup>2</sup>) пшеницы сорта Минская.

I — колошение, II — цветение, III — налив зерна; 1 — 1-й лист, 2 — 2-й лист, 3 — 3-й лист, 4 — 4-й лист; а) контроль, б) «жара», в) «южная засуха».

чек роста, которые в этих условиях приняли на себя роль физиологически активных центров растения. С восстановлением нормального водно-термического режима окружающей среды из них начинается вторичное побегообразование [6, 7].

В фазу кущения повреждение зачаточного колоса при перегреве растений смягчается изоляцией конуса нарастания обертками из листовых влагалищ внутри стебля. Кроме того, возможна компенсация тепловых нарушений за счет позднего кущения. Образование побегов вторичного роста в этом случае можно объяснить нарушением структуры колоса главного стебля — сокращением числа зерновок вследствие перегрева конуса нарастания и, как результат этого, неполным использованием метаболитов [17].

Уменьшение вторичного побегообразования у пшеницы при воздействии повышенной температурной в последующие за колошением фазы развития (налив зерна), вероятно, связано с ускоренным в условиях опыта общим старением растений. Следствием питания вторичных побегов измененными метаболитами поврежденных жарой органов, по-видимому, и является их быстрый рост и развитие [13] и как результат — сокращение общей длины побегов и листовой поверхности.

#### ВЫВОДЫ

1. Подтверждена роль повышенной температуры в чистом виде («жара») и особенно в комплексе с обезвоживанием («южная засуха») в образовании побегов вторичного роста («подгона») у пшеницы.

2. Наиболее сильное образование вторичных побегов установлено при тепловом повреждении растений в фазу колошения и цветения.

3. Вторичные побеги отличаются от обычных побегов кущения резко ускоренным ростом, развитием, сокращением общей длины побегов и листовой поверхности.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/VI 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

- З. Н. Анисков. Ж. сельскохозяйств. овцеводства, 1850, № 6.
- С. О. Иллчевский. Ж. русск. бот. об-ва, 1931, 16, № 5, 6.
- Н. Н. Галахов. Природа, 1937, № 1, 40.
- Г. Н. Клоков. Природа, 1962, № 8, 128.
- И. П. Игнатьева. Бот. ж., 1965, 50, № 1, 16.
- В. Ф. Альтергот. В сб.: Новые полезные растения Сибири. Новосибирск, 1965.
- В. Ф. Альтергот. В сб.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, 1973.
- П. А. Яхтенфельд. Культура яровой пшеницы в Сибири. М., Изд-во с.-х. лит. журналов и плакатов, 1961.
- С. Д. Гребенников. Яровая пшеница в Сибири. Новосиб. обл. гос. изд-во, 1949.
- Н. Н. Кулешов. Произрастание яровой пшеницы на полях Омской области. Омск, 1947.
- В. Н. Степанов. Сов. агрономия, 1952, № 12, 68.
- В. Ф. Альтергот, К. П. Волгина. В сб.: Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. М., «Наука», 1965.
- В. Ф. Альтергот, К. П. Волгина. Физиол. раст., 1970, 17, вып. 2.
- В. В. Аникнев. Уч. зап. Лен. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, 249.
- Ф. Д. Сказкин. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л., 1971.
- Летние практические занятия по физиологии растений. Изд. 3. М., «Просвещение», 1973, с. 190.
- В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, 1973.

S. S. Mordkovich, S. A. Mokridova

#### SECONDARY AUTUMN SPROUT FORMATION OF SPRING WHEAT 1. DIFFERENT TYPES AND DEVELOPMENT STAGES AC AFFECTED BY DROUGHT

A great significance of elevated temperatures has been indicated in experimental different droughty conditions for the basic development stages of wheat in subsequent sprout formation of the secondary growth.

Secondary sprouts have been formed from aboveground straw node they were characterized by extremely rapid growth and development, by low size of straw and foliar surface.



Н. Н. НАПЛЕКОВА, Л. Г. САФРОНОВА, Т. АСТАНОВ

## СИНТЕЗ ВИТАМИНОВ ЦЕЛЛЮЛОЗОРАЗРУШАЮЩИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ НА СРЕДАХ С РАЗЛИЧНЫМИ ИСТОЧНИКАМИ УГЛЕРОДА

Показано, что целлюлозоразрушающие микроорганизмы синтезируют витамины группы В. Бактерии и актиномицеты активно синтезируют их на среде с целлюлозой, а грибы — на среде с крахмалом.

Как известно, целлюлозоразрушающие микроорганизмы различных таксономических групп на среде с клетчаткой и нитратным азотом синтезируют витамины группы В [1—5]. В почвах же большинство целлюлозоразрушающих микроорганизмов могут использовать не только клетчатку, но и другие соединения углерода. Биосинтез витаминов при этом вероятно будет неодинаков.

Мы поставили задачу изучить, как влияют некоторые источники углерода на продукцию витаминов разными по таксономическому положению целлюлозоразрушающими микроорганизмами, выделенными из почв Западной Сибири.

### МЕТОДИКА

Микроорганизмы выращивали в течение 20 дней в конических колбах объемом 100 мл, содержащих по 30 мл среды Гетчинсона с нитратами. В качестве источников углерода вносили фильтровальную бумагу, расположенную на поплавах, 0,5% глюкозы или крахмала. Инкубировали при 26—28°.

Витамины определяли в культуральной жидкости и в фильтрате, полученном центрифугированием культуральной жидкости в течение 10 мин при 14 тыс. об/мин. Биомассу микроорганизмов, накопившуюся на средах с глюкозой и растворимым крахмалом, переносили из центрифужных пробирок на часовое стекло, высушивали до постоянного веса и взвешивали. В биомассе со среды с глюкозой определяли азот по

Продуктивность образования витаминов целлюлозными микроорганизмами

Микроорганизмы	Штаммы	Биотин			Никотиновая кислота			Пирин
		Среда						
		фильтровальная бумага	глюкоза	крахмал	фильтровальная бумага	глюкоза	крахмал	фильтровальная бумага
<i>Actinomyces phaeochromogenes</i>	123	12,9	3,5	1,4	2700	916	454	600
<i>A. glaucescens</i>	132	8,6	7,0	1,3	125	405	340	60
<i>A. coelicolor</i>	45	2,9	4,4	5,1	260	594	1293	56
<i>Myrothecium verrucaria</i>	562	1,7	0,5	8,4	—	688	550	43
<i>Alternaria tenuis</i>	933	1,7	0,5	1,6	923	458	340	55
<i>Stachybotrys atra</i>	17	1,1	1,8	8,7	57	86	350	60
<i>Vibrio flavescens</i>	38	—	20,0	1,4	252	249	105	42
<i>V. flavescens</i>	65	33,0	4,5	1,1	740	70	176	49

Примечание. — не исследовано.

Кельедалю. На среде с фильтровальной бумагой определить количество биомассы весовым методом невозможно из-за трудности отделения клеток микроорганизмов от фильтра, на котором они растут. В этом случае биомассу определяли косвенно по содержанию белкового азота в разложенных фильтрах после тщательного отмывания их водой. Зная количество азота, содержащегося в 1 г клеток микроорганизмов, выращенных на среде с глюкозой, нетрудно рассчитать биомассу микроорганизмов и на среде с фильтровальной бумагой. Эти данные относительно сильно занижены, так, как часть клеток вымывается из разложившегося фильтра, что ведет к уменьшению содержания белкового азота, а следовательно, и биомассы. Содержание витаминов в биомассе во всех случаях рассчитывали по разности между количеством их в культуральной жидкости и в фильтрате.

Витамины определяли количественно, с помощью микробиологических методов на жидких средах [6—11]. Интенсивность роста индикаторных культур учитывали нефелометрически. В качестве индикаторных культур применяли штаммы, полученные из Института микробиологии АН СССР [5]. Образование витаминов на средах с разными источниками углерода изучено у *Vibrio flavescens* (шт. 38, 65), *Actinomyces phaeochromogenes* (шт. 123), *Act. coelicolor* (шт. 45) и *Act. glaucescens* (шт. 132), *Myrothecium verrucaria* (шт. 562), *Alternaria tenuis* (шт. 933), *Stachybotrys atra* (шт. 17).

Опыты ставили в трех повторностях. Аналитические определения из каждой повторности опыта трехкратные. Все результаты достоверны. Колебания в повторностях были незначительны и средняя ошибка опыта составляла 5%.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

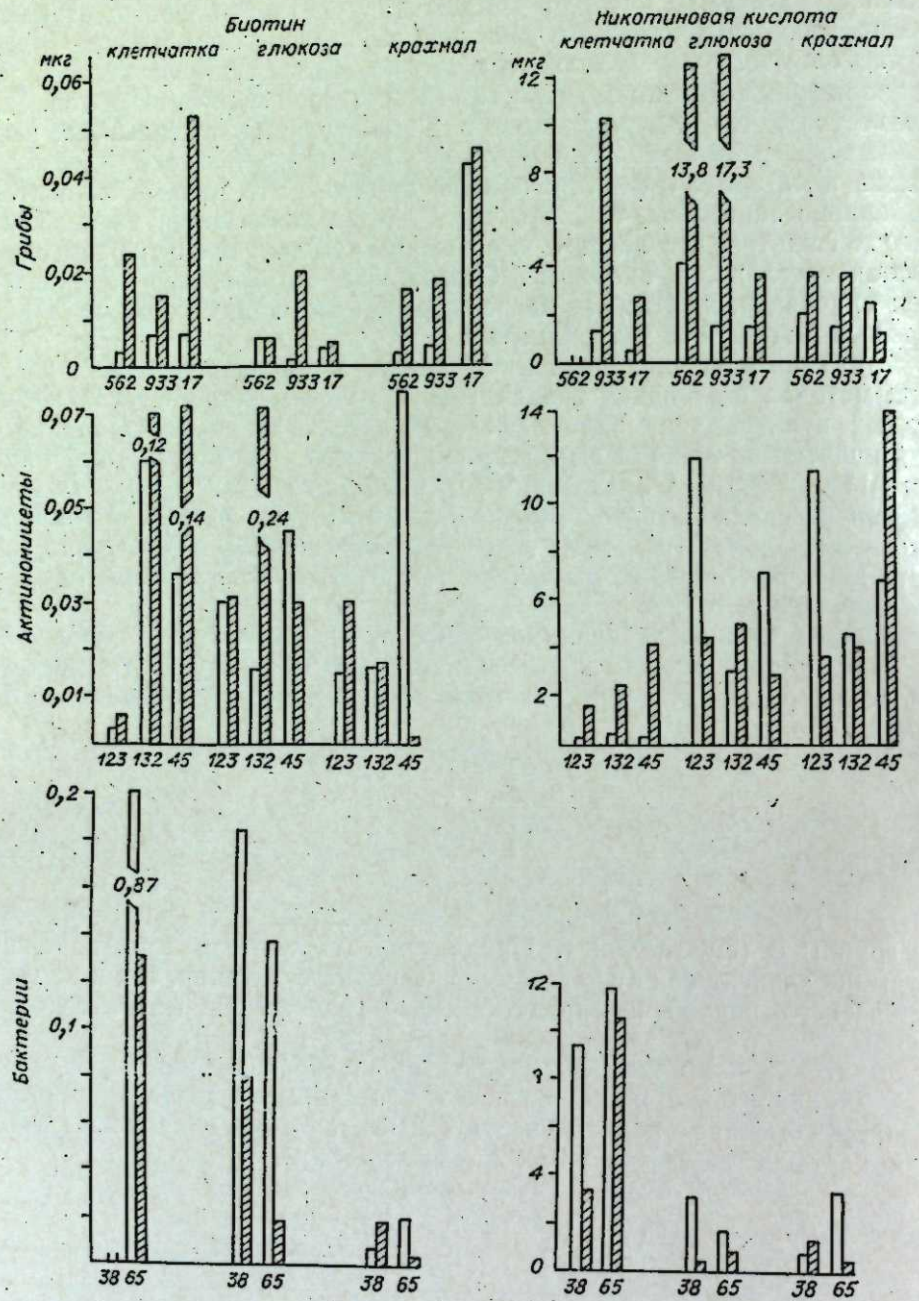
Все целлюлозоразрушающие микроорганизмы синтезируют витамины группы В (см. таблицу). Продуктивность синтеза того или иного витамина зависит как от источника углеродного питания, так и от таксономического положения представителей изучаемой физиологической группы.

Бактерии и актиномицеты синтезируют больше биотина на средах с фильтровальной бумагой и глюкозой, а грибы на среде с крахмалом. Наиболее высокая продуктивность синтеза биотина обнаружена у бактерий, затем следуют актиномицеты и грибы.

в зависимости от источников углерода (мкг/1 г биомассы)

доксин		Пантеновая кислота		Тиамин		Кобаламин		Инозит					
Гетчинсона													
глюкоза	крахмал	фильтровальная бумага	глюкоза	крахмал	фильтровальная бумага	глюкоза	крахмал	фильтровальная бумага	крахмал				
70	44	188	159	—	1168	71	24	2,0	1,6	0,9	—	15211	—
33	31	57	1090	222	—	60	106	0,6	0,7	0,5	3085	13545	8224
97	187	141	176	506	—	256	206	0	1,5	0,9	2805	—	2137
30	78	84	184	682	5	15	16	0,1	0,9	1,2	750	576	1140
10	32	42	33	17	51	77	57	0	0	0	4384	878	2540
16	33	37	130	1140	28	27	128	0	0,4	0	1033	1734	3450
46	61	78	30	562	—	104	107	0	сл.	0	1368	2400	3975
12	48	59	58	1328	860	380	80	0	0,1	0	5450	2700	3171

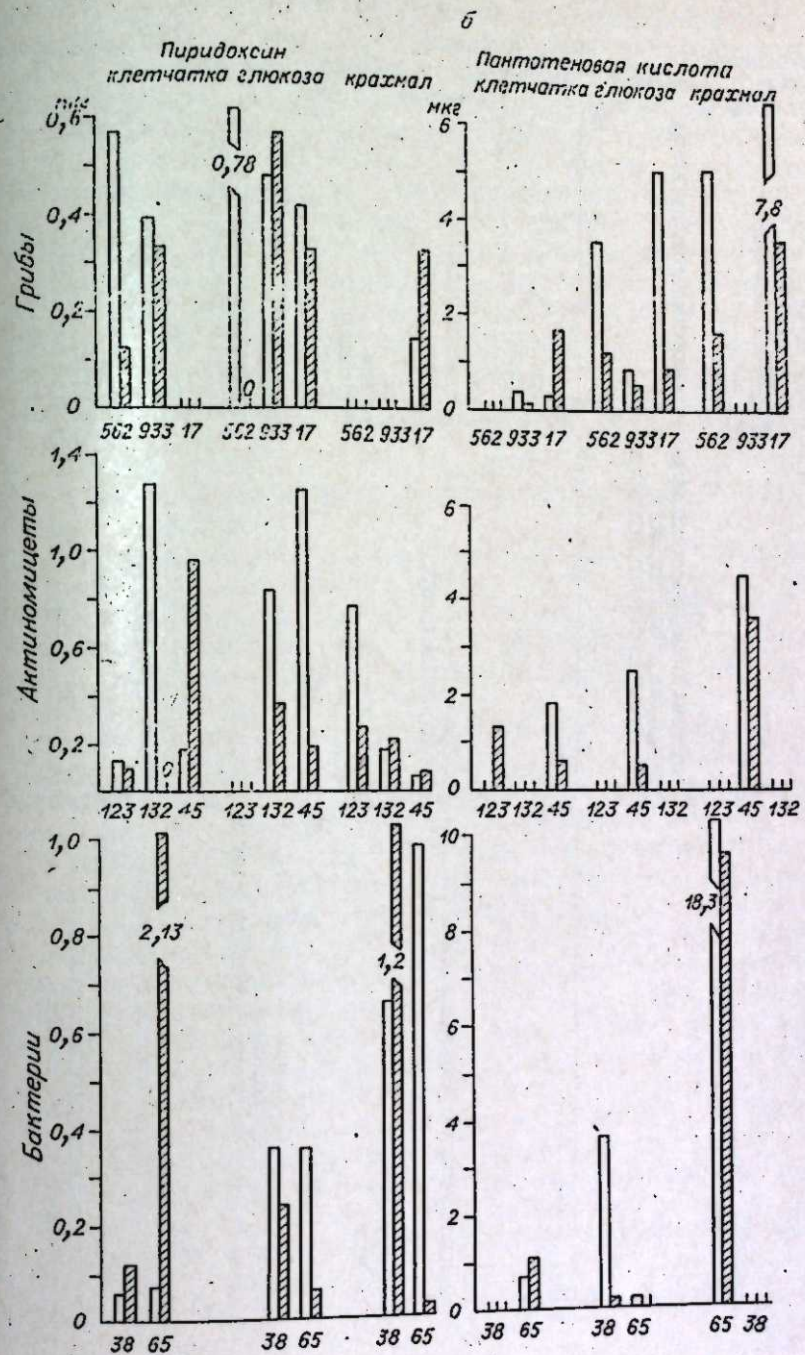




Накопление витаминов в клетках и в среде с углеводами (мкг/30 мл среды). 1 — в клетках, 2 — в среде.

Продуктивность синтеза никотиновой кислоты у исследованных культур была весьма значительной. Наблюдается тенденция максимального накопления этого витамина на среде с фильтровальной бумагой и глюкозой. Вибрионы на среде с фильтровальной бумагой продуцируют никотиновую кислоту больше, чем грибы и актиномицеты.

Продуктивность синтеза пиридоксина так же была наиболее высокой на среде с фильтровальной бумагой. На среде с глюкозой бактерии и грибы накапливали пиридоксина значительно меньше, чем на среде с фильтровальной бумагой и крахмалом. Для синтеза пиридоксина актиномицетами среда с глюкозой была более оптимальной, чем для



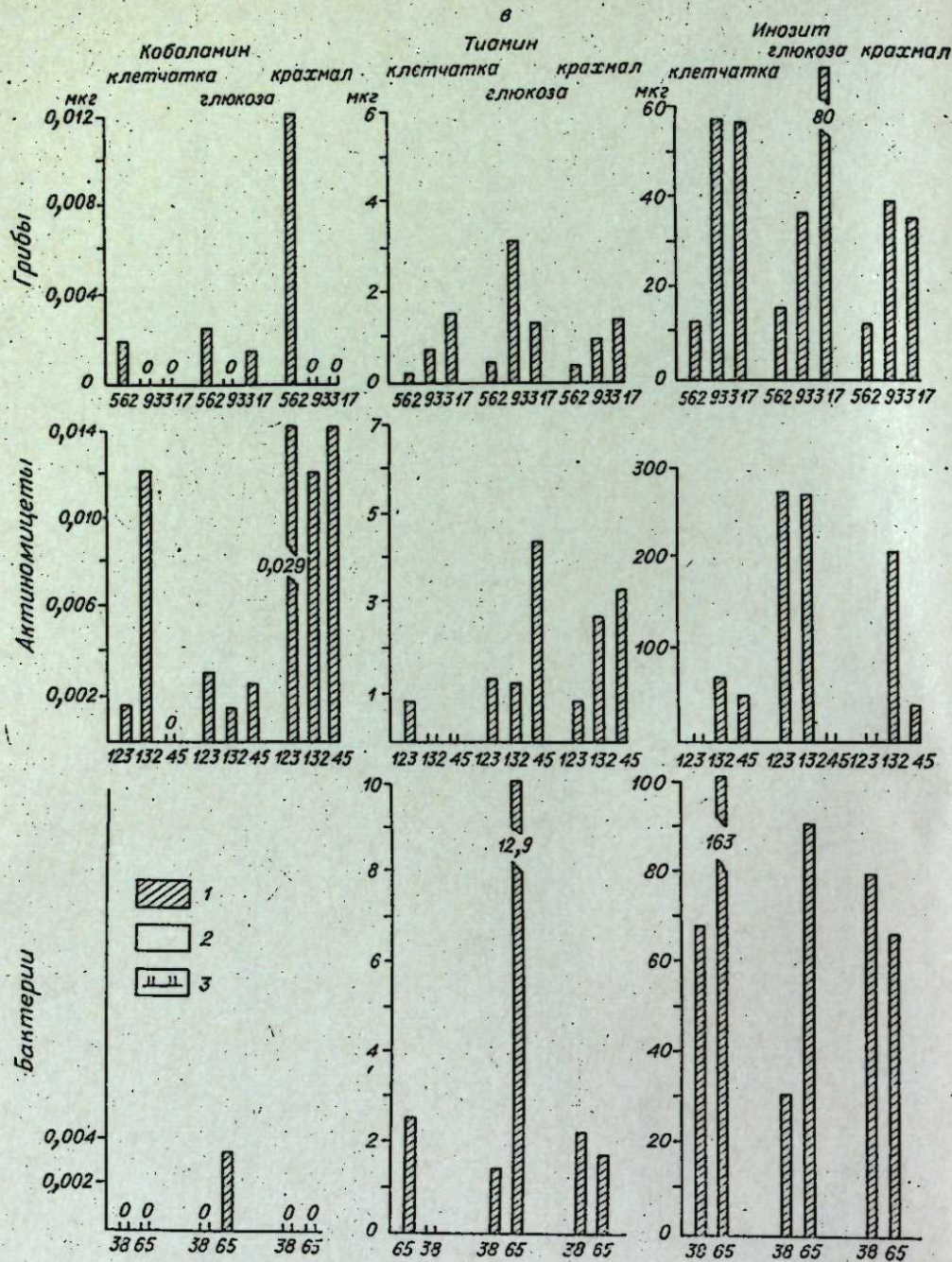
углеводами (мкг/30 мл среды). 3 — не исследовали.

других микроорганизмов. Следует отметить, что актиномицеты накапливают несколько больше пиридоксина по сравнению с другими группами микроорганизмов.

Наиболее высокая продуктивность синтеза пантотеновой кислоты у бактерий и грибов была на среде с крахмалом. Особенно активно на этой среде синтезируют витамин бактерии. Последние меньше всего продуцируют пантотеновую кислоту на среде с глюкозой. Выявить источник углерода, наиболее благоприятный для синтеза пантотеновой кислоты актиномицетами, нам не представляется возможным.

Обнаружена высокая продуктивность синтеза тиамина у отдель-





ных представителей актиномицетов и бактерий на среде с фильтровальной бумагой. На средах с другими источниками углерода она заметно меньше. У грибов же продуктивность синтеза этого витамина на среде с глюкозой и крахмалом несколько выше, чем на среде с фильтровальной бумагой. По продуктивности синтеза тиамин на средах с разными источниками углерода равной активностью характеризуются актиномицеты и вибрионы, затем следуют грибы.

Кобаламин синтезируют немногие культуры целлюлозоразрушающих микроорганизмов [5]. Мы выбрали для исследований культуры, которые при росте на среде с клетчаткой в конце месяца содержали этот витамин. В данном опыте на 20-й день роста оказалось, что на среде с клетчаткой и крахмалом вибрионы его не синтезируют. Небольшое ко-

личество этого витамина обнаружено в клетках вибрионов лишь на среде с глюкозой. Грибы как и бактерий плохо синтезировали кобаламин. Только *Myrothecium verrucaria* синтезировал заметное количество его на среде с крахмалом. Актиномицеты накапливали кобаламин на всех трех источниках углерода. Следует отметить, что среда с глюкозой оказалась достаточно благоприятной для синтеза этого витамина всеми исследованными группами микроорганизмов. Продуктивность синтеза кобаламина у вибрионов (шт. 38,65) составляла 0,1 мкг/г, у грибов (шт. 562, 933, 17) 0,1—1,2 мкг/г, у актиномицетов (шт. 123, 132, 45) 0,5—2 мкг/г биомассы, т. е. активность синтеза этого витамина нарастала от вибрионов к грибам и актиномицетам. Продуктивность синтеза инозита на всех средах была высокой и достигала максимума у актиномицетов на среде с глюкозой. Сравнительно высокая продуктивность инозита выявлена у бактерий и грибов на среде с крахмалом. На среде с глюкозой эти микроорганизмы накапливали меньше инозита по сравнению с другими средами. В каждой группе обнаружены микроорганизмы, которые наиболее активно синтезировали инозит на среде с фильтровальной бумагой.

Следует сказать, что среди исследованных источников углерода не обнаружено универсального, обеспечивающего высокую продуктивность синтеза рассматриваемых витаминов всеми группами целлюлозоразрушающих микроорганизмов. Так, у вибрионов продуктивность по биотину, никотиновой кислоте, тиамину и инозиту выше при разложении фильтровальной бумаги, в то время как пантотеновая кислота в большем количестве накапливается на среде с крахмалом. Однако отметим, что в культурах бактерий только на среде с глюкозой обнаружены незначительные количества кобаламина, который на средах с другими источниками углерода они не синтезируют. Аналогичные выводы можно сделать для грибов и актиномицетов. Но грибы максимальную продуктивность большинства витаминов имеют на среде с крахмалом, а актиномицеты на средах с фильтровальной бумагой и глюкозой.

Физиологическая активность клеток по синтезу того или иного витамина характеризуется продуктивностью, т. е. количеством витамина, синтезированного 1 г биомассы. На среде с одним и тем же источником углерода бактерии синтезируют максимальное количество витаминов, затем идут актиномицеты и грибы. Особенно характерен для грибов слабый синтез инозита и пиридоксина.

Так как микроорганизмы являются одним из поставщиков витаминов в почву, мы попытались проследить за соотношением между количеством синтезированного витамина, закрепленного в клетке и выделенного в окружающую среду. В условиях нашего опыта грибы и актиномицеты, как правило, накапливали биотин в клетках, причем содержание его в последних было в 2—8 раз больше по сравнению с количеством, выделенным в среду. Бактерии на всех средах большую часть синтезированного витамина выделяли в среду (см. рис.).

Никотиновую кислоту на всех средах грибы накапливают преимущественно в клетках, а вибрионы в основном в фильтрате. Характер распределения никотиновой кислоты у актиномицетов зависит, вероятно, от наличия в среде того или иного источника углерода. На средах с фильтровальной бумагой актиномицеты накапливают этот витамин в клетках, а на средах с легкодоступными источниками углерода — выделяют в среду. Что касается пиридоксина, то все культуры на среде с глюкозой, как правило, выделяли его в среду, в то время как на среде с крахмалом и фильтровальной бумагой в одних случаях большая часть синтезируемого пиридоксина выделялась в среду, в других — оставалась в клетках. Пантотеновая кислота в большинстве случаев накапливалась в среде.



Обобщая данные по накоплению синтезированных витаминов в клетках и выделению их в окружающую среду, можно сделать следующий вывод. Грибы большинство витаминов (биотин, никотиновая кислота, кобаламин, тиамин, инозит) накапливают в клетках, большая часть пантотеновой кислоты выделяется ими в среду. Актиномицеты накапливают в клетках биотин, кобаламин, тиамин и инозит. Пантотеновая кислота выделяется в среду. Никотиновая кислота и пиридоксин в зависимости от источника углерода в среде и видовой принадлежности культуры может либо накапливаться в клетках, либо в среде. У бактерий в клетках накапливаются только так называемые «внутриклеточные» витамины (кобаламин, тиамин, инозит), которые обычно микроорганизмами не выводятся в среду, остальные — преимущественно выделяются в среду, за исключением пиридоксина, который может находиться в одном случае в клетках, в другом — в среде.

Приведенные данные позволяют предположить, что целлюлозные бактерии играют ведущую роль в накоплении витаминов в почве при разложении растительных остатков в природных условиях. Об этом свидетельствуют наибольшие количества витаминов, накапливаемые бактериями в среде, более высокая продуктивность синтеза их на среде с фильтровальной бумагой, а также преимущественное выделение синтезированных витаминов в окружающую среду. К тому же бактерии наиболее активно разрушают клетчатку по сравнению с другими группами микроорганизмов [12].

#### ВЫВОДЫ

1. Целлюлозоразрушающие микроорганизмы на средах с целлюлозой, глюкозой и крахмалом синтезируют витамины группы В. Максимальное количество витаминов синтезируют бактерии.

2. Синтез витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами зависит от источника углеродного питания. Наиболее благоприятным источником углерода для синтеза витаминов бактериями является целлюлоза, актиномицетами — целлюлоза и глюкоза, а грибами — крахмал.

3. Грибы и актиномицеты витамины в основном накапливают в клетках, тогда как бактерии выделяют их в среду.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
23/1 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. C. Fahraeus. Ann of Agric. Coll. of Sweden, 1944, № 12, 1—10.
2. J. Szegi, E. Timar. VIII International congress of Soil Science. III Soil biology. Bucharest, 1964, p. 44—46.
3. J. Szegi. "Agrokem. Talajtan", 1966, v. 15, № 3/4, p. 523—532.
4. П. Сеги. Автореф. докт. дисс. М., 1973, 41 с.
5. Н. Н. Наплекова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1973, вып. 3, стр. 52—56.
6. В. Н. Букин, Л. Я. Арешкина, Я. Ц. Куцева. Современные вопросы советской витаминологии. Медгиз, 1955, стр. 30.
7. Ю. Н. Карасевич, Л. П. Волкова, Э. Г. Кеннг. Прикладная биохимия и микробиология. 1956, I, вып. 5, стр. 554.
8. Н. И. Коротченко. Биохимия, 1959, 24, вып. 5, стр. 872.

9. М. Н. Мейсель, Н. А. Помощникова. Биохимия, 1952, 17, вып. 5, стр. 592.
10. Е. Н. Одицова. Микробиологические методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1959, 378 с.
11. Н. А. Помощникова. В кн.: Методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 152.
12. Н. Н. Наплекова. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, 1971, 50 с.

N. N. Naplekova, L. G. Safronova, T. Astanov

#### VITAMIN SYNTHESIS BY CELLULOLYTIC MICROORGANISMS IN THE MEDIUM WITH DIFFERENT SOURCES OF CARBON

Cellulolytic microorganisms synthesized vitamins of the B group. Bacteria and actinomyces synthesize actively vitamins on the medium with cellulose, as for fungi, on the medium with starch.

УДК 576.8.093

Н. Н. НАПЛЕКОВА, Л. Г. САФРОНОВА, Т. АСТАНОВ

#### ВЛИЯНИЕ ИСТОЧНИКОВ АЗОТА НА СИНТЕЗ ВИТАМИНОВ ЦЕЛЛЮЛОЗОРАЗРУШАЮЩИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Целлюлозоразрушающие микроорганизмы на среде с аммонийным азотом синтезируют биотин, пиридоксин, кобаламин и никотиновую кислоту. На среде с пептоном вес культуры активно синтезирует пантотеновую кислоту.

Одним из главных факторов, лимитирующих разложение целлюлозы в почвах, является недостаток азота в доступных микроорганизмам формах. Бактерии наиболее активно разрушают целлюлозу в почвах и на средах, содержащих нитратный азот. Грибы и актиномицеты в ряде случаев предпочитают разрушать клетчатку на средах с аммонийным азотом и пептоном [1]. Ранее уже сообщалось, что микроорганизмы, разрушающие целлюлозу, синтезируют витамины группы В [2—5]. Мы поставили задачу выяснить, какое влияние оказывают источники азота на биосинтез витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами.

#### МЕТОДИКА

Исследовался биосинтез витаминов у *Vibrio flavescens* (штаммы 8, 38, 65, выделенные из разных почв), *Actinomyces phaeochromogenes* (шт. 123), *Act. glaucescens* (шт. 132), *Act. coelicolor* (шт. 45), *Alternaria tenuis* (шт. 933), *Myrothecium verrucaria* (шт. 562), *Stachibotrys atra* (шт. 17). Все микроорганизмы выращивали на жидкой среде Геттинсона с фильтровальной бумагой; в конические колбы объемом 100 мл наливали по 30 мл среды и на поплавах размещали отмытую от амлоидов фильтровальную бумагу. Источники азота  $\text{NaNO}_3$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ , пектон вносили из расчета 0,25 г азота на 1 л среды. Фильтр заражали пятисуточной культурой бактерий или семисуточными культурами грибов и актиномицетов. Через 20 дней культивирования при 26—28° в ми культурами грибов и актиномицетов. Через 20 дней культивирования при 26—28° в ми культуральной жидкости и в фильтрате определяли наличие витаминов. Фильтрат получали центрифугированием культуральной жидкости по разности их в культуральной жидкости и в фильтрате. Содержание витаминов в клетках устанавливали по разности их в культуральной жидкости и в фильтрате. Разложение целлюлозы микроорганизмами определяли весовым методом. Витамины определяли количественно с применением микробиологических методов [6—11]. Рост индикаторных культур учитывали нефелометрически. Индикаторные культуры получены из Института микробиологии АН СССР. Названия их приведены в работе [12].



Целлюлозоразрушающие микроорганизмы синтезируют витамины группы В на средах с нитратным и на средах с органическим и аммонийным азотом (табл. 1). Синтез витамина зависит при этом не только от источника азотного питания в среде, но и от таксономического положения микроорганизмов и их физиологической активности.

Анализируя синтез каждого витамина по группам микроорганизмов в зависимости от источника азотного питания, можно сказать, что большинство исследованных культур накапливают больше биотина в культуральной жидкости при выращивании их на среде с органическим азотом. В пределах одной таксономической группы разные виды и даже штаммы одного вида микроорганизмов характеризуются неодинаковой интенсивностью синтеза биотина да и других витаминов. Бактерии более активно синтезируют биотин на всех исследованных источниках азота, чем актиномицеты и грибы.

В значительных количествах на средах с органическим и минеральным азотом целлюлозоразрушающие микроорганизмы синтезируют никотиновую кислоту. Максимальный синтез никотиновой кислоты у всех микроорганизмов наблюдался на среде с пептоном. Наиболее активно синтезируют этот витамин целлюлозные бактерии.

Синтез пиридоксина у микроорганизмов также зависит от источника азотного питания. Актиномицеты и грибы больше накапливают пиридоксина в культуральной жидкости при выращивании их на среде с пептоном, а бактерии — на среде с нитратами. Максимальная активность синтеза витамина отмечается у актиномицетов.

Все целлюлозоразрушающие микроорганизмы более активно синтезируют пантотеновую кислоту на среде с пептоном. При этом грибы характеризуются повышенным синтезом витамина.

Для синтеза тиамина целлюлозоразрушающими микроорганизмами наиболее оптимальной оказалась среда с нитратным азотом. Бактерии наиболее активно осуществляют синтез этого витамина. Кобаламин исследованные микроорганизмы синтезировали не на всех средах. Наиболее благоприятным источником азотного питания микроорганизмов для синтеза этого витамина оказался пептон. Самые активные продуценты кобаламина — актиномицеты.

Инозит целлюлозоразрушающие микроорганизмы синтезируют в значительных количествах лишь на средах с минеральным азотом. На средах с органическим азотом сами нуждаются в инозите и потребляют его из среды.

Рассматривая содержание витаминов в клетках и выделение в среду (см. рисунок), следует отметить, что на средах с испытанными источниками азота все витамины, кроме пиридоксина, грибы накапливают в клетках. Актиномицеты накапливают биотин и никотиновую кислоту либо в клетках, либо в среде (в зависимости от источника азотного питания), а пиридоксин и никотиновую кислоту — только в клетках. Бактерии, наоборот, биотин и никотиновую кислоту выделяют в среду, а пиридоксин и пантотеновую кислоту накапливают либо в клетках (на среде с нитратами), либо в фильтрате (на средах с пептоном).

Максимум выделения витаминов в окружающую среду отмечается у бактерий. Вероятно, и в природных условиях при разложении растительных остатков им принадлежит ведущая роль в обогащении субстрата свободными витаминами.

Мы попытались рассчитать, какое количество витаминов синтезируют целлюлозоразрушающие микроорганизмы разных таксономических групп на 1 г разложившейся клетчатки (в данном случае фильтровальной бумаги). Оказалось, что актиномицеты синтезируют биотина 0,5—13 мкг, никотиновой кислоты — 0—1025, пиридоксина — 2—476, пантотеновой кислоты — 2—2382, тиамина — 2—115, кобаламина — 0—64, инозита — 0—19500 мкг на 1 г разложившейся целлюлозы (табл. 2). При-

Таблица 1  
Синтез витаминов группы В целлюлозоразрушающими микроорганизмами в зависимости от источника азота (мкг/30 мл культуральной жидкости)

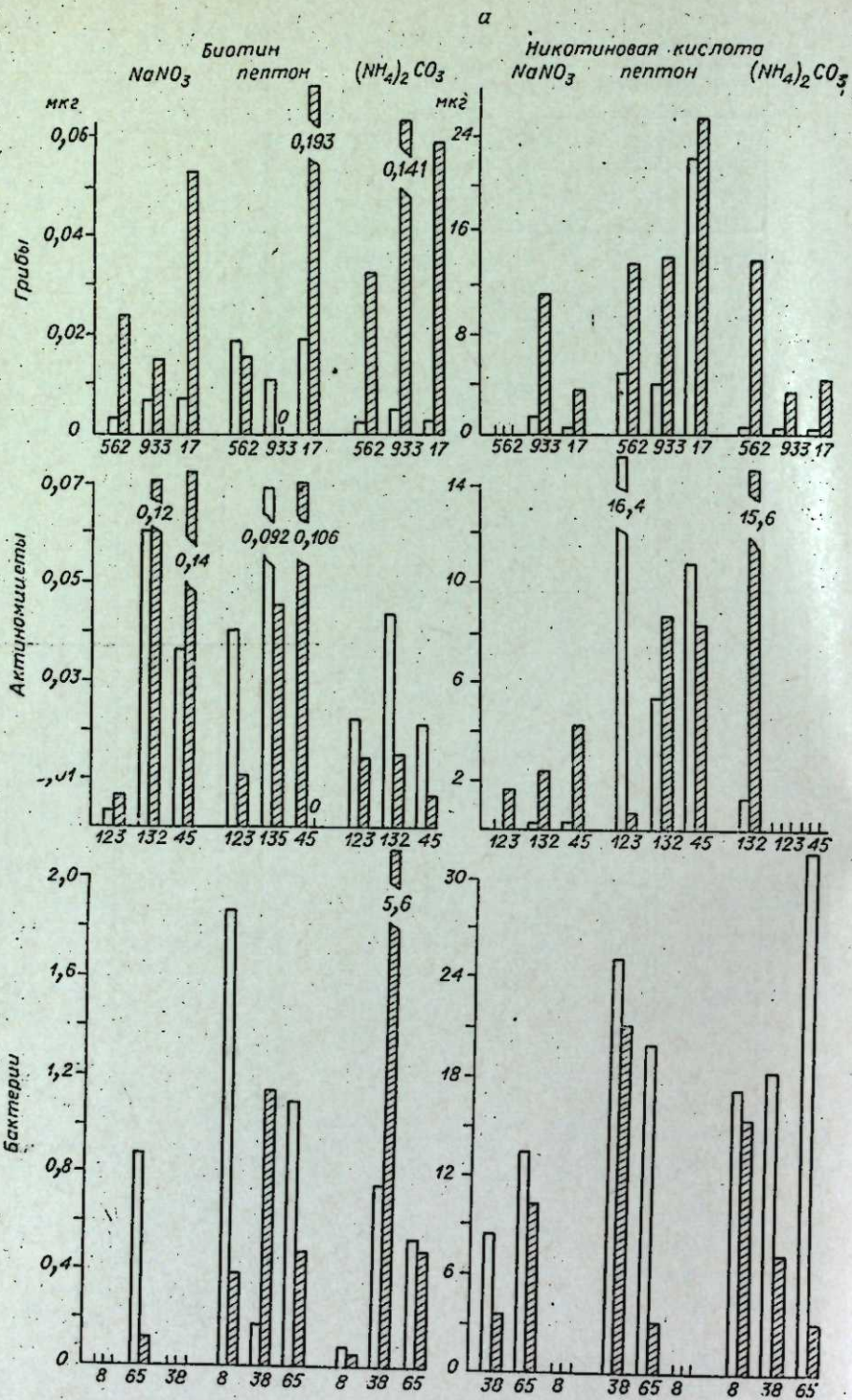
Микроорганизмы	Биотин		Никотиновая кислота		Пиридоксин		Пантотеновая кислота		Тиамин		Кобаламин		Инозит							
	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>						
<i>Actinomyces phaeochromogenes</i>	123	0,01	0,04	0,05	Нет	17,0	0,42	0,07	3,05	0,130	6	19,10	0,81	Сл.	0,03	0,002	0,077	0,049	иссл.	0
<i>A. glaucescens</i>	132	0,18	0,06	0,10	2,6	16,8	1,29	2,86	1,51	1,26	3,17	17,17	иссл.	0,04	0,09	0,012	0,107	0,076	65	16
<i>A. coelicolor</i>	45	0,05	0,03	0,10	4,4	14,7	0,96	0,02	4,78	2,40	2,92	4,76	иссл.	Сл.	0,03	0	0,007	0,129	48	39
<i>Murothecium verrucaria</i>	562	0,03	0,03	0,04	12,3	14,7	0,69	1,03	2,23	1,35	5,42	0,8	Сл.	0,04	0,002	0	0,002	0	12	120
<i>Alternaria tenuis</i>	933	0,02	0,15	0,01	12,0	3,9	17,9	0,01	2,47	0,56	11,70	0,66	0,04	0,05	0	0,001	0	0,001	57	66
<i>Stachybotrys atra</i>	17	0,06	0,06	0,21	3,1	4,5	3,30	0,86	2,14	2,03	20,35	17,77	1,50	0,02	0,03	0	0,001	0	56	9
<i>Vibrio flavescens</i>	8	0,16	0,15	0,23	иссл.	33,0	иссл.	0,60	2,23	0,61	1,40	6,35	иссл.	0,13	0,09	0	0,006	0,009	иссл.	16
<i>V. flavescens</i>	38	0,16	0,30	1,33	12,6	25,5	2,10	1,42	1,75	3,90	2,95	6,64	иссл.	0,08	0,03	0	0,007	0,083	68	20
<i>V. flavescens</i>	65	0,99	0,99	1,55	22,2	34,3	29,0	2,14	2,30	0,91	1,77	5,48	2,58	0,06	0,11	0	0,001	0,013	163	17

Таблица 2

Синтез витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами на 1 г разложившейся клетчатки, мкг

Микроорганизмы	Биотин		Никотиновая кислота		Пиридоксин		Пантотеновая кислота		Тиамин		Кобаламин		Инозит							
	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>						
<i>Actinomyces phaeochromogenes</i>	123	0,01	0,04	0,05	Нет	17,0	0,42	0,07	3,05	0,130	6	19,10	0,81	Сл.	0,03	0,002	0,077	0,049	иссл.	0
<i>A. glaucescens</i>	132	0,18	0,06	0,10	2,6	16,8	1,29	2,86	1,51	1,26	3,17	17,17	иссл.	0,04	0,09	0,012	0,107	0,076	65	16
<i>A. coelicolor</i>	45	0,05	0,03	0,10	4,4	14,7	0,96	0,02	4,78	2,40	2,92	4,76	иссл.	Сл.	0,03	0	0,007	0,129	48	39
<i>Murothecium verrucaria</i>	562	0,03	0,03	0,04	12,3	14,7	0,69	1,03	2,23	1,35	5,42	0,8	Сл.	0,04	0,002	0	0,002	0	12	120
<i>Alternaria tenuis</i>	933	0,02	0,15	0,01	12,0	3,9	17,9	0,01	2,47	0,56	11,70	0,66	0,04	0,05	0	0,001	0	0,001	57	66
<i>Stachybotrys atra</i>	17	0,06	0,06	0,21	3,1	4,5	3,30	0,86	2,14	2,03	20,35	17,77	1,50	0,02	0,03	0	0,001	0	56	9
<i>Vibrio flavescens</i>	8	0,16	0,15	0,23	иссл.	33,0	иссл.	0,60	2,23	0,61	1,40	6,35	иссл.	0,13	0,09	0	0,006	0,009	иссл.	16
<i>V. flavescens</i>	38	0,16	0,30	1,33	12,6	25,5	2,10	1,42	1,75	3,90	2,95	6,64	иссл.	0,08	0,03	0	0,007	0,083	68	20
<i>V. flavescens</i>	65	0,99	0,99	1,55	22,2	34,3	29,0	2,14	2,30	0,91	1,77	5,48	2,58	0,06	0,11	0	0,001	0,013	163	17

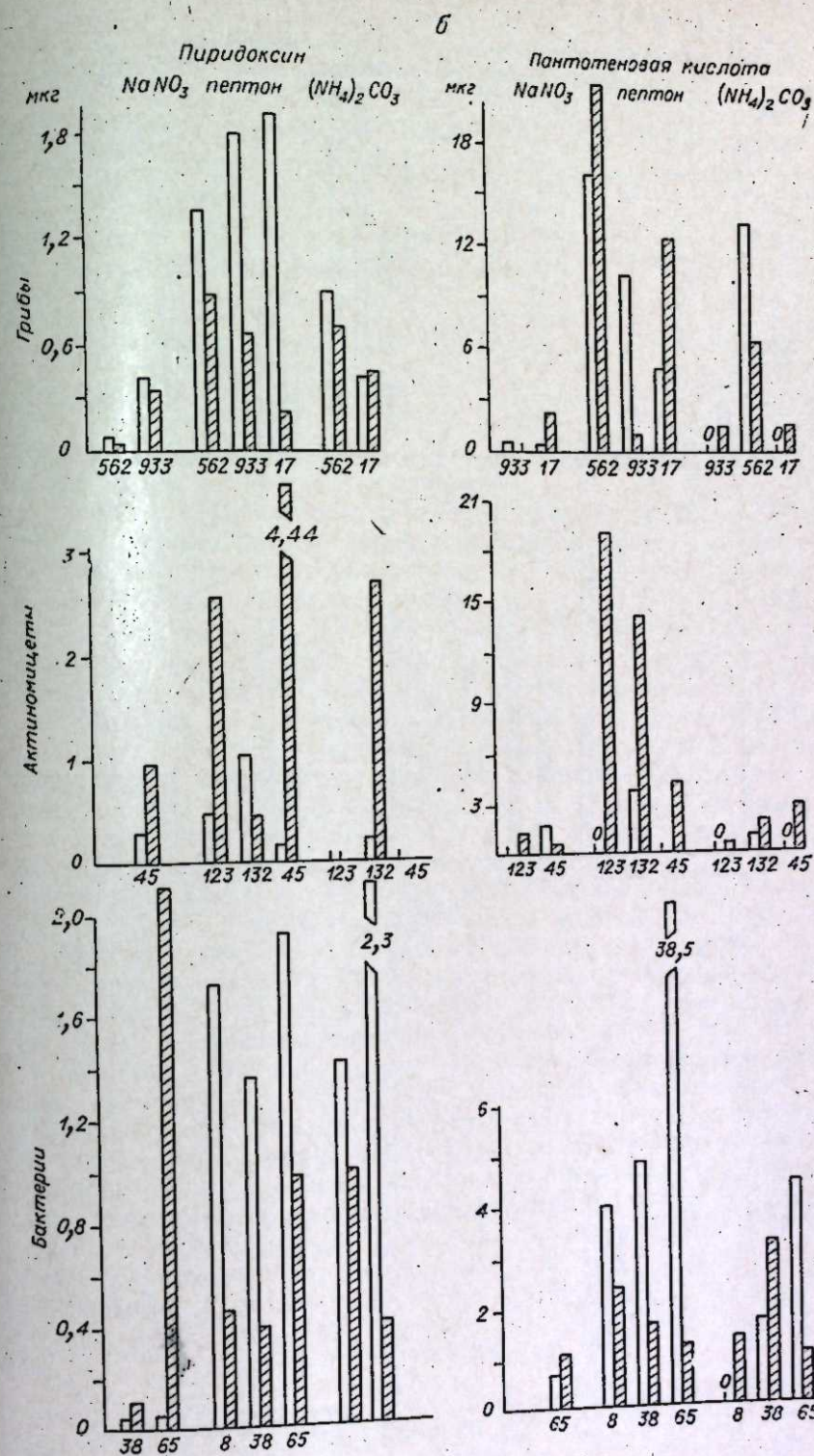




Накопление витаминов в клетках и в среде с  
 1 — в клетках, 2 — в среде.

чем биотин, пиридоксин, кобаламин и инозит они больше накапливают при разложении целлюлозы на среде с аммиачным азотом, никотиновую и пантотеновую кислоты — на среде с пептоном, а тиамин — на среде с нитратами.

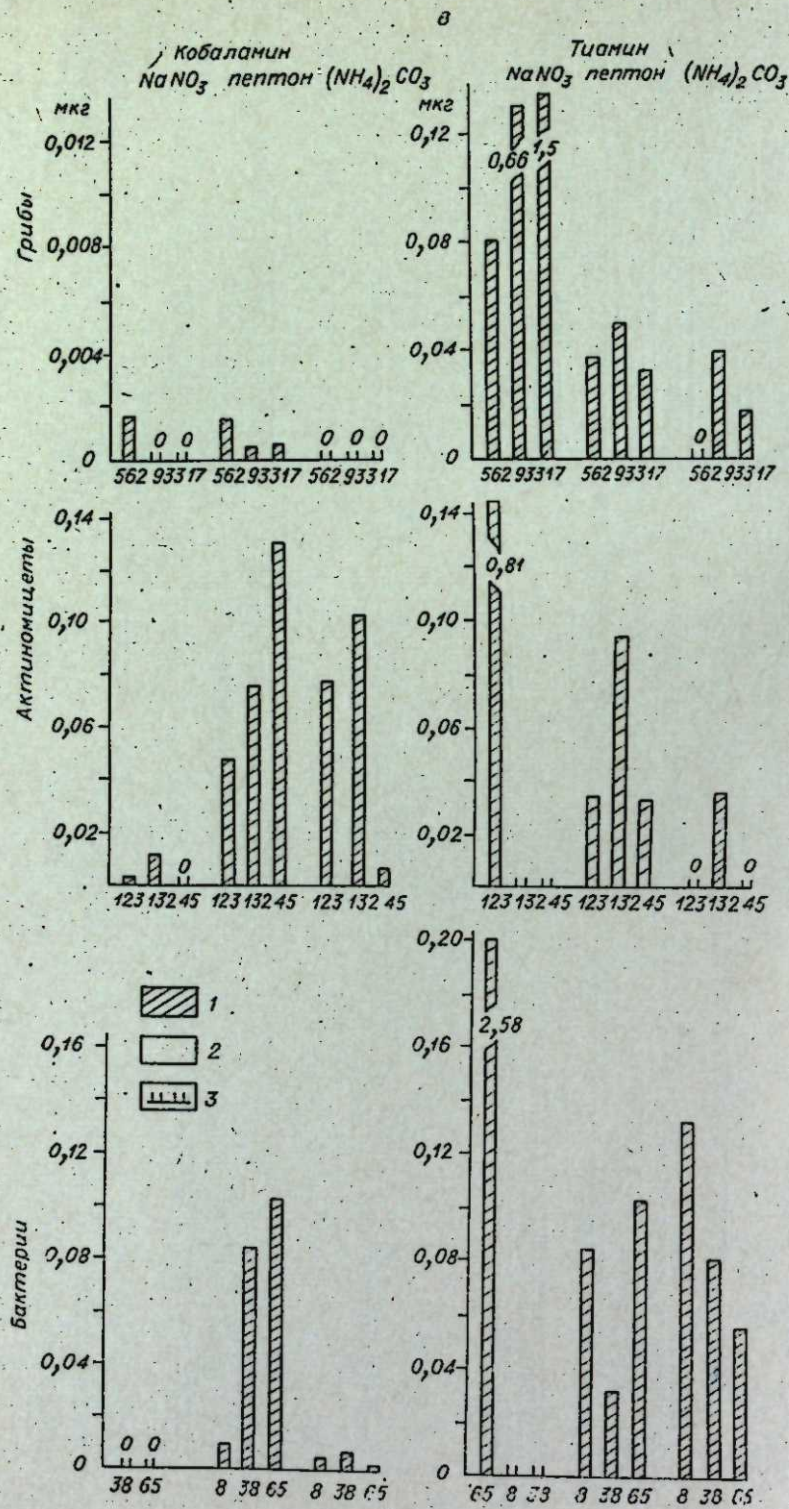
Грибы синтезируют биотина 0,1—7,2 мкг, никотиновой кислоты —



различными источниками азота (мкг/30 мл среды).  
 3 — не исследовали.

11—800, пиридоксина — 2—36, пантотеновой кислоты — 6—228, тиамин — 0,2—25, кобаламина — 0—0,3, инозита — 22—3300 мкг на 1 г разложенной целлюлозы, т. е. витаминов у них накапливается меньше, чем у актиномицетов. У грибов биотина, кобаламина и инозита накапливается больше на среде с аммиачным азотом, пиридоксина и пантоте-





новой кислоты — на среде с пептоном, тиамин — на среде с нитратами. Бактерии по сравнению с актиномицетами и грибами синтезируют больше биотина (0,2—21,5 мкг) и меньше остальных витаминов (никотиновой кислоты 95—324 мкг, пиридоксина 5—22, пантотеновой кислоты 13—86, тиамин 0,2—19, кобаламина 0—0,5 инозита 110—1253 мкг) на 1 г разложившейся целлюлозы. Максимум тиамин бактерий, как и

Таблица 3  
Разложение целлюлозы (%) микроорганизмами в зависимости от источника азота в среде

Микроорганизмы	Штаммы	NaNO <sub>3</sub>	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	Пептон
<i>Vibrio flavescens</i>	38	78	10	10
<i>V. flavescens</i>	65	77	8	4
<i>V. flavescens</i>	8	97	57	—
<i>Actinomyces phaeochromogenes</i>	123	4	0,5	0
<i>A. glaucescens</i>	132	26	8	4
<i>A. coelicolor</i>	45	20	0	0
<i>Alternaria tenuis</i>	933	59	5	0
<i>Stachybotrys atra</i>	17	63	21	30
<i>Myrothecium verrucaria</i>	562	55	14	8

другие микроорганизмы, накапливают на среде с нитратами, а пантотеновую кислоту — на среде с пептоном.

Обобщая рассмотренные данные, следует отметить, что повышенное накопление пантотеновой кислоты на среде с пептоном у всех микроорганизмов вовсе не связано с повышением целлюлолитической активности исследованных культур.

Физиологическая активность культур, судя по разложению клетчатки, на среде с пептоном была низкой, и поэтому накопление пантотеновой кислоты на 1 г разложившейся клетчатки получилось значительным.

Этим же, по-видимому, следует объяснить то, что у актиномицетов, характеризующихся более низкой целлюлолитической активностью по сравнению с бактериями и грибами, накопление витаминов на 1 г разложившейся клетчатки больше.

Таким образом, существует как бы обратная зависимость между скоростью разложения клетчатки микроорганизмами и интенсивностью накопления витаминов. У бактерий интенсивность разложения клетчатки на среде с пептоном уменьшается в 8—20, у грибов — в 4—20, у актиномицетов — в 3—50 раз по сравнению с разложением на среде с нитратами (см. табл. 2). Пропорционально этому нарастает накопление витаминов на 1 г разложившейся клетчатки. Разложение клетчатки на средах с разными источниками азота показано в табл. 3.

Приведенные данные позволяют предположить, что при разложении целлюлозы в природных условиях накапливаются витамины. Но общее количество синтезированных витаминов на 1 г разложившейся клетчатки варьирует в зависимости от источника азотного питания микроорганизмов, их целлюлолитической активности и активности синтеза витаминов, а также от преобладающего развития той или иной группы микроорганизмов. В пределах каждой из рассмотренных групп микроорганизмов встречаются виды и даже штаммы, характеризующиеся повышенной активностью синтеза витаминов.

#### Выводы

1. Активность синтеза витаминов целлюлозоразрушающими микроорганизмами зависит от источника азотного питания в среде. На средах с аммонийным азотом они активнее синтезируют биотин, пиридоксин, кобаламин и никотиновую кислоту. Для синтеза пантотеновой кислоты более оптимальна среда с пептоном, а тиамин и инозит — с нитратным азотом.
2. Максимум витаминов в среду выделяют бактерии.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
23/1 1974



1. Н. Н. Наплекова. Аэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Автореф. докт. дисс. Новосибирск, 1971.
2. J. Fahraeus. Ann. of Agric. Cool. of Sweden, 1944, № 12, 1.
3. J. Szegi, E. Timar. VIII International congress of Soil Science. III. Soil biology. Bucharest, 1964, p. 44.
4. J. Szegi. Agrochem. Talajtan, 1966, 15, № 3/4, p. 523.
5. И. Сегн. Разложение клетчатки и плодородие почвы. Автореф. докт. дисс. М., 1973.
6. В. Н. Букин, Л. Я. Арешкина, Я. Ц. Куцева. Современные вопросы советской витаминологии. Медгиз, 1955, с. 30.
7. Ю. Н. Карасевич, Л. П. Волкова, Э. Г. Кениг. Прикладная биохимия и микробиология, 1965, 1, вып. 5, 554.
8. Н. И. Коротченко. Биохимия, 1959, 24, вып. 5, 872.
9. М. Н. Мейсель, Н. А. Помощникова. Биохимия, 1952, 17, вып. 5, 593.
10. Е. Н. Одинцова. Микробиологические методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1959.
11. Н. А. Помощникова. В кн.: Методы определения витаминов. М., Изд-во АН СССР, 1955, с. 152.
12. Н. Н. Наплекова. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1973, № 15, вып. 3, 52.

N. N. Naplekova, L. G. Safronova, T. Astanov

INFLUENCE OF DIFFERENT SOURCES OF NITROGEN  
ON VITAMIN SYNTHESIS BY CELLULOLYTIC MICROORGANISMS

Cellulolytic microorganisms on the medium ammonium-containing actively synthesize biotin, piridoxin, cobalamin and nicotinic acid. On the peptone-containing medium all the cultures synthesize actively pantothenic acid.

УДК 582.657 : 581.192

Г. И. ВЫСОЧИНА

К БИОХИМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ  
*POLYGONUM PANJUTINII* CHARKEV.  
И *POLYGONUM DSHAWACHISCHWILII* CHARKEV. —  
КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *POLYGONUM* L.

Изучен качественный состав флавоноидов кавказских видов рода *Polygonum* L.: *Polygonum panjutinii* Charkev. и *Polygonum dshawachischwilii* Charkev. в сравнении с *Polygonum alpinum* All., в результате чего подтверждена правомерность их выделения в качестве самостоятельных видов.

В настоящее время при решении спорных вопросов систематики все чаще принимаются в расчет наряду с морфологическими признаками распространение и строение основных растительных метаболитов [1—5]. Не вызывает также сомнения тот факт, что существует химическая специфика видов, выражающаяся в том, что каждый вид характеризуется одному ему присущей совокупностью химических соединений. В тех случаях, когда морфологическое строение растений сходно, химические признаки могут быть чрезвычайно ценны в систематике отдельных таксонов, помогая четко определить виды, разновидности, расы.

Так, Брем и Олстон [6] утверждают, что фенольные соединения в роде *Baptisia* Vent. специфичны для отдельных видов. Точно так же большинство трудно определяющихся по морфологическим признакам видов семейства *Lemnaceae* (из-за характерной для этого семейства морфологической редукции) может быть распознано на основании наборов их флавоноидов [7].

Ранее при изучении рода *Polygonum* L. было отмечено, что знание гликозидного состава флавоноидов имеет большую ценность для выяснения степени родства видов, а также для определения точной видовой принадлежности собранных растений. Данные о качественном составе гликозидов подтвердили ключевое положение в секции *Aconogonon* Meisn. горца горного — *Polygonum alpinum* All., вида, давшего в отдельных точках его обширного ареала родственные ему виды под влиянием различных эколого-географических условий среды [8].

Согласно «Флоре СССР» [9], ареал горца горного охватывает почти всю территорию СССР, Монгольскую Народную Республику, Японию, Китай, горы Западной Европы. При таком обширном ареале он представлен, вероятно, рядом географических рас, отличающихся морфологическими особенностями [10]. Изучение образцов этого вида в природных условиях различных районов Кавказа и в сравнительной культуре в Киеве позволило С. С. Харкевичу [10] установить обособленность кавказских сборов от собственно *P. alpinum* All., распространенного в Западной Европе, где этот вид был впервые найден и описан итальянским ботаником Аллиони (Allioni, 1885). Выявлено также, что на Кавказе произрастают две географические расы, комплекс биологических и морфологических особенностей которых дал основание трактовать их как самостоятельные виды — *Polygonum panjutinii* Charkev. (горец Панютинна) и *P. dshawachischwilii* Sharkev. (горец Джавахишвили). Кроме того, было отмечено, что *Polygonum alpinum* All. auct. fl. as. med. не тождествен западноевропейскому виду, из чего следует необходимость восстановить для него наименование *Polygonum undulatum* Murr. Именно под этим названием описывал П. Н. Крылов [11] свои алтайские сборы.

Учитывая ценность биохимических исследований в работах по систематике растений, целесообразно было выявить особенности качественного состава флавоноидов кавказских сборов по сравнению с *Polygonum alpinum* All. азиатского происхождения и *P. alpinum* auct. fl. med. Eur.

Установив ранее на примере 16 видов секции *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L., что качественный состав гликозидов флавоноидных соединений характерен для каждого вида этой секции [12], мы попытались выяснить, специфичны ли хроматографические наборы этих соединений для двух кавказских видов, описанных С. С. Харкевичем, могут ли они характеризовать эти виды так же, как, например, морфологические особенности, отличающие их от других видов секции.

Гликозиды флавоноидных соединений исследовали двухмерной хроматографией на бумаге Ленинградская медленная марки «М» в восходящем токе растворителей. В первом направлении использовали смесь изопропиловый спирт — муравьиная кислота — вода (2:5:5), во втором — *n*-бутиловый спирт — уксусная кислота — вода (40:12:28). Хроматограммы просматривали в УФ-свете до и после проявления 1%-ным раствором хлористого алюминия. Для установления агликонов, соответствующих обнаруженным на хроматограмме гликозидам, применили методику, описанную ранее [13].

В растениях горца горного, собранных на субальпийском лугу Кураевского хребта (Юго-Восточный Алтай) на высоте 2350 м над ур. м., обнаружено 15 гликозидов, из них 2 гликозида кемпферола, 9 гликозидов кверцетина и 4 мирисетина (рис. 1). Эти растения — типичные экзем-



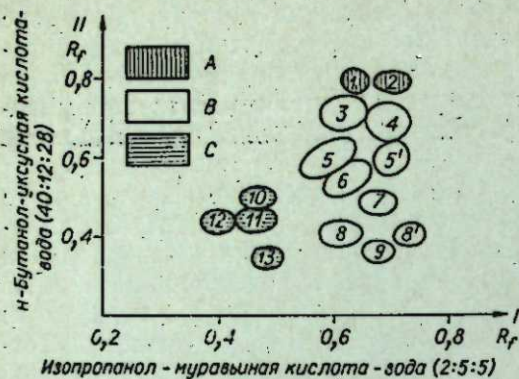


Рис. 1. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum alpinum* All.—горца горного. (Горный Алтай, Курайский хребет близ с. Курай, субальпийский луг на высоте 2350 м над ур. м., 26/VI—1963 г.). А — гликозиды кемпферола; В — гликозиды кверцетина; С — гликозиды мирицетина.

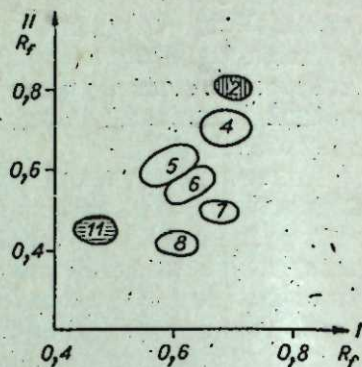


Рис. 2. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum alpinum* All.—горца горного. (Выращен в Центральном Республиканском ботаническом саду из корневых систем, полученных из Франции (Пьемонт, Альпы). 1/VI—1960 г.).

пляры, описанные П. Н. Крыловым под названием *Polygonum undulatum* Murr. [11]. Морфологическая изменчивость *Polygonum alpinum* All. сопровождается значительной вариабельностью качественного состава флавоноидов [14].

При изучении качественного состава флавоноидов в растениях, выращенных на участке Киевского республиканского ботанического сада из корневых систем, полученных из Пьемонта (Франция), был выявлен значительно сокращенный набор компонентов: 1 гликозид кемпферола, 5 гликозидов кверцетина и 1 гликозид мирицетина (рис. 2).<sup>\*</sup> Подобная редукция флавоноидного состава отмечалась нами ранее для растений горца горного, собранных в лиственничном лесу в горно-лесном поясе Курайского хребта на высоте 2050 м над ур. м. Таким образом, отличие растений горца горного, выращенного из корневищ, полученных из Пьемонта, от растений азиатского происхождения находится в пределах биохимической изменчивости последних, связанной с условиями их произрастания.

Кавказские виды секции *Aconogonon* Meisn. *Polygonum ranjutinii* Charkev. и *P. dshawachischwilii* Charkev. были собраны в естественных местообитаниях и в условиях культуры.

Ниже приведены места и даты сбора растений кавказских видов *Polygonum ranjutinii* Charkev. и *P. dshawachischwilii* Charkev.

#### Горец Панютинна

1. Кавказ, ущелье Ауыл-Гу, высота 1800 м над ур. м., южный склон. 21/VIII 1948 г.
2. Кавказ, Средне-Эрманское ущелье, восточная экспозиция на высоте 2350 м над ур. м. 6/VII 1954 г.
3. Кавказ, г. Домбай — Ульген. 24/VII 1969 г.
4. Репродукция Центрального республиканского ботанического сада АН УССР (г. Киев). Посеян семенами, полученными из Тебердинского заповедника. 6/VI 1961 г.
5. Репродукция Центрального республиканского ботанического сада АН УССР. 24/VII 1969.

<sup>\*</sup> Образцы кавказских видов собраны С. С. Харкевичем и любезно предоставлены нам в наше распоряжение.

#### Горец Джавахишвили

1. Армянская ССР, побережье оз. Севан, Семеновский перевал. 28/VI 1956 г.
2. Ставропольский край, Зеленчукский район, ущелье Б. Дука, каменный южный склон. 30/VII 1964 г.
3. Репродукция Центрального республиканского ботанического сада АН УССР. Выращивается из корневищ, завезенных из окрестностей с. Бакуриани (ГрузССР). 3/VI 1960 г.
4. Репродукция Высокогорного ботанического сада ГрузССР, с. Бакуриани. Происхождение — перевал Цхра — Цхаро. 8/VI 1956 г.

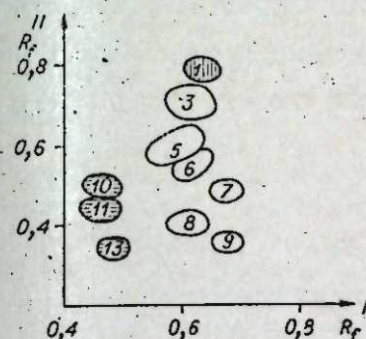


Рис. 3. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum ranjutinii* Charkev.—горца Панютинна.

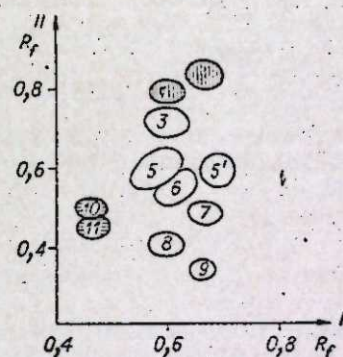


Рис. 4. Схема хроматограммы метанольного экстракта листьев *Polygonum dshawachischwilii* Charkev.—горца Джавахишвили.

5. Репродукция Главного ботанического сада АН СССР. Происхождение — Дагестан. 5/VII 1957 г.

Наряду с совокупностью биологических и морфологических признаков каждый из этих видов может быть охарактеризован определенным набором гликозидов флавоноидных соединений. На рис. 3, 4 приведены схемы хроматограмм метанольных экстрактов листьев *Polygonum ranjutinii* Charkev. и *P. dshawachischwilii* Charkev. При сравнении хроматограмм этих видов обращает на себя внимание их биохимическое сходство и близость к горцу горному. Точно так же сходны с горцем горным и другие виды секции *Aconogonon* Meisn., что рассматривалось нами ранее как доказательство ключевого положения *Polygonum alpinum* All. в происхождении этих видов [12].

Устойчивость качественного состава флавоноидов *Polygonum ranjutinii* Charkev. и *P. dshawachischwilii* Charkev.—еще одно доказательство их таксономической обособленности.

Таким образом, в результате изучения качественного состава флавоноидов кавказских видов секции *Aconogonon* Meisn. *Polygonum ranjutinii* Charkev. и *P. dshawachischwilii* Charkev. установлена их биохимическая близость к *Polygonum alpinum* All. и подтверждена правомерность их выделения в качестве самостоятельных видов.

Центральный  
Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР.  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
4/II 1974



## ЛИТЕРАТУРА

1. N. F. Belzer, M. Ownbey. Amer. J. Bot., 1971, 58, n. 9.
2. D. G. Roux. South African J. Sci., 1962, december.
3. H. Erdtman. In: Chemical plant taxonomy. Ac. Press, 1963.
4. R. D. Gibbs. In: Chemical plant taxonomy. Ac. Press., 1963.
5. Ал. А. Федоров, М. Г. Пименов. Раст. ресурсы, 1967, 3, вып. 1.
6. V. G. Vrethm, R. E. Alston. Am. J. Bot., 1964, 57 (6).
7. J. W. McClure, R. E. Alston. Am. J. Bot., 1966, 53 (9).
8. Г. И. Высочина. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода. Автореф. канд. дисс. Томск, 1969.
9. Ю. С. Григорьев. Секция *Aconogonon* Meisn. рода *Polygonum* L.— горец. Флора СССР, т. 5. Изд-во АН СССР, 1936.
10. С. С. Харкевич. В сб.: Новые сист. высш. раст. «Наука», 1966.
11. П. Н. Крылов. Флора Западной Сибири, вып. 4. Изд. 2-е Томского отд. Русск. ботанич. об-ва, 1930.
12. К. А. Соболевская, Г. И. Высочина. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1972, № 15, вып. 3.
13. Г. И. Высочина. В сб.: Полезные растения природной флоры Сибири. Новосибирск, «Наука», 1967.
14. К. А. Соболевская, Г. И. Высочина. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1970, № 15, вып. 3.

G. I. Vysochina

### BIOCHEMICAL DESCRIPTION OF *POLYGONUM PANJUTINII* CHARKEV AND *P. DSHAWACHISCHWILII* CHARKEV.—CAUCASIAN SPECIES OF GENUS *POLYGONUM* L.

Qualitative composition of the flavonoid compounds of *Polygonum panjutinii* Charkev. and *P. dshawachischwilitii* Charkev.—Caucasian species of genus *Polygonum* L. has been studied in comparison with that of *Polygonum alpinum* All. Their legitimacy as the independent species was confirmed.

УДК 581.192.582.89

А. Г. ВАЛУЦКАЯ, Н. Н. ГУСЬКОВА, Е. В. ТЮРИНА

### ФЛАВОНОИДЫ СИБИРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ЗОНТИЧНЫХ

Методом хроматографии на бумаге изучались флавоноиды цветков, листьев и стеблей 38 сибирских видов сем. зонтичных. В большинстве видов обнаружены флавоноиды, только в двух видах (*Cnidium dubium*, *C. dahuricum*) их не оказалось.

Результаты свидетельствуют о том, что в 84% видов флавоноиды представлены флавонолами (кверцетин и (или) кемпферол, кверцетин и изорамнетин), в 16% — флавонами (лютеолин). Соцветия одного вида — *Pachypleurum alpinum* — содержат и флавоны и флавонолы.

Семейство зонтичных (*Umbelliferae* Juss.), насчитывающее во флоре СССР 143 рода и около 750 видов, является богатейшим источником биологически активных соединений — кумаринов и флавоноидов [1—3]. Плоды и корни многих растений используются в пищевой и фармацевтической промышленности, поэтому химия зонтичных в последние годы развивается очень широко.

Сибирские представители сем. зонтичных были обследованы нами на содержание кумаринов — производных бензо- $\alpha$ -пирона [4]. Значи-

тельный интерес представляло изучение и другой группы биологически активных соединений, основу которых составляет  $\gamma$ -пироновое кольцо в виде фенилбензопирона, — флавоноидов, поскольку число видов, исследованных в отношении к кумаринов и флавоноидов невелико. Из 38 видов сибирских зонтичных, изученных на содержание кумаринов [4], только для 9 видов имеются сведения о присутствии в них флавоноидов [1, 5, 6].

Растения были собраны на юге Красноярского края, в Туве, Хакасии, Горном Алтае в фазу массового цветения, разделены на органы (корни, стебли, листья и соцветия) и высушены в тени. Некоторые виды изучались на гербарном материале, так как имеются сведения о стабильности флавоноидов при длительном хранении в гербарии [7, 8].

Измельченный растительный материал (навеска 1—2 г) экстрагировали при комнатной температуре 95%-ным этиловым спиртом в течение трех дней. Отфильтрованный спиртовой экстракт упаривали до 10 мл, из них 5 мл брали для установления качественного состава агликонов. Спиртовую вытяжку гидролизовали 10%-серной кислотой в течение 2 ч при температуре 100°. Агликоны извлекали серным эфиром, эфир испаряли досуха в токе воздуха, сухой остаток растворяли в 1 мл этилового спирта и использовали для хроматографического анализа. Агликоны разделяли методом хроматографии на бумаге (марки «М» Ленинградской фабрики им. Володарского) с использованием следующих систем растворителей: уксусная кислота — муравьиная кислота — вода, 10:2:3; 60%-ная уксусная кислота, хлороформ — уксусная кислота, 3:2. Параллельно с растительными образцами на бумагу наносили чистые вещества — кверцетин, кемпферол, изорамнетин, лютеолин, апигенин. Хроматограммы просматривали в УФ-свете до и после обработки различными реагентами (пары NH<sub>3</sub>, 1%-ный спиртовой раствор AlCl<sub>3</sub>, 2%-ный метанольный раствор ZrO(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, 5%-ный водный раствор Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> и др.). Агликоны идентифицировали по значению R<sub>f</sub> в трех системах растворителей, по цветным реакциям с различными реагентами, сравнивая с аутентичными образцами [9—11].

Результаты хроматографического изучения 38 видов зонтичных на содержание флавоноидных агликонов представлены в таблице. Виды в таблице расположены по системе Энглера, принятой во «Флоре СССР» [12]. Для 9 видов (*Anthriscus silvestris*, *Bupleurum aureum*, *Bupleurum scorzonrifolium*, *Cicuta virosa*, *Carum carvi*, *Pimpinella saxifraga*, *Aegopodium alpestre*, *Schultzia crinita*, *Angelica silvestris*) имеются литературные данные о содержании агликонов, которые подтверждены и в некоторых случаях дополнены нами: 29 видов изучено впервые, флавоноиды обнаружены в цветках, листьях и реже — в стеблях 27 видов. Агликоны в корнях либо вообще не накапливаются, либо содержание их настолько незначительно, что их не удается обнаружить данными методами. Не обнаружены флавоноиды в представителях рода *Cnidium*: *C. dubium*, *C. dahuricum*. Примерно 84% исследованных сибирских видов зонтичных содержат флавонолы и только 16% — флавоны.

Флавонолы представлены в большинстве случаев кверцетином в соцветии с кемпферолом (в соцветиях 13 видов, в листьях 9 видов, в стеблях 1 вида). Кверцетин с изорамнетинном обнаружен в соцветиях и листьях 4 видов, в стеблях 2 видов. Один кверцетин найден в соцветиях 2 видов, в листьях же он встречается чаще — в 8 видах. В соцветиях 6 и в листьях 3 видов содержится кемпферол. Изорамнетин обнаружен только вместе с кверцетином. Флавоны лютеолин присутствует в соцветиях и листьях 6 видов, в стеблях 3 видов. Кроме лютеолина, в *Carum atosanguineum* найдено одно неидентифицированное соединение, принадлежащее, судя по поведению на хроматограммах, к классу флавонов.



Таблица

## Флавоноидные агликоны сибирских представителей сем. зонтичных

Вид	Место сбора и условия обитания	Агликоны		
		в соцветиях	в листьях	в стеблях
0	1	2	3	4
<i>Chacrophylum</i> * <i>Prescottii</i> DC.	Юго-Восточный Алтай, Курайская степь	Лютеолин	Лютеолин	Лютеолин
<i>Sphallerocarpus gracilis</i> (Bess.) K.—Pol.	Тува, окр. с. Турана, обочина дороги	Лютеолин	Лютеолин	Лютеолин
<i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm.	Зап. Саян, Ойский хр., у ст. Оленья речка, субальпийский луг	Лютеолин	Лютеолин	—
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.	Зап. Саян, Ойский хр., у ст. Оленья Речка, субальпийский луг	Кверцетин, кемпферол	—	—
<i>Aulacospermum anomalum</i> Ledeb.	Хакасия, окр. Богграда, лесной злаково-разнотравный луг	Кверцетин, кемпферол	Кемпферол	—
<i>Bupleurum aureum</i> Fisch.	Зап. Саян, Ойский хр., Оленья речка, субальпийский луг	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин
<i>B. scorzoneriifolium</i> Willd.	Тува, окр. г. Кызыла, остепненный разнотравный луг	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин
<i>Cicuta virosa</i> L.	Хакасия, дол. р. Кокса, у с. Красный Камень, кочкарное болото	Кверцетин,	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин
<i>Carum carvi</i> L.	Тува, дол. р. М. Енисей, у дер. Бояровка, тминовый луг	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин
<i>C. atosanguineum</i> Kar. et Kir.	Зап. Саян, Ойский хр., ст. Оленья речка, субальпийский луг	Лютеолин, неидентифицированный флавои	Лютеолин, неидентифицированный флавои	Лютеолин
<i>C. buriaticum</i> Turcz.	Хакасия, окр. с. Аскыз, залеж	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	Кемпферол
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	Хакасия, окр. с. Ермаковское, злаково-разнотравный луг	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	Не иссл.
<i>Aegopodium alpestre</i> Ledeb.	Зап. Саян, дол. р. Ак-Суг, редкий лиственный лес	Кверцетин, кемпферол	—	—
<i>Sium latifolium</i> L.	Красноярский край, с. Назарово, болото	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин	Кверцетин
<i>S. suave</i> Walt.	Хакасия, окр. ст. Июс, тростниково-рогозовое болото	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин	Кверцетин
<i>Stenocoelium atahantoides</i> (M. B.) Ledeb.	Юго-Восточный Алтай, Чуйская степь	Кемпферол	Кемпферол	—
<i>Libanotis buchtormensis</i> (Fisch.) DC.	Юго-Восточный Алтай, с. Мены, каменистый склон	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин	—
<i>L. intermedia</i> Rupr. *	Зап. Саян, Усинская котловина, разнотравно-злаковый луг	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин	—
<i>L. condensata</i> (L.) Grantz	Зап. Саян, дол. р. Ак-Суг, мохово-лишайниковая тундра	Кемпферол	Кверцетин	—
<i>L. monstrosa</i> (Willd.) DC	Западносаянский перевал, каменистая мохово-лишайниковая тундра	Кемпферол	Кверцетин	Кемпферол

Окончание табл

0	1	2	3	4
<i>Schultzia crinita</i> (Pall.) Spreng.	Зап. Саян, Ойский хр., Оленья речка, тундра	Лютеолин	Лютеолин	—
<i>Cnidium dahuricum</i> (Jacq.) Turcz.	Тува, окр. с. Уюк, дол. р. Уюк, осоково-ячменевый луг	—	—	—
<i>C. dubium</i> (Schkuhr) Thell.	Зап. Саян, окр. с. Ермаковское, кочкарное болото	—	—	—
<i>Ligusticum mongolicum</i> (Turcz.) Kryl.	Тува, дол. р. Ак-Суг, вырубка в лиственном лесу	Лютеолин	Лютеолин	Лютеолин
<i>Pachypleurum alpinum</i> Ledeb.	Тува, Зап. Ташну-Ола, кобрезневая лужайка	Лютеолин, кверцетин, кемпферол	Лютеолин	Лютеолин
<i>Cenolophium Fischeri</i> (Spreng.) Koch	Тува, окр. Кызыла, злаково-разнотравный луг	Кемпферол	Кемпферол	Кемпферол
<i>Ostericum palustre</i> Bess.	Хакасия, окр. с. Красный Камень, дол. р. Кокса	Не иссл.	Кверцетин	—
<i>Angelica silvestris</i> L.	Красноярский край, окр. с. Красная сопка, лесной луг	Кверцетин	Кверцетин	—
<i>Archangelica decurrens</i> Ledeb.	Зап. Саян, Ойский хр., Оленья речка, высокотравье по ручью	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	—
<i>Phlojodicarpus villosus</i> Turcz.	Зап. Саян, дол. р. Буйбы, каменистые россыпи, разнотравный луг	Кемпферол	—	—
<i>Peucedanum Morissonii</i> Bess.	Красноярский край, с. Красная сопка, злаково-разнотравный луг	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин	Кверцетин, изорамнетин
<i>P. baicalense</i> (Redow.) C. Koch	Хакасия, окр. с. Шира, злаково-разнотравный остепненный луг	Кверцетин	Кверцетин	—
<i>P. falcaria</i> Turcz.	Тува, окр. г. Кызыла, болото	Кверцетин, кемпферол	—	—
<i>P. salinum</i> Pall.	Тува, дол. р. Ак-Суг, злаково-разнотравный луг	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	—
<i>P. vaginatum</i> Ledeb.	Хакасия, оз. Шира, злаково-разнотравный луг	Кемпферол	—	—
<i>P. hystrix</i> Vge.	Юго-Восточный Алтай, г. Сукур в окр. с. Чеган-Узуна, мелкощепнистый склон	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин	Кемпферол
<i>Pastinaca silvestris</i> Gars.	Красноярский край, окр. с. Красная сопка, обочина дороги	Кверцетин, изорамнетин	—	—
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.	Зап. Саян, Ойский хр., у ст. Оленья речка, субальпийский луг	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол	Кверцетин, кемпферол

Примечание. — отрицательный результат; \* образцы получены из Гербария ЦСБС СО АН СССР.

Как видно из таблицы, виды одного рода (р. *Bupleurum*, *Libanotis*, *Peucedanum*) содержат агликоны одного класса — либо флавонолы, либо флавоны. Наряду с этим из трех исследованных видов рода *Carum* два вида — *C. carvi*, *C. buriaticum* — характеризуются наличием флавонолов, а *C. atosanguineum* содержит флавоны. Редким исключением является состав агликонов *Pachypleurum alpinum*. В соцветиях этого вида найдены флавои лютеолин и флавонолы



кверцетин и кемпферол. Судя по площади пятен на хроматограммах и интенсивности флуоресценции веществ в УФ-свете, главным флавоноидным компонентом является лутеолин, а флавонолы присутствуют в незначительном количестве.

Нами исследовалась статическая картина флавоноидных агликонов, поскольку пробы растений были взяты в одну фазу развития — фазу массового цветения. Из литературы известно, что качественный состав флавоноидов наиболее стабилен именно в фазу массового цветения растений [13]. Анализ растений проводили в стандартных условиях, поэтому имели возможность относительно оценить количественное содержание флавоноидов в отдельных видах. Наибольшим содержанием данных соединений характеризуются следующие виды: *Carum carvi*, *C. atrosanguineum*, *Sthallerocarpus gracilis*, *Peucedanum morissonii*, *Bupleurum aureum*, *Anthriscus silvestris*. Незначительным количеством флавоноидов отличаются виды рода *Libanotis* — *L. condensata*, *L. intermedia*, *L. monstrosa*.

Результаты изучения флавоноидных агликонов сибирских представителей сем. зонтичных согласуются с данными, полученными другими исследователями [1, 6, 14]. Хёрхаммер с сотр. [5], изучая флавоноиды 80 видов зонтичных флоры Германии, установили наличие в них 5 агликонов: кверцетин, кемпферол, изорамнетин, лутеолин, апигенин. При этом они установили закономерности распределения агликонов по видам: кверцетин встречается чаще всего с кемпферолом или изорамнетинном, один изорамнетин не обнаружен вовсе, лишь в редких случаях в одном и том же виде совместно присутствуют флавонолы и флавоны. Подобные закономерности обнаружены нами в сибирских зонтичных.

Принимая во внимание результаты изучения флавоноидов сибирских зонтичных и литературные сведения, можно считать, что в растениях семейства зонтичных флавоноиды широко распространены наряду с другими биологически активными соединениями. Среди сибирских растений данного семейства имеются виды с относительно высоким содержанием флавоноидов. Дальнейшее биохимическое и фармакологическое исследование отдельных видов может выявить новые перспективные источники биологически активных соединений.

Центральный  
Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
10/IV 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Г. Минаева, Т. А. Волхонская, А. Г. Валуцкая. Растит. ресурсы, 1965, 1, вып. 2, 233.
2. Л. В. Кузьмина. Растения семейства зонтичных — источники биологически активных веществ. Л., «Наука», 1968, 4.
3. В. А. Бандюкова. Растит. ресурсы, 1972, 8, вып. 3, 436.
4. А. Г. Валуцкая, И. Н. Гуськова, Е. В. Тюрина. Растит. ресурсы, 1972, 8, вып. 4, 547.
5. L. Höghammer, H. Wagner, H. Götz. Archiv. d. Pharmazie. 291/63, 1, 1958, 1, s. 44.
6. R. K. Crowden, J. B. Harborne, V. H. Heywood. Phytochemistry, 1969, 8, 10, 1963.
7. Т. А. Волхонская, В. Г. Минаева. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1967, № 15, вып. 3, 129.
8. J. B. Harborne. Comparative biochemistry of the flavonoids. Academic Press., L. N. J., 1967, p. 383.
9. В. А. Бандюкова. Растит. ресурсы, 1965, 1, вып. 4, 591.
10. J. B. Harborne. J. of Chromatography, 1959, 2, 6, p. 581.
11. T. J. Mabry, K. R. Markham, M. B. Thomas. The systematic identification of flavonoids. Sp.—Verlag, Berlin, 1970, p. 354.

12. Флора СССР, тт. XVI, XVII, 1950—1951.

13. Г. И. Высочина. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода. Автореф. канд. дисс. Томск, 1969, 23.

14. J. B. Harborne, C. A. Williams. Phytochemistry, 1972, 11, 5, 1741.

A. G. Valutskaya, I. N. Guskova, T. V. Tyurina

#### FLAVONOID COMPOUNDS OF SIBERIAN SPECIES OF THE UMBELLIFERAE

Thirty eight Siberian umbellifer species have been investigated for their flower, leaf and stem flavonoids by paper chromatography. The most part of species gave a positive result for flavonoids and two species gave negative one (*Cnidium dubium*, *C. dahuricum*).

The results show that the flavonoids in 84 per cent of species are accounted for flavonols (quercetin and/or kaempferol, quercetin and isorhamnetin) and in 16 per cent for flavons (luteolin). The flowers were found to contain both flavons and flavonols in the only species of *Pachypleurum alpinum*.

УДК 577.352.162

В. Г. РОЗИН

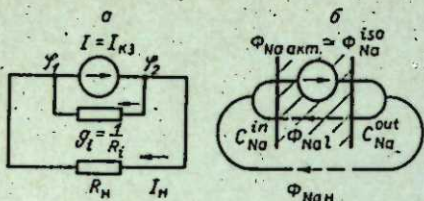
#### ОБ ОЦЕНКЕ ПРЕДЕЛЬНОЙ ТРАНСПОРТНОЙ АКТИВНОСТИ ТРАНСПОРТИРУЮЩИХ ЭПИТЕЛИЕВ

Рассмотрена формальная и физическая аналогия между элементом транспортирующего эпителия и реальным электрическим источником с внешней цепью. Установлено соответствие между параметрами «транспортной цепи» и электрической цепи. Исходя из этой аналогии, для оценки транспортной активности почечных канальцев и других эпителиев предлагается использовать произведение максимальной скорости транспорта на предельно достигаемую трансэпителиальную разность концентраций переносимого вещества.

Для описания активного транспорта веществ в специализированных транспортирующих эпителиях в настоящее время используются две системы параметров. Первая, применяемая сравнительно редко, описывает процесс в терминах кинетики ферментативных реакций. Она включает в себя максимальную скорость переноса и константу Михаэлиса. Вторая система параметров, более распространенная, включает в себя поток вещества при равных концентрациях по обе стороны  $\Phi_{Na}^{iso}$  (здесь и далее обозначения относятся к транспорту конкретного иона — натрия); равновесную разность концентраций  $\Delta C_{Na}^{bal}$ , измеренную при нулевом нетто-переносе вещества и воды; диффузионную проницаемость (проницаемость утечки)  $p_{Na}$ . Ни один из этих параметров, взятый сам по себе, не позволяет оценить реальную транспортную способность («транспортную мощность») эпителия, хотя указывалось [1], что нетто-поток при равных концентрациях и равновесная разность концентраций, вместе взятые, полностью характеризуют изучаемую структуру с этой точки зрения. Удобно было бы ввести еще один параметр, аналогичный мощности. В частности, это позволило бы сравнивать разные отделы нефрона и разные физиологические состояния его.

Такая возможность легко усматривается, если воспользоваться явной аналогией между элементом транспортирующего эпителия и электрической цепью с источником тока (см. рисунок). Поток веще-





Графическое представление двух сравнимых цепей.

а) электрическая цепь;  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$  — электрические потенциалы;  $R_I$  — внутреннее сопротивление источника,  $R_H$  — сопротивление внешней нагрузки; б) цепь транспорта натрия:  $C_{Na}^{out}$  и  $C_{Na}^{in}$  — внешняя и внутренняя концентрации соответственно;  $\Phi_{Na}^I$  — поток натрия, обусловленный проницаемостью утечки;  $\Phi_{Na}^H$  — поток через «внешнюю нагрузку». Остальные обозначения в тексте.

соответственно, а сами эти параметры — аналоги напряжения холостого хода и тока короткого замыкания.

Для полной аналогии необходимо, однако, чтобы  $\Phi_{Na}^{iso}$  и  $\Delta C_{Na}^{bal}$  представляли собой соответственно производительность ионного насоса и разницу концентраций (по аналогии с током источника и электродвижущей силой). Это имело бы место, если бы перенос натрия описывался простым уравнением

$$\Phi_{Na}^H = \Phi_{Na}^{акт} - \Delta C_{Na} p_{Na}, \quad (1)$$

аналогичным уравнению для электрической цепи

$$I_H = I - U_H g_i. \quad (2)$$

В уравнении (1)  $\Phi_{Na}^H$  — нетто-перенос вещества;  $\Phi_{Na}^{акт}$  — производительность активного транспорта;  $\Delta C_{Na}$  — трансэпителиальная разность концентраций;  $p_{Na}$  — проницаемость эпителия для натрия. В уравнении (2)  $I_H$  — ток через нагрузку;  $I$  — ток источника;  $U_H$  — напряжение;  $g_i$  — внутренняя проводимость источника. При коротком замыкании в электрической цепи  $U_H = 0$ , тогда ток короткого замыкания равен току источника ( $I_H = I$ ).

Предполагают, что некоторое количество натрия может выноситься из канальцев конвективным путем с потоком воды (*solvent drag* — механизм) и вноситься в канальцы электромобильным (электрофоретическим) путем [2, 3]. По очень грубым оценкам эти компоненты могут составлять до нескольких десятков процентов от всего переносимого натрия. Следовательно, уравнение (1) должно быть дополнено еще двумя слагаемыми в правой части:

$$\Phi_{Na}^H = \Phi_{Na}^{акт} - \Delta C_{Na} p_{Na} + \Phi_{Na}^{sd} - \Phi_{Na}^э, \quad (3)$$

где  $\Phi_{Na}^{sd}$  — *solvent drag*-компонент натриевого потока;  $\Phi_{Na}^э$  — электромобильная составляющая. Эти дополнительные составляющие потока приводят к тому, что опыт «короткого замыкания», когда  $\Delta C_{Na}$  обращается в нуль, дает завышенное значение производительности насоса на величину  $\Phi_{Na}^{iso} - \Phi_{Na}^э$ :

$$\Phi_{Na}^{iso} = \Phi_{Na}^{акт} + \Phi_{Na}^{sd} - \Phi_{Na}^э. \quad (4)$$

Условия «холостого хода» требуют нулевого суммарного потока, и тогда уравнение (3) обращается в следующее:

$$\Phi_{Na}^{акт} - \Delta C_{Na}^{bal} p_{Na} - \Phi_{Na}^э = 0 \quad (5)$$

ства являются аналогами токов; концентрации, разность которых представляет собой движущую силу диффузии, — аналогами электрических потенциалов; диффузионная проницаемость соответствует электрической проводимости. Это дает основание использовать по отношению к трансэпителиальному транспорту экспериментальные методы, аналогичные тем, которые используются в теории электрических цепей, в частности метод холостого хода и короткого замыкания. По существу, это и делается, так как условия, в которых измеряются  $\Delta C_{Na}^{bal}$  и  $\Phi_{Na}^{iso}$ , соответствуют условиям опытов холостого хода и короткого замыкания

( $\Phi_{Na}^{sd}$  обращается в нуль, так как *solvent drag*-составляющая пропорциональна потоку воды). Считаем, что производительность натриевого насоса в условиях обоих опытов одинакова, несмотря на то, что создается пониженная, по сравнению с условиями изотонической реабсорбции, концентрация натрия. Основанием для такого допущения служат свидетельства о насыщенности натриевого насоса в проксимальном и более низких концентрациях, чем физиологические [1, 4]. В уравнении (5) тоже есть «лишнее» слагаемое по сравнению с аналогичным уравнением для холостого хода в электрической цепи:

$$I - U_{xx} g_i = 0. \quad (6)$$

Из теоретической электротехники известно, что максимальная мощность, отдаваемая в нагрузку электрическим источником, через параметры холостого хода и короткого замыкания выражается следующим образом:

$$P_3^{max} = 1/4 (U_{xx} I_{кз}). \quad (7)$$

Аналогичная формула для транспортной цепи

$$W_{тр}^{max} = 1/4 (\Delta C_{Na}^{bal} \Phi_{Na}^{iso}). \quad (8)$$

Оба выражения, будучи двумя различными реализациями произведения обобщенной силы и обобщенной скорости, имеют смысл мощности, а коэффициент 1/4 вытекает из известной общезначимой закономерности, согласно которой для передачи максимальной мощности требуется равенство обобщенных сопротивлений источника энергии и его нагрузки.

Как показано выше, опыты «холостого хода» и «короткого замыкания» на транспортирующих эпителиях не дают точной информации о собственно натриевом насосе, а именно: поток  $\Phi_{Na}^{iso}$  есть лишь грубое приближение к производительности натриевого насоса  $\Phi_{Na}^{акт}$ , а  $\Delta C_{Na}^{bal}$ , по-видимому, не равна той предельной разности концентраций, которая достигалась бы в отсутствие дополнительных компонентов потока. Если необходимо определить максимальную мощность транспортного механизма, то возникает трудноразрешимый вопрос о том, следует ли в формуле (8) брать измеренные параметры «холостого хода» и «короткого замыкания» или же скорректированные расчетным путем значения, приближающиеся к истинным величинам  $\Phi_{Na}^{акт}$  и  $\Delta C_{Na}^{max}$ . Достоинство первого подхода — простота и феноменологическая полнота оценки. Второй подход дает, по-видимому, большую стандартность и точнее выражает работу, выполняемую эпителиальным пластом за счет собственных энергетических ресурсов; однако он значительно сложнее, требует измерения нескольких дополнительных параметров и не имеет в настоящее время достаточных теоретических оснований. По этим соображениям целесообразнее для подобных мощностных оценок нескорректированные параметры «короткого замыкания» и «холостого хода».

Следует, конечно, иметь в виду, что в нормальных условиях, по-видимому, ни один отдел нефрона не работает в оптимальных с точки зрения внешней работы условиях. Например, проксимальный каналец работает в условиях, близких к «короткому замыканию». Поэтому фактически выполняемая в единицу времени работа может заметно отличаться от вычисленной по (8). Ее можно оценить (с теми же оговор-



Транспортные мощности некоторых отделов нефрона крысы (в квадратных скобках указаны литературные источники)

Отдел нефрона	Физиологические условия	$\Phi_{Na}^{iso} \times 10^{-3}$ мкэкв/см <sup>2</sup> ·с	$\Delta C_{Na}^{bal}$ мкэкв/см <sup>2</sup>	$W_{tr}^{max} \times 10^{-3}$ мкэкв <sup>2</sup> /см <sup>2</sup> ·с
Проксимальный каналец	Контроль	9,0 [4]	35 [4]	80
	Адреналэктомия	4,5 [5]	35 [6]	40
Дистальный каналец	Контроль	1,7 [7]	100 [6]	43
	Адреналэктомия	1,2 [7]	57 [6]	17
Медуллярные собирательные трубки	Контроль	3,1 [2]	31 [2]	25
	Адреналэктомия	1,2 [2]	4 [2]	1,3
	Адреналэктомия + альдостерон	4,2 [2]	100 [2]	105
	Без АДГ	3,2 [8]	30 [8]	25
	С АДГ	3,2 [8]	5 [8]	4

ками) как произведение фактически существующей разности концентраций на нетто-поток переносимого иона:

$$W_{tr} = \Delta C_{Na} \Phi_{Naп.} \quad (9)$$

Однако в отличие от  $W_{tr}^{max}$  эта мощность не является, вообще говоря, характеристикой самого натриевого насоса, а характеризует скорее всю транспортную цепь.

В качестве примера того, как может быть использован новый параметр  $W_{tr}^{max}$  для сравнения предельных транспортных возможностей эпителиев, по формуле (8) были вычислены оценки транспортной мощности различных отделов нефрона при разных физиологических и экспериментальных условиях (см. таблицу). Для этого использованы известные из литературы значения  $\Phi_{Na}^{iso}$  и  $\Delta C_{Na}^{bal}$ , относящиеся к почечным канальцам крысы. Таблица показывает, что предельная транспортная мощность имеет один и тот же порядок в разных отделах нефрона, но в дистальных сегментах она становится более вариабельной, изменяясь на два порядка от одного крайнего состояния к другому. Таблица иллюстрирует активность некоторых гормонов водно-солевого обмена как регуляторов расхода энергии в нефроне и в особенности как регуляторов полезной работы. Эффект альдостерона и антидиуретического гормона (АДГ) особенно заметен в дистальных отделах.

Приведенный пример показывает, что оценка транспортной активности с помощью одного параметра, имеющего смысл удельной мощности, заметно облегчает сопоставление разных видов и состояний транспортирующих эпителиев.

Институт физиологии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
24/X 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. C. A. Baldamus, K. Hierholzer, G. Rumrich, H. Stolte, E. Uhlich, K. J. Ullrich, M. Wiederholt. Pflügers Arch., 1969, 310, 354.
2. E. Uhlich, C. A. Baldamus, K. J. Ullrich. Pflügers Arch., 1969, 308, 111.
3. J. P. Kokko, M. B. Burg, J. Orloff. J. Clin. Invest., 1971, 50, 69.
4. K. J. Ullrich. Proc. 3rd. Int. Congr. Nephrol. 1. Washington, DC, 1967, 48.
5. H. Stolte, M. Wiederholt, G. Fuchs, K. Hierholzer. Pflügers Arch. 1969, 313, 252.
6. K. Hierholzer, M. Wiederholt, M. Holzgreve, G. Giebisch, R. M. Klose, E. E. Windhager. Pflügers Arch., 1965, 285, 193.
7. K. Hierholzer, M. Wiederholt, H. Stolte. Pflügers Arch., 1966, 291, 43.
8. K. J. Ullrich, C. A. Baldamus, E. Uhlich, G. Rumrich. Pflügers Arch., 1969, 310, 369.

V. G. Rozin

ON THE ESTIMATE OF LIMIT TRANSPORT ACTIVITY  
OF TRANSPORTING EPITHELIA

A formal and physical analogy between the element of transporting epithelium and the real electrical source with external circuit is considered and the connection between parameters of "transport circuit" and electrical circuit is found. The product of maximal transport rate and of maximal transepithelial concentration difference of transferred solute is suggested on the basis of this analogy for the evaluation of the transport activity of kidney tubuli and other epithelia.

УДК 612.463

В. Г. РОЗИН

О КОНЦЕНТРАЦИИ ПЛАЗМЕННЫХ БЕЛКОВ  
В ПРЯМЫХ СОСУДАХ МОЗГОВОЙ ЗОНЫ ПОЧКИ

С помощью простой математической модели, описывающей в стационарном состоянии движение воды и изменение концентрации плазменных белков в условной одиночной петле прямых сосудов, показано, что гидростатическое давление в артериальном колене само по себе не может быть причиной наблюдаемого концентрирования плазмы по ходу прямых сосудов.

Имеются морфологические и физиологические свидетельства того, что кровь в нисходящих прямых сосудах почки обладает заметной повышенной концентрацией плазменных белков по сравнению с венозными прямыми сосудами и системной плазмой [1—3]. Вильде и Форбургер [2] показали, что концентрация плазменного альбумина уже в начале прямых сосудов золотистого хомячка в среднем в 1,7 раза выше нормальной для системных капилляров и увеличивается по ходу сосудов еще в 1,63—2,44 раза, достигая максимальной величины не много дальше середины сосочка и несколько снижаясь к его вершине. Прямыми и косвенными методами установлено также необычно высокое содержание плазменных белков в интерстициальной жидкости почечного сосочка [2, 4, 5]. Меченый альбумин появляется во внесосудистом пространстве сосочка через 1—2 мин после его введения в вену, и его накопление здесь идет вдвое быстрее при водном диурезе, чем при антидиурезе [6].

Вполне оправдан интерес к этим фактам: многие исследователи увидели здесь ключ к пониманию роли прямых сосудов в комплексном



механизме концентрирования мочи. Одно из наиболее общепринятых объяснений этих явлений изложено в работе Вильде и Форбургера [2] и сводится к следующему: гидростатическое давление по всему ходу прямых сосудов вытесняет воду из нисходящего колена в восходящее, что ведет к нарастанию концентрации белков (уже в эфферентной артерии юкстамедуллярного клубочка эта концентрация заметно повышена в результате клубочковой фильтрации); выход плазменных белков в интерстиций, происходящий, по-видимому, в капиллярной сети, и их накопление здесь — каким бы медленным ни был этот процесс — способствуют «шунтированию» воды, так как создают противовес осмотическим силам, стремящимся удержать воду в нисходящих сосудах.

В настоящей работе сделана попытка проверить отдельные детали этой гипотезы с помощью математической модели. Задача состояла в том, чтобы выяснить, в какой мере избыточное гидростатическое давление в нисходящих сосудах ответственно за наблюдаемые концентрации плазмы и их нарастание. Такая постановка задачи значительно упрощает модель, позволяя ограничиться анализом условной структуры — одиночной изолированной петли прямых сосудов в стационарном состоянии — и не учитывать ряд факторов, действующих в реальной системе, если только пренебрежение ими не ведет к занижению оценок.

### ОПИСАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

Рассмотрим систему, состоящую из одного нисходящего сосуда, капиллярной сети и одного восходящего сосуда (рис. 1). В зоне I (соответствует внешней мозговой зоне) тот и другой сосуды имеют столь тесный контакт, что могут обмениваться водой и электролитами лишь между собой и лишены возможности обмениваться с интерстицием. В зоне II (соответствует внутренней мозговой зоне, где сосудистые пучки «рассыпаются» [2]) интерстиций служит посредником при обмене. Изолированность системы означает, что ни вода, ни белки не поступают в нее и не выводятся из нее иначе, чем с кровотоком.

Резко выраженная ориентированность структур сосочка вдоль его оси позволяет считать градиенты концентраций в любой поперечной плоскости равными нулю и рассматривать лишь пограничные скачки, а также пренебречь продольной диффузией. Плазменные белки считаем единственным и идеальным осмотически активным веществом как внутри сосудов, так и вне их. Эритроциты при прохождении по системе рассматриваем как тела с постоянным объемом, что позволяет оперировать не с кровотоком, а с плазмотоком.

Для концентрации вещества, не проходящего через стенки сосуда, справедливо уравнение

$$\frac{dC}{dx} = -\frac{\delta L C(x)}{V(x)} \Delta p(x), \quad (1)$$

которое легко выводится из рассмотрения элементарного отрезка сосуда. Здесь  $C$  — концентрация,  $\delta$  — гидравлическая проницаемость,  $L$  — периметр сосуда,  $V$  — объемная скорость плазмотока и  $\Delta p$  — полная разность давлений через стенку сосуда (сила Старлинга). Если обозна-

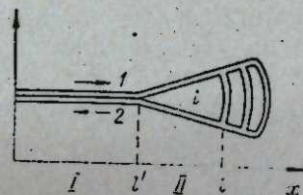


Рис. 1. Схема моделируемой петли сосудов.  
1 — артериальный сосуд; 2 — венозный сосуд; I — интерстициальное пространство.

чить величины, относящиеся к артериальным и венозным *vasa recta*, индексами 1 и 2 соответственно, то зона I может быть описана системой уравнений

$$\frac{dC_1}{dx} = -\frac{C_1(x) \delta_3 L_3}{V_1(x)} (p_2 - p_1 + \pi_1 - \pi_2), \quad (2)$$

$$\frac{dC_2}{dx} = \frac{C_2(x) \delta_3 L_3}{V_2(x)} (p_1 - p_2 + \pi_2 - \pi_1), \quad (3)$$

где  $p_1$  и  $p_2$  — гидростатические давления;  $\pi_1$  и  $\pi_2$  — коллоидно-онкотические давления;  $\delta_3$  — эффективная проницаемость, определяемая выражением  $\delta_3 = \delta_1 \delta_2 / (\delta_1 + \delta_2)$ ;  $L_3$  — некоторый общий эффективный периметр, равный в первом приближении периметру нисходящего сосуда. Изолированность и стационарность влекут за собой равенство потоков  $V_1(x)$  и  $V_2(x)$ . Ясно, что решения для обеих колен должны быть тождественными (т. е.  $C_1(x) = C_2(x)$ ), из чего следует исчезновение осмотического компонента силы Старлинга. Учитывая постоянство потока белка в любом сечении

$$V(x) C(x) = V_0 C_0 = \text{const} \quad (4)$$

(здесь  $V_0$  и  $C_0$  — плазмоток и концентрация в начале нисходящих прямых сосудов) и линейное падение давления в нисходящих сосудах золотистого хомячка [7]

$$p_1 = p_0 - \alpha x \quad (5)$$

(здесь  $p_0$  — давление в начале артериального сосуда,  $\alpha$  — константа), получаем уравнение в окончательном виде:

$$\frac{dC_1}{dx} = \frac{C_1^2(x) \delta_3 L_3}{V_0 C_0} (p_0 - \alpha x - p_2). \quad (6)$$

При постоянных  $p_2$ ,  $L_3$  и  $\delta_3$  оно легко интегрируется, давая выражение для концентрации плазменных белков в зоне I:

$$K_1 = \frac{C_1(x)}{C_0} = \frac{1}{1 - \frac{\delta_3 L_3}{V_0} \left[ (p_0 - p_2) x - \frac{\alpha x^2}{2} \right]}. \quad (7)$$

Зона II описывается системой трех уравнений, из которых два первых аналогичны (2) и (3), а последнее выражает постоянство объема интерстициальной жидкости:

$$\frac{dC_1}{dx} = -\frac{C_1(x) \delta_1 L_1}{V_1(x)} (p_i - p_1 + \pi_1 - \pi_i), \quad (8)$$

$$\frac{dC_2}{dx} = \frac{C_2(x) \delta_2 L_2}{V_2(x)} (p_i - p_2 + \pi_2 - \pi_i), \quad (9)$$

$$\delta_1 L_1 (p_i - p_1 + \pi_1 - \pi_i) \delta_2 L_2 (p_i - p_2 + \pi_2 - \pi_i) = 0. \quad (10)$$

Здесь  $p_i$  и  $\pi_i$  — соответственно гидростатическое и коллоидно-онкотическое давление в интерстиции, а  $x$  изменяется в пределах  $l' \leq x \leq l$ . В этой зоне по-прежнему  $C_1(x) = C_2(x)$  и  $p_1 = p_0 - \alpha x$ . Так как обычно венозное гидростатическое давление близко к внутритканевому, можно принять в дальнейшем  $p_i - p_2 = 0$ . Тогда из (10) легко выразить разность осмотических давлений

$$\pi_1 - \pi_i = -\frac{\beta}{\beta + 1} (p_i - p_0 + \alpha x), \quad (11)$$



где  $\beta = \delta_1 L_1 / \delta_2 L_2$ . Подставляя (11) в (8) и учитывая (4), получаем дифференциальное уравнение для зоны II:

$$\frac{dC_1}{dx} = -\frac{C_1^2(x) \delta_1 L_1}{V_0 C_0 (1 + \beta)} (p_i + p_0 + \alpha x), \quad (12)$$

которое можно проинтегрировать, используя в качестве граничных условий значение  $C_1(l')$ , найденное для  $x=l'$  по (7). Если обозначить  $K_1(l') = K_{m1}$ , то после несложных преобразований коэффициент концентрирования белков в зоне II можно выразить следующим образом:

$$\frac{C_1(x)}{C_0} = \frac{K_{m1}}{1 - \frac{\delta_1 L_1 K_{m1}}{V_0 (1 + \beta)} (p_0 - p_i) (x - l') + \frac{\delta_1 L_1 \alpha K_{m1}}{V_0 (1 + \beta)} \frac{x^2 - l'^2}{2}}. \quad (13)$$

Чтобы найти концентрацию плазменных белков в интерстиции, можно воспользоваться уравнением (10), из которого следует

$$\pi_i = \pi_1 + \frac{\beta}{\beta + 1} (p_i - p_0 + \alpha x), \quad (14)$$

и эмпирической формулой

$$\pi = 2C + 0,24 C^2, \quad (15)$$

связывающей концентрацию белков (г/100 мл) с их осмотическим давлением (мм рт. ст.) [8]. Взаимные подстановки приводят к полуэмпирическому выражению

$$C_i = \frac{-2 + \sqrt{4 + 0,96 [2C_1 + 0,24 C_1^2 + \frac{\beta}{\beta + 1} (p_i - p_0 + \alpha x)]}}{0,48}. \quad (16)$$

### РЕЗУЛЬТАТЫ РАСЧЕТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По полученным формулам выполнены расчеты и построены кривые. Числовые значения исходных параметров даны в таблице. Почти все используемые величины относятся к почке золотистого хомячка. За исключением данных о проницаемости венозных прямых сосудов, используется проницаемость сходно устроенных капилляров брыжжейки. Данных о плазматокке в начале *vasa recta* в литературе также нет, поэтому используется оценка линейной скорости крови в середине сосочковой части нисходящих прямых сосудов золотистого хомячка [9]. По диаметру сосуда и гематокриту найден плазматок. Он оказался равным 4,6 нл/мин. Профиль концентрации белка при таком плазматокке показывает нижняя кривая на рис. 2. Максимальное концентрирование около 5%, что значительно ниже величин, наблюдаемых в реальных *vasa recta*. Следует учесть еще, что это, по-видимому, верхняя оценка так как почти все исходные идеализации и допущения «облегчают» процесс концентрирования, т. е. способствуют завышению оценки. Вторая кривая рис. 2 построена для плазматокка, в 7 раз меньше

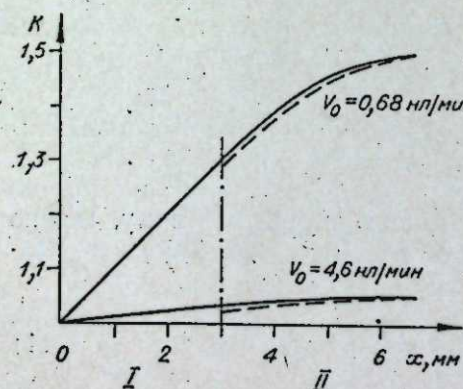


Рис. 2. Расчетные профили относительных концентраций плазменного белка для двух значений плазматокка. — внутри сосудов; - - - - в интерстиции.

Рис. 2. Расчетные профили относительных концентраций плазменного белка для двух значений плазматокка. — внутри сосудов; - - - - в интерстиции.

### Значения параметров, используемые при расчетах

Параметр	Обозначение	Числовое значение и размерность	Источник	Примечания
Длина зоны I	$l'$	3 мм	[2]	Золотистый хомячок
Общая длина	$l$	6—7 мм	[2]	>
Диаметр нисходящего сосуда		15,6 мкм	[9]	>
Диаметр восходящего сосуда		21 мкм	[9]	>
Линейная скорость крови в середине нисходящего сосуда		0,5 мм/с	[9]	>
Гидростатическое давление в начале артериального сосуда	$p_0$	50 мм рт. ст.	[7]	>
Коэффициент, характеризующий падение давления	$\alpha$	6,5 мм рт. ст./мм	[7]	>
Конечное давление (давление в капиллярной сети, восходящем колене и интерстиции)	$p_1(l) = p_2 = p_i$	7 мм рт. ст.	[7]	>
Показатель гематокрита в артериальном сосуде		0,2	[10]	>
Гидравлическая проницаемость стенки нисходящего сосуда	$\delta_1$	3,3 нл/мин·см <sup>2</sup> ·мм рт. ст.	[11, 12]	Крыса
Гидравлическая проницаемость стенки восходящего сосуда	$\delta_2$	80 нл/мин·см <sup>2</sup> ·мм рт. ст.	[13]	Сальник кролика
Концентрация плазменных белков в начале нисходящего сосуда	$C_0$	9 г/100 мл	[14]	Сальник кролика

го, и иллюстрирует влияние объемной скорости на концентрирование плазмы. Кривые интерстициальных концентраций следуют почти параллельно интравазальным и мало от них отличаются.

Сравнение этих кривых с несколькими экспериментальными кривыми, приведенными в работе Вильде и Форбургера [2], показывает, что в зоне I характер тех и других кривых сходен, в зоне II различия существенны, что и понятно, так как для этой зоны (более сложной и структурной, и с функциональной точек зрения) сделаны более существенные упрощающие допущения.

Результаты показывают, что даже для непроницающего через стенки сосудов вещества гидростатическое давление в прямых сосудах само по себе не в состоянии создать сколько-нибудь значительные концентрации. Это тем более справедливо для натрия и мочевины. По-видимому, основной причиной концентрирования плазменных белков в нисходящих сосудах является возрастающая осмотическая проницаемость интерстициальной жидкости к вершине сосочка и достаточная непроницаемость сосудов для натрия и мочевины. Подтверждается далее мнение Вильде и Форбургера [2] о том, что работа противоточного обменника на *vasa recta* с необходимостью предполагает образование значительных концентраций плазменного белка в интерстициальной жидкости сосочка.

### ВЫВОД

Гидростатическое давление крови в артериальных прямых сосудах, по-видимому, не может быть главной причиной феномена, состоящего в концентрировании плазменных белков по ходу этих сосудов.

Институт физиологии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
5/Х 1973



ЛИТЕРАТУРА

1. T. A. Carone, B. A. Everett, N. J. Blondel, J. Stolarczyk. Amer. J. Physiol., 1967, 212, 387.
2. W. S. Wilde, C. Vorburger. Amer. J. Physiol., 1967, 213, 1233.
3. S. L. Wissig, D. Young. Amer. J. Anat. 1964, 115, 43.
4. G. G. Pinter. J. Physiol., 1967, 192, 761.
5. L. M. Slottkoff, L. S. Lilienfeld. Amer. J. Physiol., 1967, 212, 400.
6. M. M. Williams, D. B. Moffat, M. Creasey. Quart. J. Exp. Physiol. 1971, 56, 250.
7. K. Thureau. Amer. J. Med., 1964, 36, 698.
8. J. S. Lee, L. H. Smaje, B. W. Zweifach. Circulation Res., 1971, 28, 358.
9. D. J. Marsh, L. A. Segel. Amer. J. Physiol., 1971, 221, 817.
10. K. J. Ullrich, G. Pehling, M. Espinar-La-Fuente. Pflügers Arch., 1961, 273, 562.
11. В. Г. Розин. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, 1973, № 5, вып. 1, 109.
12. T. Morgan, R. W. Berliner. Amer. J. Physiol., 1968, 215, 108.
13. L. Smaje, B. W. Zweifach, M. Intaglietta. Microvasc. Res., 1970, 2, 96.
14. B. M. Brenner, J. L. Troy. J. Clin. Invest., 1971, 50, 336.

V. G. Rozin

ON THE CONCENTRATION OF PLASMA PROTEINS  
IN THE VASA RECTA OF RENAL MEDULLA

It has been shown through the use of simple mathematical model describing the steady state of water flows and of plasma protein concentrations in the single loop of vasa recta that the arterial limb hydrostatic pressure alone can not give rise to the observed plasma concentrations.

УДК 576.31

Е. В. КИСЕЛЕВА

ВЛИЯНИЕ ПЕНТАГАСТРИНА И ГИСТАМИНА  
НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ ЭНДОКРИННЫХ  
ГИСТАМИНСОДЕРЖАЩИХ КЛЕТОК В ЖЕЛУДКЕ КРЫС  
И ВЕРОЯТНАЯ РОЛЬ ЭТИХ КЛЕТОК  
В РЕГУЛЯЦИИ СЕКРЕЦИИ СОЛЯНОЙ КИСЛОТЫ

Изучение ультраструктуры эндокринных гистаминсодержащих клеток желудка крыс после введения пентагастрина показало, что он вызывает значительные изменения в строении этих клеток. Это выражается в расширении полостей эндоплазматического ретикулаума, увеличении количества рибосом и активации аппарата Гольджи. Введение гистамина, являющегося посредником гастринна в стимуляции секреции HCl в желудке, не влияет на ультраструктуру изучаемых клеток. Исследование взаимного расположения клеток слизистой оболочки в кислотосекретирующей области желудка выявило предпочтительную локализацию эндокринных клеток рядом с обкладочными. На основании полученных данных высказано предположение об участии эндокринных гистаминсодержащих клеток в регуляции секреции соляной кислоты.

В настоящее время имеются данные о возможном участии эндокринных клеток слизистой оболочки желудка млекопитающих в регуляции пищеварительных процессов [1, 2]. Известно, что секреция соляной кислоты в желудке находится под контролем желудочного гормона гастрин-

на [3]. В результате биохимических исследований предложена схема многоступенчатой регуляции этого процесса, согласно которой гастрин, действуя как генетический индуктор, вызывает образование в слизистой оболочке желудка гистамина, стимулирующего затем путем активации аденилциклазы синтез 3', 5'-АМФ и секрецию соляной кислоты обкладочными клетками [4, 5].

В слизистой оболочке желудка крыс обнаружены два типа эндокринных гистаминсодержащих клеток, располагающихся в основном в  $\alpha$ -подобные клетки [6]. Так как биохимические данные [5, 7] позволяют думать, что гистамин является посредником гастринна в стимуляции секреции соляной кислоты, возникает вопрос, могут ли эти клетки служить клетками-мишенями для гастринна.

В настоящей работе исследовалось влияние пентагастрина (синтетического аналога природного гастринна) и гистамина на ультраструктуру эндокринных  $\alpha$ -подобных клеток желудка крыс и изучалась их локализация по отношению к обкладочным клеткам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводили на самцах белых крыс линии Вистар весом 180—200 г. За 24 ч до опыта крыс лишали корма, оставляя им только воду. Животных разделяли на три группы по 5 крыс в каждой и вводили им соответственно: 1) пентагастрин подкожно по 0,4 мг на 100 г веса тела в 0,15 мл физиологического раствора трижды с интервалами в 20 мин, 2) гистамин внутримышечно по 200 мкг на 100 г веса тела в 0,25 мл того же раствора дважды с интервалами в 30 мин и 3) физиологический раствор по 0,5 мл внутримышечно. Определение секреции соляной кислоты в желудке проводили по методу Гош и Чилда [8], перфузируя желудок физиологическим раствором и измеряя рН перфузата, собираемого порциями через каждые 10 мин. Животных забивали декапитацией через 40—60 мин после введения препаратов, когда регистрировалось увеличение секреции кислоты. Желудок быстро выделяли, вскрывали и промывали холодным физиологическим раствором. Кусочки слизистой из тела желудка фиксировали в 2%-ном растворе OsO<sub>4</sub> на фосфатном буфере и заливали в эпон. Срезы получали на ультрамикротоме Reichert, контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе JEM-7. На срезах клеток слизистой оболочки желудка измеряли длину контакта плазматической мембраны эндокринных клеток с базальной мембраной и мембранами других типов клеток. Принимая общую длину контура каждой эндокринной клетки за 100%, определяли долю контакта ее плазматической мембраны с мембранами главных и обкладочных клеток. Считая форму обкладочных и главных клеток за шар (средний диаметр которого вычислялся по 100 проходящим через ядро срезам клеток), определяли площадь поверхности одной клетки. Умножая ее на число клеток данного типа в железе, оценивали общую поверхность этих клеток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эндокринные  $\alpha$ -подобные клетки слизистой оболочки желудка крыс характеризуются наличием в их цитоплазме одинаковой формы округлых секреторных гранул ~200 м в диаметре, с плотным ядром и узким светлым пространством между ним и окружающей мембраной (рис. 1). При изучении ультраструктуры слизистой оболочки желудка крыс нами было обнаружено, что эти клетки встречаются в основном в средней области желудочных желез и часто рядом с обкладочными. Базальная



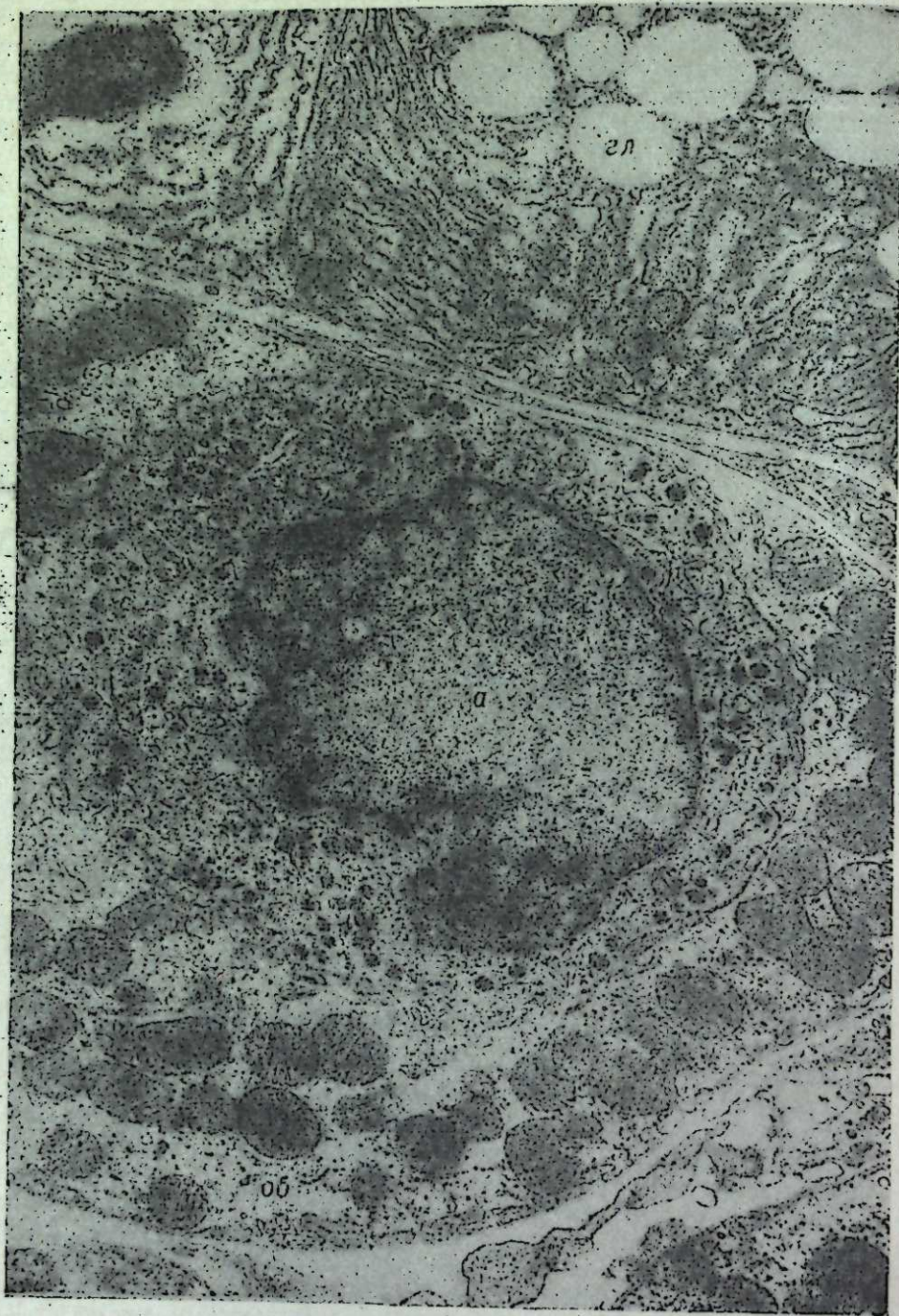


Рис. 1. Эндокринная  $\alpha$ -подобная клетка голодной крысы, окруженная цитоплазматической обкладочной клеткой (об.). Вверху видна часть главной клетки (гл.)  $\times 7000$ .

часть этих эндокринных клеток, как правило, располагается на базальной мембране, апикальная же в большинстве случаев имеет контакт с обкладочными клетками, а иногда и полностью окружена их цитоплазмой (см. рис. 1). Расчеты показали, что при одинаковой суммарной площади поверхности обкладочных и главных клеток контакт эндокринных клеток с обкладочными в 2,5 раза больше, чем с главными. Такое расположение может свидетельствовать о функциональной связи  $\alpha$ -подобных и обкладочных клеток в слизистой оболочке желудка крысы. Подоб-

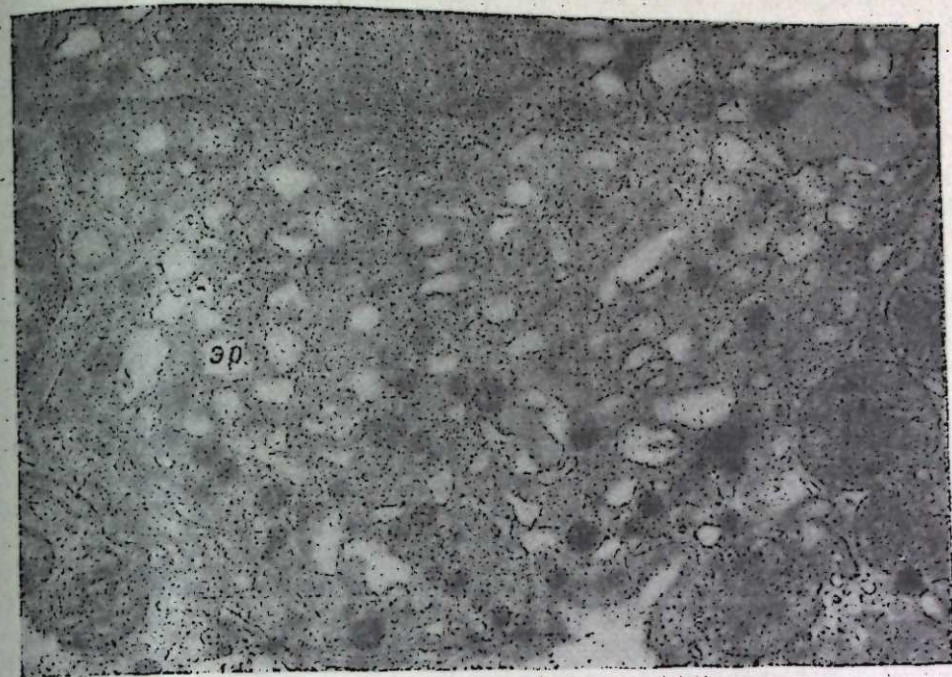


Рис. 2. Эндокринная  $\alpha$ -подобная клетка после введения пентагастрина с расширенными мембранами эндоплазматического ретикула (э.р.)  $\times 18000$ .

ные взаимоотношения наблюдал Рубин [9] между эндокринными и эпителиальными клетками в желудке человека.

При стимуляции секреции соляной кислоты пентагастрином в ультраструктуре большинства изучаемых клеток наблюдались значительные изменения: увеличивалось количество рибосом, расширялись цис-

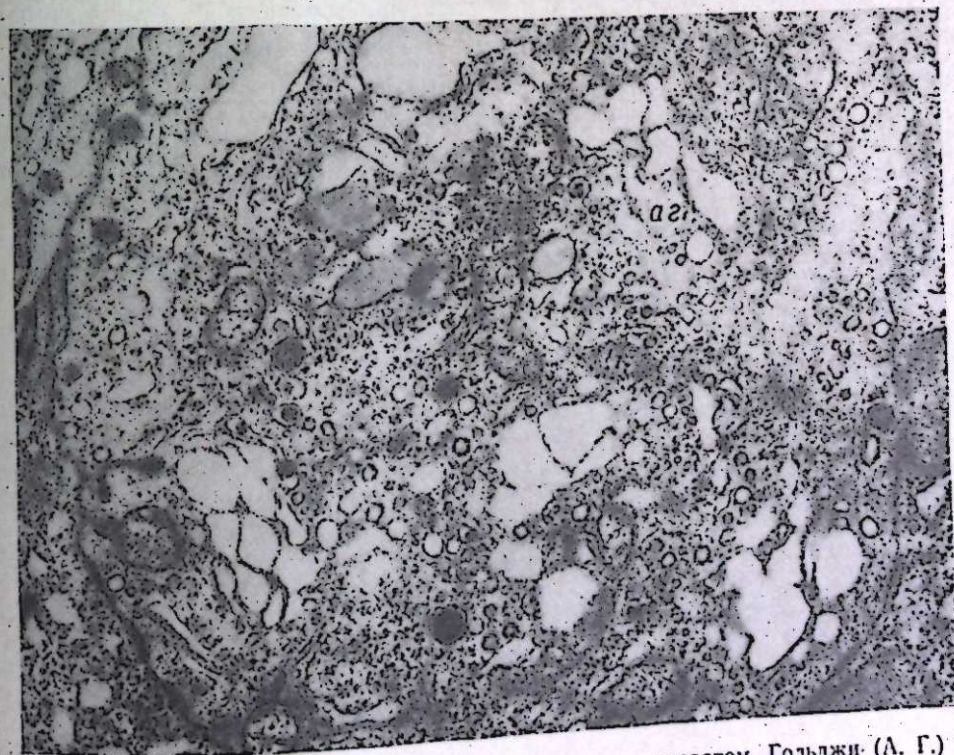


Рис. 3. Часть эндокринной клетки с хорошо развитым аппаратом Гольджи (А. Г.) после введения пентагастрина.  $\times 20000$ .



терны эндоплазматического ретикулаума (рис. 2). Развивались признаки повышенной активности комплекса Гольджи. Вокруг раздутых вакуолей аппарата Гольджи появлялось много мелких пузырьков со светлым содержимым (рис. 3). Число секреторных гранул уменьшалось, менялось их распределение по клетке, они чаще располагались вблизи клеточной стенке. Несколько увеличивалось в цитоплазме число липидных капель и отмечалось небольшое набухание митохондрий.

Все эти изменения могут свидетельствовать о том, что в клетках идут активные синтетические процессы. Показано, что введение гастрина сопровождается индукцией в слизистой желудка гистидиндекарбоксилазы — фермента, активирующего превращение гистидина в гистамин [4]. Так как локализация гистаминсодержащих клеток в слизистой желудка крыс совпадает с распределением гистидиндекарбоксилазы в желудке [10], можно предположить, что наблюдаемые изменения отражают индуцированное пентагастрином усиление синтеза гистидиндекарбоксилазы, а возможно, и иных нужных для секреции гистамина белков.

Наши исследования показали также, что у крыс, которым вводили гистамин, никаких изменений в строении  $\alpha$ -подобных клеток не было, клетки сохраняли строение, идентичное строению клеток голодных животных, несмотря на то, что гистамин, как и пентагастрин, стимулирует секрецию соляной кислоты в желудке.

Некоторые авторы, основываясь на определенном морфологическом сходстве эндокринных клеток с  $\alpha$ -клетками поджелудочной железы, считают, что эндокринные клетки этого типа слизистой оболочки желудка продуцируют глюкагон [11]. Однако чисто морфологическое сходство еще не дает оснований для суждения о функциональном назначении этих клеток, тем более, что данных о наличии глюкагона в них нет.

Из двух типов эндокринных, содержащих гистамин клеток  $\alpha$ -подобные встречались в кислотопродуцирующей области желудка чаще, чем энтерохромаффиноподобные, и, как показали измерения, они контактировали с обкладочными клетками больше, чем с главными. Ранее нами было показано, что пентагастрин и гистамин вызывают в секретирующих кислоту обкладочных клетках однотипные изменения [12]. Совокупность этих данных позволяет предположить, что  $\alpha$ -подобные эндокринные клетки, а не обкладочные, являются мишенью для гастрина. Эти клетки под действием гастрина усиливают синтез гистамина, который, проникая в цитоплазму обкладочных клеток, вероятно, приводит в действие аппарат, продуцирующий соляную кислоту.

Институт цитологии  
и генетики СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
18/VII 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. G. Bussolati, G. Monga. *Virchows Arch. Abt. B Zellpath.*, 1973, 13, 1, 55.
2. T. Fujita, S. Kobayashi. *Z. Zellforsch.* 1971, 116, 1, 52.
3. G. Edkins. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1905, 76, 376.
4. Р. И. Салганик, Р. И. Берсимбаев, С. В. Аргутинская. Докл. АН СССР, 1972, 206, 1, 236.
5. R. I. Salganik, R. I. Bersimbaev, S. V. Argutinskaya. *Experientia*, 1972, 28, 10, 1190.
6. R. Hakanson, C. Owman, B. Sporgong, F. Sundler. *Z. Zellforsch.*, 1971, 122, 4, 460.
7. R. I. Bersimbaev, R. I. Salganik, S. V. Argutinskaya. In: First congress of hungarian pharmacological society, Knoll, Budapest, 1973, 89.
8. M. Ghosh, H. Schild. *Brit. J. Pharmacol. Chemoter.*, 1958, 13, 54.
9. W. Rubin. *J. Cell Biol.*, 1972, 52, 1, 219.
10. R. Hakanson. *Acta Physiol. Scand.*, 1970, suppl., 340.
11. L. Orci, R. Pictet, W. Forssman, A. Renold, Ch. Rouiller. *Diabetologia*, 1968, 4, 56.
12. Е. В. Киселева, Н. Б. Христолюбова. Матер. IX ВКЭМ, тез. докл., 1973, с. 429.

E. V. Kiseleva

#### EFFECT OF PENTAGASTRINE AND HISTAMINE ON THE ULTRASTRUCTURE OF ENDOCRINE HISTAMINO-CONTAINING CELLS IN RAT STOMACH AND THE PROBABLE ROLE OF THESE CELLS IN THE REGULATION OF HYDROCHLORIC ACID SECRETION

Studies on the ultrastructure of histamine-containing cells in rat stomach after the administration of pentagastrin and of its mediator in HCl secretion, histamine, demonstrated that pentagastrin brings about considerable changes in the structure of these cells. They are expressed in the dilation of cavities of endoplasmic reticulum, the increase of the number of ribosomes and the activation of Goldgi apparatus. Histamine administration does not influence the ultrastructure of the cells under research. Studies on mutual localization of rat gastric mucosa cells in acid secreting region demonstrated preferential localization of these cells together with the oxyntic cells. On the basis of the data obtained a hypothesis is made about the participation of endocrine cells in the control of HCl secretion in rat stomach.

УДК 591.3

А. М. АРЕФЬЕВА, С. М. СВИРИДОВ, Л. И. КОРОЧКИН,  
Е. И. МАЛЕЦКАЯ

#### ОБНАРУЖЕНИЕ БЕЛКА S-100 В КЛЕТКАХ ГАНГЛИОЗНОГО СЛОЯ СЕТЧАТКИ МЫШИ

В работе методом Куна показано, что специфический белок нервной ткани, белок S-100, присутствует в клетках ганглиозного слоя сетчатки мыши. Белок появляется на пятый день постнатального развития и локализуется в ядрах клеток.

Исследованию специфических белков нервной ткани посвящена большая литература. Особый интерес представляет изучение свойств белка S-100, поскольку появление этого белка и увеличение его количества, возможно, связано с развитием специфических функций нервной системы. Белок S-100 обнаружен как в центральной, так и в периферической нервной системе ряда позвоночных животных. Все структуры нервной системы характеризуются высоким содержанием этого белка, хотя количество его варьирует от вида к виду. Так, целый мозг крысы содержит белок S-100 в количестве 120 мкг на 1 г веса мозга, в то время как у мыши — 20 мкг/г [1].

О локализации белка S-100 в клетках четких данных нет. Белок найден в глиальных элементах нервной системы [2]. Присутствие белка S-100 в опухолях глиальной природы и клонках из глиом человека и экспериментальных животных также дает основание полагать, что он локализуется в глиальных клетках *in vivo* [3]. В то же время Перец и Мур, изучая дегенерацию большеберцового нерва, показали наличие этого белка в аксонах нервных клеток, а не в элементах нейроглии [4]. По данным других авторов, S-100 присутствует в ядрах нервных клеток и цитоплазме глиальных [5, 6].

Сведения о функциональном значении белка S-100 разноречивы. Возможно, он играет важную роль в переносе катионов через клеточную мембрану [7]. Есть данные, что белок участвует в процессе миелинизации [8]. В работах Хидена и Ланге было сделано заключение о важной роли этого белка в процессе обучения [9, 10]. Однако эти данные требуют дальнейшей проверки.



Количество белка S-100 увеличивается по мере развития функций нервной системы. Поэтому можно полагать, что он играет существенную роль в этом процессе. Так, Сайсеро с соавторами, изучая появление этого белка в оптическом тракте цыпленка, приходят к выводу, что увеличение его количества идет параллельно с развитием электрической активности нервной системы [11]. В коре человека появление белка S-100 также совпадает по времени с началом электрической активности соответствующих районов мозга [8].

Задачей настоящей работы было определение времени появления белка S-100 в клетках ганглиозного слоя сетчатки мыши в онтогенезе. Требовалось выяснить, связан ли синтез этого белка с началом специфической активности сетчатки, а также определить внутриклеточную локализацию белка S-100.

Исследована сетчатка белых мышей в возрасте 1, 3, 5, 7, 9, 14 и 60 дней. Для обнаружения белка был проведен иммунохимический анализ непрямой методом Кунса [6].

Ганглиозные клетки сетчатки одно- и трехдневных мышей не люминесцируют после обработки срезов кроличьей анти-S-100 сывороткой и противокроличьей бычьей сывороткой, меченой флюоресценцизоцианом и, следовательно, не содержит белка S-100. Впервые люминесценция в ганглиозном слое обнаруживается у пятидневных животных. Особенно интенсивно, хотя и неравномерно, светятся ядра нейронов. Такая же люминесценция наблюдается в нейронах мышей остальных изученных возрастных групп.

Таким образом, полученные результаты указывают на то, что белок S-100 в нейронах ганглиозного слоя сетчатки мыши появляется на пятый день постнатального онтогенеза и локализуется главным образом в ядре.

В ряде работ изучается появление специфических белков в различных отделах нервной системы. Цукерман установил каудоростральное развитие этого признака, изучая появление белка S-100 в различных отделах человеческого мозга [8]. В мозжечке и спинном мозге крыс белок S-100 четко выявляется на пятый—шестой день после рождения, но не обнаруживается у двухдневных крысят. Время появления белка не менялось даже под действием рентгеновских лучей и при гипопизэктомии, влияющих на созревание нервной системы [12]. По данным Мура [13]; белок S-100 в мозге крысы появляется лишь на 12—15-й день постнатального развития.

Как известно, прозревание мышей наступает на 14-й день после рождения. К этому времени завершается формирование слоев сетчатки и синаптических связей между ними. На 13—14-й день впервые регистрируется электроретинограмма (ЭРГ), хотя она еще отличается от ЭРГ взрослых животных [14]. Из наших данных следует, что пятый день постнатального развития является важным этапом функциональной дифференцировки нейронов сетчатки. К этому времени в сетчатке появляются палочки зрительных клеток, обособляется слой ганглиозных клеток. Как показывают результаты нашей работы, в это время, по-видимому, начинает синтезироваться специфический белок нервной ткани. Однако окончательное выяснение вопроса относительно участия белка S-100 в формировании ретикулярной функции требует дополнительного экспериментального исследования.

Институт биологии развития  
АН СССР, Москва,  
Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
5/VII 1974

## ЛИТЕРАТУРА

1. B. W. Moore. In: International review of Neurobiology. N. Y.—London, 1972, p. 215.
2. T. Cicero, W. Cowan, B. Moore. V. Sontzef. Brain Res., 1970, 18, 25.
3. P. Benda, J. Lightbody, G. Sato, L. Levine, W. Sweet. Science, 1968, 161, 370.
4. V. J. Perez, B. W. Moore. J. Neurochem., 1968, 15, 971.
5. H. Hyden, B. McEwen. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1966, 55, 354.
6. S. M. Sviridov, L. I. Korochkin, V. N. Ivanov, E. I. Maletskaya, T. K. Bakhtina. J. Neurochem., 1972, 19, 713.
7. P. Calissano, B. Moore, A. Friesen. Biochemistry, 1969, 8, 4318.
8. J. E. Zuckerman, H. R. Herschmann, L. Levine. J. Neurochem., 1970, 17, 247.
9. H. Hyden, P. W. Lange. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1970, 65, 898.
10. H. Hyden, P. W. Lange. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1970, 67, 1959.
11. T. J. Cicero, W. M. Cowan, B. W. Moore. Brain Res., 1966, 21, 1.
12. H. R. Herschmann, L. Levine, L. De Vellis. J. Neurochem., 1971, 18, 629.
13. B. W. Moore. In: Handbook of Neurochemistry, vol. 1. Plenum Press. N. Y., 1969, p. 93.
14. C. E. Keeler, E. Sutcliffe, E. L. Chaffee. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1928, 14, 811.

A. M. Aref'eva, S. M. Sviridov, L. I. Korochkin, E. U. Maletskaya

### DETECTION OF S-100 PROTEIN IN THE CELLS OF GANGLIONIC LAYER OF MOUSE RETINA

By means of the Coon's method it was shown that the specific neural tissue protein S-100 is present in cells of ganglionic layer of mouse retina. Protein appears on the 5-th postnatal day and localizes in nuclei of ganglionic cells.

Л. Н. МЕДВЕДЕВ, Т. В. АВРААМОВА

### СОДЕРЖАНИЕ К, Na И АТФ В ЭРИТРОЦИТАХ АНЕМИЗИРОВАННЫХ КРОЛИКОВ

Определялось содержание К, Na и АТФ в молодых и старых эритроцитах кроликов до и после однократной кровопотери. При старении эритроцитов, продуцированных после кровопотери, повышенных изменений в концентрации К не обнаружено; концентрация Na изменялась по-разному в зависимости от срока исследования; концентрация АТФ уменьшалась сильнее по сравнению с К.

У многих видов животных между эритроцитами и плазмой имеются высокие градиенты концентраций К и Na. Однако роль ионных градиентов в функционировании эритроцитов не вполне понятна, так как у некоторых животных между эритроцитами и плазмой нет различий в содержании этих катионов. Известно, что старение безъядерных эритроцитов сопровождается изменением метаболизма, химического состава и физико-химических свойств [1—4]. При этом не остается без изменений содержание К и Na: в старых эритроцитах К содержится меньше, а Na, по-видимому, больше, чем в молодых [5—7]. Анемизация, вызванная острой кровопотерей, приводит к сокращению времени жизни эритроцитов [8], более глубокому изменению гликолиза и активности некоторых ферментов [9, 10]. Встает вопрос, наблюдается ли при этом ускорение тех изменений в содержании катионов, особенно К, которые происходят при старении нормальных клеток.



## МЕТОДИКА

Содержание К, Na и АТФ определяли в молодых и старых эритроцитах у взрослых кроликов до кровопотери и на 20-й или 30-й день после нее. Величина кровопотери составляла 3% от веса животного. На молодые и старые разделяли эритроциты многократными центрифугированиями клеток в плазме и последовательным отбором их с верха и низа столбика упакованных эритроцитов. Разделение вели в горизонтальном роторе центрифуги ЦЛР-1 на 15 мин при 3000 об/мин каждое центрифугирование. Верхняя фракция — молодые эритроциты, нижняя — старые [11, 12]. Качество разделения контролировали подсчетом концентрации ретикулоцитов, объема клеток и концентрации гемоглобина. Катионы определяли по методу ограничивающих растворов в двух параллельных пробах при фотометрировании их в прямой и обратной последовательности [13]. Расхождение между параллельными опытами составило для  $K \pm 0,85\%$ , для  $Na \pm 1,5\%$ . Адениннуклеотиды разделяли методом низковольтного горизонтального электрофореза на бумаге [14]. Количество АТФ после элюции определяли спектрофотометрически.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

После кровопотери в кровяном русле находятся одновременно две популяции эритроцитов, одна из которых образовалась до анемизации, а другая после нее. Повышенная интенсивность эритропоэза и вызванные ею изменения гематологических показателей эритроцитов через некоторое время нормализуются. Учитывая это, в качестве начального срока исследования необходимо было выбрать такое время, когда содержание эритроцитов, образованных до кровопотери, незначительно (или они отсутствуют совсем), а популяция новых эритроцитов, образованных при напряженном эритропоэзе, не успела разрушиться. Таким сроком может быть примерно 20-й день после кровопотери, так как наличие двух разных популяций эритроцитов обнаруживается по двухвершинности эритрограммы только до восьмого дня, а на 20-й день двухвершинность исчезает [15].

Количество гемоглобина во фракциях молодых и старых эритроцитов на 20-й день после кровопотери составляло около 2,46 г/эритроцит  $\times 10^{-11}$  и было на 25% выше, чем кровопотери. Объемы молодых и старых эритроцитов в этот период были также увеличены. Следовательно, фракция старых эритроцитов на 20-й день представлена в основном популяцией новых клеток, а эритроциты, образованные при напряженном эритропоэзе, еще не разрушились.

Полученные данные свидетельствуют о том, что старение эритроцитов, образованных в условиях нормального кроветворения, сопровождается снижением количества катионов К. Количество К в эритроцитах верхней фракции на 18% превосходит количество катиона в нижней фракции (табл. 1, а). Концентрация К при старении эритроцитов снижается в значительно меньшей степени. Концентрация К в верхней фракции превосходит концентрацию в нижней только на 3,7% (см. табл. 1, б). По-видимому, уменьшение количества К при старении нормальных эритроцитов обусловлено двумя причинами: уменьшением объема эритроцитов и уменьшением концентрации К. При этом уменьшение объема клеток имеет решающее значение. В наших экспериментах объем эритроцитов верхней фракции составлял 60  $\text{мк}^3$  и на 13% был выше объема клеток нижней фракции. Полученные данные согласуются с результатами ряда исследований, в которых обнаружено снижение концентрации К при старении эритроцитов.

На 20-й день после кровопотери наблюдается достоверное увеличение количества К как в верхней, так и в нижней фракции соответственно на 23 и 28% от исходного уровня (табл. 1, а). Концентрация К в этот период тоже увеличена, но в меньшей степени: для верхней фракции на 3%, для нижней — на 5%. На 30-й день количество К в эритроцитах в верхней и нижней фракциях оставалось повышенным соот-

ветственно на 10 и 21% от исходного уровня. Концентрация К была в это время увеличена незначительно. Увеличение количества К в эритроцитах, образованных после кровопотери, по-видимому, обусловлено прежде всего увеличением объема клеток. Средний объем эритроцитов верхней фракции на 20-й день составлял 72  $\text{мк}^3$  и превосходил объем эритроцитов верхней фракции до кровопотери на 19%, объем эритроцитов верхней фракции на 30-й день составлял 64  $\text{мк}^3$ . В нижней фракции объем эритроцитов составлял 63  $\text{мк}^3$  и превосходил их объем до кровопотери на 18%, объем старых эритроцитов на 30-й день составлял 60  $\text{мк}^3$ . Кроме того, увеличение количества К в эритроцитах, образованных после кровопотери, связано и с небольшим увеличением концентрации.

Уменьшение концентрации К при старении эритроцитов, образованных после кровопотери, на 20-й день было статистически недостоверно, а на 30-й день составляло 3,2% (см. табл. 1, б). Очевидно, что в исследованные после анемизации сроки не происходит заметного сдвига в концентрации К. Нами не обнаружено достоверных изменений в содержании Na при старении эритроцитов, продуцированных до кровопотери при расчете на отдельную клетку и на ее объем (табл. 2, а и б). В содержании Na во фракции молодых и старых эритроцитов до и после кровопотери имелись существенные индивидуальные различия. Биологическая вариабельность содержания К составляла около 4%, а содержания Na 20%. Повышенная биологическая вариабельность Na:

Таблица 1

Эритроциты	До кровопотери		20-й день		30-й день	
	M ± m	σ	M ± m	σ	M ± m	σ
Молодые Старые	0,761 ± 0,022	0,13	0,940 ± 0,042	0,13	0,841 ± 0,018	0,11
	0,624 ± 0,025	0,13	0,810 ± 0,042	0,13	0,795 ± 0,026	0,1
	σ <sub>1</sub> 0,1 P <sub>1</sub> < 0,001 n 29		0,179 < 0,05 15		0,112 < 0,05 14	
Молодые Старые	11,85 ± 0,083	0,4	12,2 ± 0,12	0,4	12,4 ± 0,12	0,45
	11,4 ± 0,11	0,55	12,0 ± 0,15	0,55	12,0 ± 0,09	0,47
	σ <sub>1</sub> 0,48 P <sub>1</sub> < 0,005 n 23		0,46 > 0,3 11		0,42 < 0,02 12	

мэкв/эритроцит  $\times 10^{-11}$  (а)

мэкв/эритроцит  $\times 10^{-11}$  (б)

Содержание катионов К в эритроцитах интактных кроликов на 20-й и 30-й дни после кровопотери



Таблица 2

Содержание Na в эритроцитах интактных кроликов и на 20-й и 30-й дни после кровопотери

Эритроциты	До кровопотери		20-й день		30-й день	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
Молодые Старые	0,78±0,05 0,69±0,04	0,236 0,232	0,85±0,07 0,86±0,06	0,236 0,232	0,83±0,08 0,70±0,07	0,278 0,279
	$\sigma_1$ 0,23 $P_1 < 0,2$ $n$ 29		0,25 < 0,9 14		0,29 > 0,2 15	
Молодые Старые	1,25±0,07 1,22±0,06	0,313 0,245	1,14±0,04 1,29±0,04	0,313 0,245	1,28±0,11 1,03±0,006	0,37 0,26
	$\sigma_1$ 0,33 $P_1 < 0,9$ $n$ 24		0,15 < 0,05 12		0,3 < 0,05 12	

мкг/эритроцит  $\times 10^{-12}$  (а)мкг/эритроцит/мк<sup>3</sup>  $\times 10^{-11}$  (б)

Таблица 3

Концентрация АТФ в эритроцитах интактных кроликов и на 20-й и 30-й дни после кровопотери

Эритроциты	До кровопотери		20-й день		30-й день	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
Молодые Старые	2,34±0,11 1,16±0,04	0,45 0,18	2,43±0,14 0,88±0,068	0,45 0,18	2,61±0,08 1,4±0,11	0,42 0,24
	$n$ 18		$n$ 8		$n$ 10	

обнаруженная в наших опытах на кроликах, характерна и для эритроцитов человека [5].

Изменение количества Na после кровопотери обнаружено только во фракции старых эритроцитов на 20-й день. В этот период Na было на 25% больше, чем в старых эритроцитах до кровопотери. Изменение его концентрации было наиболее выражено во фракции старых клеток кровопотери, и на 19% ниже, чем на 20-й день (см. табл. 2, б). Интересно, что после кровопотери обнаружены различия в концентрации Na между молодыми и старыми эритроцитами. На 20-й день концентрация Na была на 13% выше, а на 30-й день — на 20% ниже в старых эритроцитах по сравнению с соответствующими фракциями молодых клеток.

Определение содержания АТФ в эритроцитах кроликов обнаружилось снижение концентрации АТФ при старении эритроцитов, образованных при нормальном кроветворении (табл. 3). Концентрация АТФ во фракции старых эритроцитов составляла всего половину концентрации АТФ во фракции молодых клеток. После кровопотери достоверные изменения АТФ обнаружены только в нижней фракции: на 20-й день произошло уменьшение концентрации на 24%, а на 30-й день она была увеличена на 20% (см. табл. 3). При старении эритроцитов, образованных после кровопотери, обращает на себя внимание почти трехкратное уменьшение АТФ в старых эритроцитах 20-го дня по сравнению с молодыми эритроцитами. На 30-й день различия в концентрации АТФ были несколько меньше, чем до кровопотери.

Обнаруженные изменения концентрации К и АТФ, происходящие при старении эритроцитов до и после кровопотери, относительно независимы, что отчетливо проявляется, например, на 20-й день. Поскольку АТФ является энергетическим субстратом для активного транспорта катионов, то это, по-видимому, объясняется высокой энергетической эффективностью активного транспорта [16]. Вероятно, существенное уменьшение концентрации К при старении эритроцитов может происходить при более низких концентрациях АТФ.

Несмотря на то, что во фракции старых эритроцитов интактных кроликов при значительном уменьшении концентрации АТФ не обнаружено достоверного изменения в содержании Na, между изменениями концентраций АТФ и Na имеется некоторая закономерность, так как при снижении концентрации АТФ в старых эритроцитах на 20-й день наблюдается увеличение концентрации Na, а при увеличении АТФ в старых эритроцитах на 30-й день после кровопотери наблюдается уменьшение концентрации Na. Такое соответствие между направленностью изменений АТФ и Na, при старении эритроцитов, образованных после кровопотери, позволяет предполагать, что это связано с изменением качества продуцируемых эритроцитов и вызвано, возможно, влиянием концентрации АТФ на величину активного транспорта Na. Более глубокие изменения концентраций Na в эритроцитах кроликов по сравнению с концентрациями К могут быть связаны с различиями между активным транспортом К и Na, что было обнаружено нами ранее [17], или вызваны различиями между энергетическим снабжением активного транспорта К и Na [18].

## ВЫВОДЫ

1. В исследованные после кровопотери сроки концентрация К в молодых и старых эритроцитах изменяется мало. Старение эритроцитов у кроликов после кровопотери по сравнению с нормальными животными не сопровождается заметным изменением концентрации К.



2. Содержание Na в эритроцитах кроликов отличается повышенной вариабельностью. Старение эритроцитов, образованных после кровопотери, сопровождается изменениями концентрации Na.

3. Содержание АТФ по мере старения эритроцитов интактных и анемизированных кроликов значительно уменьшается. Концентрация АТФ при старении эритроцитов до и после кровопотери снижается значительно, чем концентрация К.

Институт физики СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
9/VII 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. F. Brok, B. Ramot, E. Zwing, D. Danon. Israel. J. Med. Sci., 1966, 2, № 3, 291.
2. J. C. Marchand, H. Garreau. C. R. Soc. Biol., 1969, 162, № 7, 1302.
3. W. Gross. Blut, 1969, 18, № 2, 220.
4. T. N. Calvey. Life Sci., 1968, 7, № 11, 619.
5. J. Funder, J. O. Wieth. Scand. J. Clin. Lab. Invest., 1966, 18, № 2, 151.
6. D. Chalvin. J. Cell. comp. Physiol., 1956, 47, № 2, 215.
7. E. R. Borun. J. Lab. Clin. Invest., 1963, 62, № 2, 263.
8. Н. А. Федоров, Н. А. Горбунова. Патологическая физиология и экспериментальная терапия, 1963, 6, 65.
9. Т. В. Авраимова, Л. А. Буланова, Л. Н. Медведев, Н. М. Титова. В сб.: Механизмы управления размножением и дифференцировкой клеток животных тканей. Красноярск, 1973, с. 185.
10. Т. В. Авраимова, Н. М. Титова, Н. В. Зобова. В сб.: Механизмы управления размножением и дифференцировкой клеток животных тканей. Красноярск, 1973, с. 183.
11. T. Prentice, C. Bishop. J. Cell. comp. Physiol., 1965, 65, № 1, 113.
12. H. M. Schulman. Biochem. Biophys. Acta, 1967, 148, № 1, 251.
13. Н. С. Полуэктов. Методы анализа по фотометрии пламени. М., «Химия», 1967.
14. В. А. Рагозкин, А. И. Комкова. Укр. биохим. ж., 1961, 33, № 5, 709.
15. И. И. Гительзон, И. А. Терсков, С. Е. Мочкина. В сб.: Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов. Красноярск, 1960, с. 85.
16. A. K. Solomon. J. Gen. Physiol., 1952, 36, № 1, 57.
17. Л. Н. Медведев. В сб.: Биофизика мембран. Каунас, 1973, с. 460.
18. S. A. Feig, G. B. Segel, S. B. Shonet, D. C. Nathan. J. Clin. Invest, 1972, 51, № 8, 1547.

L. N. Medvedev, T. V. Avraimova

#### К, Na AND ATR CONTENT IN THE ERYTHROCYTES OF ANAEMIC RABBITS

K, Na and ATR content was determined in the young and mature erythrocytes of rabbits before and after single bleeding. Higher changes in the K concentration are not determined by aging of the erythrocytes produced after bleeding. The changes in Na concentration by aging of the erythrocytes were different depending on the research time if the erythrocytes were produced after bleeding.

The ATR concentration reduction by aging of the erythrocytes was higher in comparison with K concentration one.

С. Ф. КОВАЛЬ

#### ИССЛЕДОВАНИЕ СВОЙСТВ КЛЕТОЧНЫХ МЕМБРАН И УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПО ВЫМЫВАЕМОСТИ ЭЛЕКТРОЛИТОВ

##### 1. Методика измерения

Для определения устойчивости растительных тканей по вымываемости из них электролитов использован модифицированный метод Декстера с введением поправок на количество электролитов в свободном пространстве, электропроводность воды и ее температуру. Полученные результаты сравнимы для различных тканей и органов и при выращивании растений в различных условиях.

В литературе много раз указывалось, что изменение физических свойств макромолекулярных и субклеточных структур — это первая реакция клетки на любое внешнее воздействие [1—4]. Одно из проявлений этой реакции, по-видимому, состоит в изменении полупроницаемости внешней мембраны клетки и увеличения диффузии органических и минеральных веществ во внешнюю среду. Поскольку при неблагоприятном воздействии проницаемость протоплазмы для органических веществ и ионов изменяется однозначно [5], изменение электропроводности эксудата растительных образцов используется как индикатор повреждения мембран высокими [6] и низкими [7—9] температурами, обезвоживанием [10] и высокими концентрациями солей [11]. Имеются указания на раннее увеличение проницаемости мембран для электролитов при заражении растений вирусной [12] и грибной [13] инфекцией.

Усиление выхода электролитов из клетки, ограниченной полупроницаемой мембраной, может быть следствием или повышения проницаемости плазмолемы, или частичной десорбцией ионов с биологических структур. Учитывая, что десорбцией может быть обусловлено только незначительное увеличение выхода электролитов из клетки, мы рассматриваем данный процесс, в некотором приближении, как обусловленный только диффузией ионов. Тогда по закону Фика интенсивность электролитов через плазмолему будет определяться концентрацией электролитов в клетке и сопротивлением мембраны их диффузии. Последний показатель и будет характеристикой повреждения клетки тем или иным воздействием.

Но при сравнении образцов и оценке их устойчивости обычно не определяют общее количество электролитов в растительной ткани. Учитывая, что выход электролитов из клетки зависит от их концентрации, которая неизвестна, такой результат имеет приблизительный, полуколичественный характер. Целью настоящей работы было уточнение рассматриваемого метода путем разработки количественного критерия оценки получаемых результатов.

Общее количество электролитов в образце определялось измерением сопротивления эксудата после нагревания образца до кипения. Перед измерением колбочки с кипяченым эксудатом ох-



лаждались до комнатной температуры в ванне с водой. Определение выхода электролитов из живых и убитых кипячением клеток необходимо производить на одном образце, так как количество их в тканях колеблется по отдельным повторностям значительно больше, чем проницаемость мембран. Испарение воды при нагревании до кипения (1—2% от исходного объема) не влияет на показание реохордного моста, так как чувствительность его в области высоких концентраций раствора слабее, чем при низких концентрациях.

Учет общего количества электролитов особенно важен при сравнительном изучении органов (пластинка и влагалище листа, междоузлие стебля) и при выращивании на фоне различного минерального питания или засоления.

Сопоставление показателей реохордного моста. Полученные отсчеты сопротивления эксудата (Ом) находятся в обратном соотношении с его электропроводностью (1/Ом), зависящей от количества вымытых электролитов. При этом, прямая пропорциональность концентрации и электропроводности отмечается не у натуральных величин, а у их логарифмов. Как видно из рис. 1, равенство логарифмов этих показателей в эксудатах убитых листьев пшеницы и гороха соблюдается до 1000-кратного разведения исходного раствора. Наклон прямой, выражающей эту зависимость, близок к 45° и совпадает с наклоном аналогичной прямой для низких концентраций хлористого натрия.

Зная количество электролитов, вымываемых из живых клеток и общее их количество в навеске, можно выразить проницаемость мембран в виде отношения этих величин. Для этого на оси системы координат откладывают значение электропроводности эксудата убитого образца ( $y_1$ ) и из этой точки проводят прямую до пересечения ее под заданным углом с осью отрицательных значений логарифмов разведения исходного раствора (рис. 1, 2). Угол наклона прямой на логарифмическом графике выражает коэффициент пропорциональности между логарифмами рассматриваемых величин. Как отмечалось выше, он близок к 45°. Отложив на оси  $\lg y$  значение электропроводности живого образца ( $y_2$ ) и проведя прямую до пересечения с наклонной, находим в соответствующей точке второй оси процент вымытых электролитов (рис. 2).

Т. В. Олейникова и Н. Н. Кожушко [10] рекомендуют при вычислении удельной электропроводности эксудата вводить константу ячейки. При вычислении же по предлагаемому нами методу нет необходимости учитывать эту величину, и результаты измерения на разных ячейках получаются сравнимыми без дополнительной корректировки.

Точность определения вымываемости электролитов по логарифмическому графику в значительной степени зависит от близости фактического  $\lg \alpha$  к приведенному на рис. 2, где  $\lg \alpha = 1$ . Поэтому

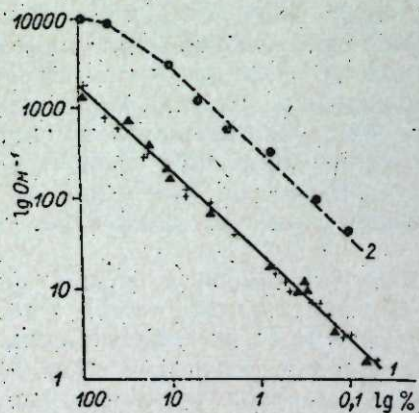


Рис. 1. Изменение электропроводности по мере разведения (%).  
1 — эксудата кипяченого образца пшеницы (+), гороха (?); 2 — 0,1 М раствора NaCl.

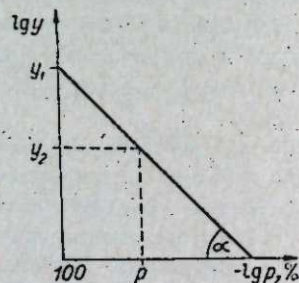


Рис. 2. Логарифмический график, иллюстрирующий вычисление процента вымытых электролитов ( $p$ ) по величине электропроводности эксудатов убитого ( $y_1$ ) и живого ( $y_2$ ) образцов.

при смене объекта исследования следует уточнить значение  $\lg \alpha$  нанесением на график величин электропроводности эксудата кипяченого образца при его разведении бидистиллятом в отношениях 1:0; 1:10; 1:100. В табл. 1 приведены результаты измерения выхода электролитов из 3-го и 5-го (растущего) листьев пшеницы Лютеценс 758 на фоне роста концентрации хлористого натрия в питательном растворе. При оценке результатов по общепринятой методике можно сделать вывод об

Таблица 1  
Вымываемость электролитов из листа пшеницы при различных уровнях засоления питательного раствора

Концентрация NaCl, %	Лист	Сопротивление эксудата, Ом		Вымываемость электролитов, %
		живой образец	убитый образец	
Контроль	3	3630	290	5,4
	5	5010	278	4,9
0,1	3	2760	219	4,3
	5	3830	210	4,8
0,3	3	2160	174	7,9
	5	3720	176	3,9
0,5	3	1840	156	7,6
	5	3860	159	3,3

увеличении проницаемости мембран. Но вычисление процента вымываемости показывает, что у молодого (5-го) листа увеличение выхода ионов связано с накоплением солей в клетках, а проницаемость их мембран даже уменьшилась. Нарушение мембранного барьера клеток стареющего листа отмечено при концентрации 0,3%. Пренебрежение учетом общего количества электролитов может привести к ложным выводам о повышении устойчивости растений на фоне минерального голодания и к переоценке степени повреждения мембран при обильном питании, засолении, подавлении роста, т. е. во всех случаях, когда повышена концентрация электролитов в клетке.

Определение процента вымываемости по графику сложно и может привести к ошибке. Удобнее проводить расчеты по формуле, вывод которой дается ниже. Из уравнения прямой для зависимости  $-\lg p = f(\lg y)$  (рис. 2) имеем

$$\ln y_2 = a \ln p + b,$$

где  $b = \ln y_1$  — отсчет электропроводности эксудата убитых тканей по оси ординат;  $a = \lg \alpha$ ;  $p$  — вымываемость электролитов (от общего количества);  $\ln y_2$  — отсчет электропроводности для живого образца.

Подставив значение  $b = \ln y_1$  в приведенное выше выражение, получаем

$$a \ln p = \ln y_2 - \ln y_1,$$

$$p^a = e^{(\ln y_2 - \ln y_1)},$$

$$p = \left( \frac{y_2}{y_1} \right)^{\frac{1}{a}}, \quad (1)$$

или для частного случая  $\angle \alpha = 45^\circ$ :

$$p = \frac{y_2}{y_1}. \quad (2)$$

Таким образом, процент вымытых электролитов может быть определен как отношение электропроводности эксудата испытуемого образ-



ца к электропроводности эксудата убитого образца в степени  $\frac{1}{a}$ . Ошибка, возникающая в связи с пренебрежением отклонения знаменателя в показатели степени от 1,0, не является постоянной величиной и с увеличением процента вымываемости резко возрастает, но при работе с однородными объектами и при различных вымываемости в пределах одного порядка она не существенна.

При низкой проницаемости мембран электропроводность эксудата живого образца по порядку величин сравнима с электропроводностью воды, что может вносить существенную ошибку в измерение. Учет электропроводности воды особенно важен при сравнении результатов, полученных на разных партиях воды. В качестве поправки мы применяем вычитание электропроводности воды из этого же показателя эксудата живого образца. Для эксудата убитого образца поправка на электропроводность воды не вводится как несущественная. Полное пренебрежение этой поправкой возможно только при очень большом удельном сопротивлении воды (тридистиллят).

Соотношение количества испытуемого материала и воды оказывает влияние на результаты определения (рис. 3). Угол наклона прямой относительно оси координат, который выражает зависимость сопротивления от соотношения количества воды и навески образца, для эксудата убитых нагревом листьев равен примерно  $42^\circ$ , а для живых —  $57^\circ$ .

В последнем случае результаты получены после двухчасовой эксудации живых листьев и могут, по нашему мнению, свидетельствовать об изменении скорости диффузионного потока в зависимости от величины навески. В связи с этим следует придерживаться постоянного соотношения веса испытуемого образца и воды (в наших опытах оно составляло 1:100). Небольшие отклонения веса навески от принятого не влияют на соотношение вымытых электролитов и общего их количества, а следовательно, и не требуют корректирующего изменения количества воды. В наших опытах допустимые колебания веса навески составляли  $0,5 \pm 0,1$  г.

Нет необходимости в строгом выравнивании веса образцов различных вариантов или повторностей, поскольку вымытые электролиты в каждом случае сопоставляются с суммой всех электролитов того же образца. При этом величина навески в неявном виде содержится как в числителе, так и в знаменателе выражения и, следовательно, сокращается\*. Это справедливо и для небольших отклонений объема воды. И в этом преимущество предлагаемой прописи в сравнении со способами выражения результатов в виде прямой или обратной величины сопротивления эксудата [5, 6, 10, 11] без учета суммы электролитов в образце и поправки на электропроводность воды.

Продолжительность инкубации. Временной ход вымываемости электролитов (рис. 4) свидетельствует о диффузии значительного количества их уже в первые 20 мин. экспозиции. Через 1—2 ч после начала эксудации скорость выхода электролитов в воду стабилизируется и сохраня-

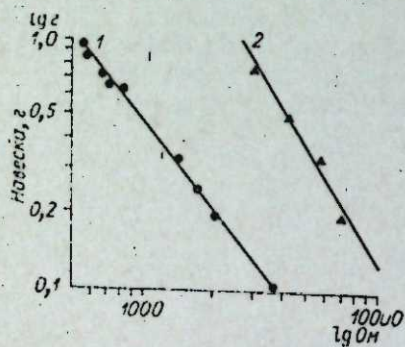


Рис. 3. Зависимость сопротивления эксудата убитых кипячением (1) и живых (2) листьев пшеницы от величины навески.

\* Допустимые пределы колебания веса навески, таким образом, определяются только сохранением постоянной скорости диффузионного потока ионов из ткани в воду, зависящей главным образом от соотношения веса навески к объему воды и неизменной в достаточно широких пределах этого отношения.

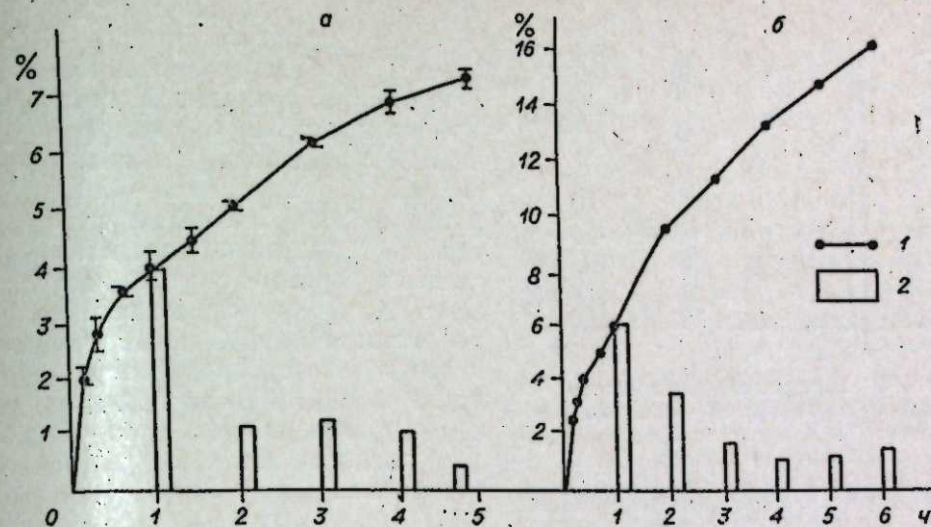


Рис. 4. Динамика вымываемости электролитов из верхнего листа. а) пшеница Минская. б) бобов Черные русские. 1 — нарастающим итогом; 2 — при ежечасной смене бидистиллята свежей порцией.

ется неизменной на протяжении следующих 3—4 ч. Влияние внешнего загрязнения листьев было исключено предварительным двухминутным споласкиванием дистиллированной водой. Наблюдаемый эффект мог быть следствием кратковременного повышения проницаемости мембран в связи с раздражением, нанесенным механической травмой, или свидетельствовать о первоначальном извлечении электролитов преимущественно из свободного пространства тканей, которое в последующие часы сменялось диффузией их через клеточную мембрану.

О справедливости последнего предположения свидетельствует опыт с прерывистой эксудацией листа пшеницы (рис. 5), в котором выход электролитов контролировался при ежечасной замене эксудата свежей порцией бидистиллята. После 2 ч эксудации опытный образец был осушен беззольными фильтрами и помещен на 1 ч в камеру с влажным воздухом. Эксудация контрольного образца не прерывалась. При возобновлении эксудации опытного образца выход электролитов составил 5%, т. е. был таким же, как в начале опыта. Выход электролитов из контрольного образца (см. рис. 5, четвертый час эксудации) равнялся 2,4%. Полученный результат свидетельствует о восстановлении в свободном пространстве листа исходного уровня электролитов, вымытых в процессе предварительной эксудации.

Из сказанного выше следует, что рекомендованная в литературе [10] продолжительность эксудации, равная двум часам, неудачна, так как получаемые при этом результаты в большей степени зависят от концентрации электролитов в свободном пространстве тканей, чем от проницаемости внешней мембраны клетки. Точно так же не обосновано и применение очень длительной (24-часовой) эксудации, рекомендуемой С. Г. Декстером. Последний показатель может быть получен в чистом виде при предварительном удалении электролитов из свободного пространства (см. рис. 5) или при увеличении времени эксудации до 5—6 ч, когда доля электролитов свободного пространства в общей сумме вымытых ионов становится незначительной. Но при длительных экспозициях, по-видимому, необходима дополнительная аэрация среды.

Влияние температурой зависимость [14]

$$\gamma_t = \gamma_0 [1 + (t - t_0) \beta], \quad (3)$$

(3)



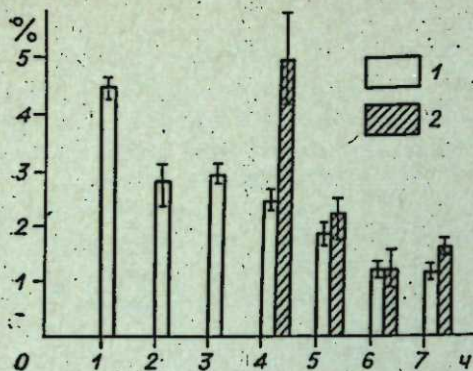


Рис. 5. Вымывание электролитов из верхнего листа (флага) пшеницы Лютеценс 758 при ежечасной смене бидистиллята свежей порцией.

1 — контроль; 2 — после 2 ч инкубации образцов находясь 1 ч во влажном воздухе, затем снова помещен в воду.

ваться, поскольку с увеличением числа пораненных клеток не только возрастает переход содержимого последних в воду, но и имеет место длительное повышение проницаемости, которое мы связываем с разражением соседних неповрежденных клеток. Отсюда следует признать нежелательным измельчение небольших листьев, а для приготовления среднего образца из крупных листьев (например, свеклы) следует пользоваться постоянно одним и тем же пробочным сверлом возможно большего размера.

Литературные данные [5—13], [15—18] показывают, что повышение проницаемости мембран, определенное по выходу электролитов из тканей, хорошо согласуется с повреждением тканей самыми различными неблагоприятными факторами. Рассмотрение этого явления как неспецифической ответной реакции растительных тканей на внешнее воздействие представляет самостоятельный интерес. Использование этого показателя как индикатора размеров повреждения (особенно при сравнении различных по устойчивости и составу тканей) предполагает получение сравнимых строго количественных результатов. Пересчет электропроводности эксудата на единицу сухого вещества навески [16] не позволяет сравнивать образцы с различными концентрациями электролитов. Эта трудность преодолена в методе Декстера [17], но последний не учитывает различий в сопротивлении отдельных партий воды, тогда как наша модификация позволяет получить более сопоставимые результаты при использовании воды с различной электропроводностью, при неодинаковых размерах навески или объема эксудата, а также для весьма разнородных тканей. Основные моменты предлагаемой методики состоят в следующем.

Навеска образца от 0,4 до 0,6 г (с точностью до 0,1 г) погружается на 1 ч в воду для экстракции ионов из свободного пространства.

где  $\gamma_t$  — электропроводность при данной температуре;  $\gamma_0$  и  $t_0$  — соответственно электропроводность и температура, принятые за стандарт;  $\beta$  — температурный коэффициент электропроводности (для солей  $\beta = 0,024$ , для оснований — 0,019, для кислот — 0,016). Учитывая, что электролиты эксудата представлены главным образом солями, нетрудно заметить, что отклонение температуры раствора на  $4^\circ\text{C}$  приведет к изменению электропроводности примерно на 10%. В связи с этим введение поправки на температуру эксудата представляется абсолютно необходимым.

Роль измельчения образца (рис. 6) не может не учиты-

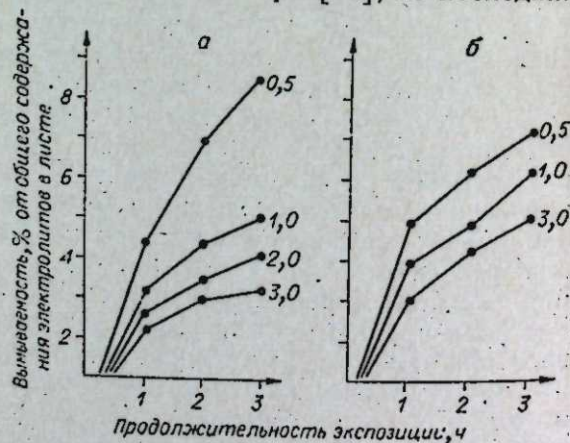


Рис. 6. Влияние измельчения молодого (а) и стареющего (б) листа пшеницы на динамику вымывания электролитов.

Цифры у кривых обозначают длину отрезков листа (в см) в данном варианте измельчения.

Во избежание последующего внесения ионов в эксудат в обоих случаях вода должна иметь одинаковое сопротивление. Обмытая навеска обсушивается беззольным фильтром и переносится в колбочку или стаканчик с дистиллятом (или бидистиллятом) с известным сопротивлением на 1 ч (допустимы колебания продолжительности эксудации не более 5 мин). Оптимальное соотношение навески и объема воды 1:100, допустимые изменения  $\pm 10\%$ , но могут быть ограничены размерами ячейки. Значительные изменения продолжительности эксудации допустимы только в том случае, если предварительно установлена прямая пропорциональная зависимость между продолжительностью эксудации и процентом электролитов, перешедших в раствор. Такой период существует, по-видимому, у большинства растительных тканей, но момент установления его и продолжительность могут различаться очень сильно. По окончании экспозиции эксудат сливается в электролитическую ячейку реохордного моста для определения сопротивления.

После снятия отсчета эксудат сливается в тот же стаканчик с навеской (следует избегать потерь!), доводится до кипения. Раствор охлаждается, и когда его объем доводится до первоначального (что удоб-

Таблица 2

Пример расчета результатов

Вариант	Повторность	Показания моста, Ом		Ом $\times 10^{-6}$		С поправкой на фон, Ом $\times 10^{-6}$	Вымываемость, %
		живой образец	убитый образец	живой образец	убитый образец		
Фон (вода)	1	6540	275	153	3636	-55	2,7
Объект	2	5700	250	175	4000	129	3,0
	3	7140	330	140	3030	85	2,8
							2,8 $\pm$ 0,1

но выполнить в мерном цилиндре), повторно определяется сопротивление. При обоих определениях необходим контроль за температурой эксудата для приведения полученных величин электропроводности к стандартным условиям. Делением единицы на величину сопротивления (Ом) полученные показатели для контроля (вода), эксудата живого образца и убитого образца переводятся в электропроводность. Вводятся необходимые температурные поправки на фон (воду) и делением показателя живого образца на показатель электропроводности убитого образца на показатель вымытых электролитов (формулы (1) и (2)). Удобная форма для записи результатов в журнале наблюдения и пример вычисления процента вымытых электролитов приведены в табл. 2.

Близкие результаты могут быть получены и без предварительного извлечения ионов из свободного пространства путем увеличения экспозиции до 4—5 ч. Но выполнение расчетов по выходу электролитов в единицу времени менее точно, а постоянство физиологических свойств образца при столь длительных экспозициях сомнительно. Зависимость же между проницаемостью внешней мембраны клетки и концентрацией ионов в свободном пространстве неоднозначна (в связи с активным транспортом последних в клетку) и требует самостоятельного изучения.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/II 1974



1. Д. Н. Насонов, В. Я. Александров. Реакция живого вещества на внешнее воздействие. Изд-во АН СССР, 1940.
2. К. Т. Сухоруков. Бюлл. ГБС, 1957, вып. 28.
3. В. Я. Александров. Изв. АН СССР, сер. биол., 1963, № 4.
4. J. W. Daniell, W. E. Chappell, H. V. Couch. Plant. Phys., 1969, 44, 12, 1684.
5. А. Ш. Агавердиев, О. О. Агавердиева, К. Ф. Бынов, Ю. И. Маслов. Уч. зап. Пермского гос. ун-та, 1971, № 277 (5).
6. П. С. Беликов, Т. В. Кириллова. Изв. ТСХА, биология, 1959, 6 (31), 7.
7. С. М. Иванов. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1931, 28, вып. 5.
8. Б. М. Голуш. Тр. ИФР АН СССР, 1937, 1, вып. 2.
9. Д. Ф. Проценко, О. И. Колоша, П. С. Мишустина, И. Г. Шматько, Е. Д. Остаплюк, Е. К. Белецкая. В кн.: Фитосинтез, рост и устойчивость растений. Киев, «Наукова думка», 1971.
10. Т. В. Олейникова, Н. Н. Кожушко. Определение засухоустойчивости сортов зерновых культур (пшеницы и ячменя) по изменению выхода электролитов из листьев. Методические указания. Л., Изд. Вир, 1970.
11. И. Л. Захарьянц. Изв. АН УзССР, 1947, № 5.
12. Л. Г. Брегетова, В. Б. Шемагонова. В сб.: Вирусные болезни сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ, № 3. Владивосток, 1971.
13. Lai Ming Tan., A. R. Weinhold, J. G. Hancock. Phytopatology, 1968, 58, 240.
14. А. М. Туричин. Электрические измерения неэлектрических величин. М.—Л., «Энергия», 1966.
15. Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле-, морозоустойчивости). Под ред. Г. В. Удовенко. Л., Изд. ВИР, 1970.
16. Е. В. Хитрово. В сб.: Нитродукация и акклиматизация культурных растений в Сибири. Новосибирск, «Наука», 1972.
17. S. T. Dexter. The evaluation of crop plant for winter hardiness. Advances in agropomy, 8, N. Y., 1956, 203.
18. Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева, В. К. Мельников. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, 1961.

S. F. Koval

#### STUDY ON THE PROPERTIES OF CELL MEMBRANES AND PLANT RESISTANCE BY WASHING OUT OF THE ELECTROLYTE. I. MEASURING TECHNIQUE

The modified Dexter's method has been used for determination of plant tissue resistance by washing out of the electrolyte. The correction have been introduced for electrolyte amount in the free space, for electric conductivity of water and its temperature. The results obtained have been shown as being comparable for different tissues and organs and while growing the plants under different conditions.

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 631.417.2

В. К. МОРОЗКОВ

#### ГЕЛЬФИЛЬТРАЦИЯ ГУМИНОВЫХ КИСЛОТ КАШТАНОВОЙ И ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВ

Проведена колоночная хроматография гуминовых кислот на декстрановом геле сефадекса Г-50 (средний). Показано, что гуминовые кислоты каштановой и дерново-подзолистой почв с зольностью 10 и 1% имеют сходные гельфильтрационные кривые. Отличия найдены лишь в относительной выраженности фракционных пиков и их частичной смещенности.

В познании природы и свойств органических веществ почвы немалая роль принадлежит современным хроматографическим и спектроскопическим методам.

Один из таких методов — фракционирование гуминовых кислот на декстрановом геле типа «сефадекса», или гельфильтрации [1—3]. В данном сообщении ставится цель сравнить методом гельфильтрации, с одной стороны, фракционный состав препаратов гуминовых кислот двух типов почв, с другой — образцы гуминовых кислот разной зольности каждого типа почв в отдельности.

Изучались гуминовые кислоты из горизонта А каштановой почвы (Краснокутский район Павлодарской области) и дерново-подзолистой (Кыштовский район Новосибирской области).

После предварительного декальцирования 0,1 н.  $H_2SO_4$  образцы почв обрабатывали 0,1 н. NaOH (соотношение почва — растворитель 1 : 5). Добавляли насыщенный раствор  $Na_2SO_4$  и центрифугировали на суперцентрифуге С-44. Раствор приводили в контакт с катионитом КУ-2-12П и, разбавив в два раза водой, концентрировали вымораживанием [4]. Из концентрированных растворов гуминовые кислоты выделяли центрифугированием, промывали несколько раз дистиллированной водой до отрицательной реакции на ион  $SO_4^{2-}$  и сушили при 60°С. Зольность препаратов гуминовых кислот составляла 10—11%.

Часть гуминовых кислот после центрифугирования на С-44 вновь растворяли в 0,1 н. NaOH и обрабатывали раствором разбавленной  $H_2SO_4$  (1 : 5) с добавлением небольшого количества плавиковой кислоты (1 мл HF на 100 мл раствора). Данная методика очистки более проста по сравнению с предложенной в [5], где гуминовые кислоты выделяют и очищают в виде их аммонийных солей.

После обработки плавиковой кислотой осажденные гуминовые кислоты готовили для гельфильтрации по описанной выше прописи. Подобная обработка позволила достигнуть зольности 0,6—0,9%.

Так были получены препараты гуминовых кислот: первые «мягкой» экстракцией (без разрушения зольной части гуминовых кислот); вторые сравнительно «жесткой» экстракцией, но позволяющей значительно снизить зольность благодаря разрушению связей гуминовых кислот с минеральной частью почвы.

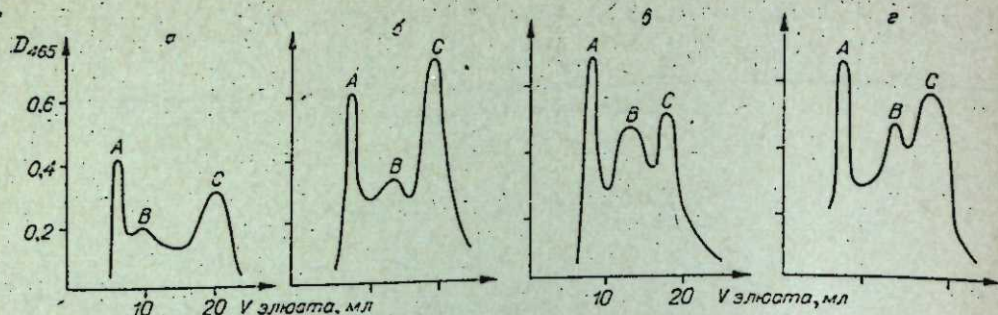
Для колоночной гельфильтрации гуминовых кислот был использован сефадекс марки Г-50 градации 50—150 мк. Гельфильтрацию проводили на стеклянных колонках с соотношением диаметра к высоте 1 : 15. Перед гельфильтрацией 1,5 г сефадекса заливали дистиллированной водой на 24 ч. Набухший гель загрузили в виде суспензии в колонку [6]. Для фракционирования брали 4—5 мг препарата гуминовой кислоты, растворяли в 0,1 н. NaOH, подогрели на водяной бане при 40° и центрифугировали для отделения нерастворившейся части. Раствор гуминовой кислоты в малом объеме вносили на поверхность геля и затем элюировали 0,1 н. NaOH.

Оптическую плотность фракций, отбираемых из колонки, измеряли на спектрофотометре марки «СПЕКОЛ» при длине волны 465 нм.

Анализ полученных графиков фракционирования гуминовых кислот (построенных в координатах оптическая плотность — объем элюата) показал, что гуминовые кислоты каштановой (см. рисунок, а, б) и дерново-подзолистой (см. рисунок, в, г) почв имеют три основные фракции, условно обозначенные нами А, В, С.

Принимая во внимание, что компоненты при гельфильтрации выходят из колонки в порядке уменьшения молекулярных весов и также границу исключения данной марки





Гельфильтрация гуминовых кислот на сефадексе Г-50:

а) каштановой почвы (зольность 10,6%); б) каштановой почвы (зольность 0,96%); в) дерново-подзолистой почвы (зольность 11,4%); г) дерново-подзолистой почвы (зольность 0,61%).

сефадекса [6], можно заключить, что фракция А гуминовых кислот, не задерживаемая гелем, имеет молекулярный вес выше 10 000. Фракции В и С гуминовых кислот, вероятно, имеют молекулярный вес менее 10 000.

Итак, различие между гуминовыми кислотами каштановой и дерново-подзолистой почв проявляется лишь в относительной выраженности фракционных пиков и их частичной смещенности (см. рисунок), хотя косвенно и может свидетельствовать о их различной структуре. Если сравнить препараты гуминовых кислот по зольности, то можно сказать, что резкое уменьшение зольности не дает при гельфильтрации четкого дифференцирования.

Полученные результаты позволяют составить лишь предварительное представление о структуре и молекулярном весе фракций гуминовых кислот рассматриваемых почв. Необходимо дальнейшее исследование данных типов почв на других марках сефадексов с применением физико-химических методов исследования отдельных фракций.

Институт почвоведения  
и агрохимии СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
7/VI 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. В. Н. Дубин, В. А. Фильков. Почвоведение, 1968, № 5, 85.
2. Д. С. Орлов, Я. М. Аммосова и др. Почвоведение, 1971, № 11, 43.
3. К. Н. Тап, I. E. Giddens. Geoderma, 1972, 8, 221.
4. Н. П. Карпенко, Н. М. Караваев. Почвоведение, 1966, № 10, 64.
5. Б. А. Соломинская, И. В. Колосов, З. Ф. Андреева. Изв. ТСХА, 1969, вып. 2, 175.
6. Р. Детерман. Гель-хроматография. М., «Мир», 1970.

V. K. Mогоzkov

#### GELFILTRATION OF HUMIC ACIDS FROM THE CHESNUT AND SODDY PODZOLIC SOILS

Column chromatography of humic acids on dextrane gel "Sephadex" G-50 (middle) has been performed. Humic acids from chestnut and soddy podzolic soils with ash content of 10% and 1% were found as being similar by gel filtration curves. The differences have been observed by relative pronouncement of the fractional peaks and partial displacement of the latter.

А. С. ЛАПИК, М. П. ПАВЛОВА, С. С. КАЗАНИНА

#### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТОКСИЧЕСКИХ СВОЙСТВ БИС (4-АМИНОФЕНИЛОВОГО ЭФИРА) ГИДРОХИНОНА

В опытах на мышах и крысах показано, что бис (4-аминофениловый эфир) гидрохинона вызывает у животных угнетение ЦНС, метгемоглинемия, нарушение эритропоэза, тормозит мочеотделение и эвакуаторную функцию желудочно-кишечного тракта.

Выявлены патоморфологические изменения в селезенке, печени, почках. DL<sub>50</sub> для крыс при введении внутрь составила 375±35 мг/кг, внутрибрюшинно — 350±20 мг/кг. Препарату свойственно кумулятивное действие.

Бис(4-аминофениловый эфир) гидрохинона синтезирован в НИОХ Е. П. Фокиным и предложен в качестве мономера для получения высокотермостойких полимеров [1]. Нами изучались токсические свойства соединения. В опытах на мышах и крысах исследована острая и подострая токсичность соединения, кумулятивные свойства, влияние на кроветворение, центральную нервную систему, желудочно-кишечный тракт.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использовали препарат, синтезированный в технологической лаборатории НИОХ.

Эмпирическая формула C<sub>12</sub>H<sub>16</sub>N<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, структурная формула Nc1ccc(Oc2ccc(N)cc2)cc1

—O—NH<sub>2</sub>, мол. вес 292, температура плавления 171,5°. Мелкокристаллический порошок желтовато-коричневого цвета, плохо растворим в воде, хорошо растворим в органических растворителях.

Опыты проведены на 120 белых мышах (вес 18—23 г) и 160 крысах линии «Вистар» (160—230 г). Препарат вводили в виде взвеси на растворе слизи крахмала внутрь, внутрибрюшинно и на кожу. При оценке острой токсичности выжимаемость учитывали в течение 10 дней. Среднесмертельные дозы рассчитывали по методу Литчфилда и Уилкоксона [2]. Коэффициент кумуляции определяли по методу Когана [3].

О влиянии на кровь и кроветворение в подостром опыте судили по содержанию в периферической крови гемоглобина, метгемоглобина, эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов, ретикулоцитов. Анализ крови в остром опыте проводили через 4 и 24 ч и в подостром опыте — через каждые 7 дней. Эвакуаторную функцию желудочно-кишечного тракта оценивали по скорости выведения фенолового красного [4].

В конце затравки у всех животных определяли весовые коэффициенты внутренних органов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Установлено, что, несмотря на слабую растворимость в воде, препарат быстро всасывается при внутрижелудочном и внутрибрюшинном введении, а также при накожном нанесении взвеси. Местная реакция со стороны кожи и слизистых оболочек отсутствует. Резорбтивное действие соединения направлено преимущественно на ЦНС, кровь и кроветворение, желудочно-кишечный тракт. У животных отмечали вялость, подавление спонтанной двигательной активности, снижение температуры тела, нарастание в крови метгемоглобина, снижение содержания гемоглобина и эритроцитов. Со стороны желудочно-кишечного тракта наблюдалось отчетливое торможение эвакуаторной функции. Отмечено также подавление мочеотделения. Минимально действующая доза для крыс составила 25 мг/кг внутрибрюшинно, среднесмертельная 375±35 мг/кг внутрь и 350±20 мг/кг внутрибрюшинно. Гибель животных наступала на 2—3-й день. Мыши оказались менее чувствительными к препарату, среднесмертельная доза для них составила внутрь 1050±80 мг/кг, внутрибрюшинно 920±65 мг/кг.

Повторное введение крысам препарата в дозе 37,5 мг/кг (1/10 D<sub>50</sub>) внутрь уже через 7 дней вызвало отчетливые изменения поведения животных — вялость, замедление рефлекторных реакций; отклонения в красной крови — достоверно снизилось содержание гемоглобина и эритроцитов и возросло количество ретикулоцитов (см. таблицу). Со стороны желудочно-кишечного тракта отмечено умеренное торможение эвакуаторной функции желудка и кишечника. Выявлено отчетливое угнетение мочеотделения. Повторное введение дозы (15-кратное) привело к гибели 25% крыс в группе. Коэффициент кумуляции, рассчитанный как отношение суммарной DL<sub>50</sub> к однократной DL<sub>50</sub>, составил 2,1.



Гематологические показатели у крыс опытной и контрольной групп в конце периода подострой затравки (37 мг/кг перорально в течение 15 дней)

Показатели	Группа крыс		t	Достоверность различий (P)
	опытная	контрольная		
Гемоглобин, ед.	9,8±0,8	13,2±0,3	4,0	0,002
Эритроциты, млн./1 мм <sup>3</sup>	3,9±0,3	5,8±0,3	4,7	0,001
Метгемоглобин, ед.	10,4±2,2	12,1±3,9	0,4	0,5
Ретикулоциты, %	100±4,1	39,0±2,4	18,0	0,001
Лейкоциты, тыс./1 мм <sup>3</sup>	11,0±0,9	10,1±0,2	0,8	0,25
Тромбоциты, тыс./1 мм <sup>3</sup>	493,0±47,0	578,0±34,0	1,6	0,1

Патоморфологические исследования внутренних органов крыс в конце периода подострой затравки показали изменения в селезенке (гемосидероз, полнокровие, увеличение размеров ретикулярных клеток, высвобождение их из связи, частные митозы), печени (гемосидероз, холестаза, признаки жировой дистрофии) и почек (гемосидероз извитых канальцев).

Таким образом, данные острого и подострого опыта указывают на выраженную токсичность соединения и избирательную чувствительность системы кроветворения красной крови к исследуемому препарату. Препарат оказывает угнетающее влияние на центральную нервную систему, эвакуаторную функцию желудочно-кишечного тракта и мочеотделение, вызывает поражение внутренних органов. Соединению свойствен отчетливый кумулятивный эффект.

Учитывая, что препарат легко проникает через неповрежденную кожу, несомненна его токсическая опасность в производстве.

Новосибирский институт  
органической химии СО АН СССР,  
Новосибирский санитарный институт

Поступила в редакцию  
16/VII 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Е. П. Фокин, И. Г. Сивакова. Авт. заявка № 1066246/23—4, 1968.
2. М. Л. Беленький. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., 1963, с. 81.
3. Ю. С. Коган. Фармакология и токсикология, вып. 1. Киев, «Знание», 1964, с. 231.
4. Erling Sögen. Acta pharmacol. et toxicol., 1965, 22, 31.

A. S. Larik, M. P. Pavlova, S. S. Kasanina

#### EXPERIMENTAL EVALUATION OF THE TOXIC CHARACTERISTICS OF BIS (4-AMINO-PHENYL ESTER) OF THE HYDROQUINONE

In experiments with mice and rats, it has been shown, that injections of bis (4-aminophenyl ester) of the hydroquinone caused in depression of the CNS, Methemoglobinemia, in disturbances in erythrocytes, in inhibition of diuresis and evacuative function of the intestinal.

Pathomorphological changes in liver, kidney and spleen of animals has been found. LD<sub>50</sub> for the rats are 375—35 mg/kg (stomachal injection) and 350—20 mg/kg (peritoneal injections).

The compound possessed cumulative ability.

#### К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

журнала «Известия СО АН СССР, серия биологическая»

Журнал публикует оригинальные сообщения по следующим разделам биологии: ботаника, зоология, микробиология и вирусология, цитология и генетика, биохимия, физиология, почвоведение; кроме того публикуются рецензии на монографии, информация о проходящих в Сибирском отделении АН СССР симпозиумах и конференциях по проблемам биологии, хроника о деятельности Объединенного Ученого Совета по биологическим наукам. Материалы, имеющие характер принципиальной новизны, могут быть срочно опубликованы в разделе «Краткие сообщения».

Представляемые в журнал статьи должны в сжатой форме давать полное представление о полученных автором результатах работы и содержать данные, характеризующие достоверность и воспроизводимость излагаемых фактов.

Статьи по вопросам систематики растений и животных, посвященные новым таксонам и другим вопросам, должны быть оформлены с учетом правил, принятых в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» и «Международном кодексе по систематике животных».

Рукопись должна иметь направление от учреждения, в котором выполнялась работа. К тексту статьи прилагается краткая аннотация на русском и английском языках, размером не более полстраницы машинописного текста. Необходимо привести транскрипцию фамилии автора на английском языке.

В статье должен соблюдаться следующий порядок изложения: введение, методика, результаты исследования, обсуждение их, выводы, список литературы, резюме на английском языке. Английское резюме, список литературы и подписи к рисункам даются на отдельных листах.

Рукописи статей, включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, не должны превышать 12 машинописных страниц, кратких сообщений и отчетов о конференциях — 5 страниц, рецензий на книги — 3 страниц. На обороте рисунков следует обозначить карандашом фамилии авторов и название статьи. В подписях к рисункам должны быть приведены: название каждого рисунка, объяснение значений всех кривых, букв, цифр и прочих условных обозначений. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки. Как рукопись статьи, так и все рисунки и фотографии представляются в двух экземплярах. Фотографии должны быть четкими и напечатанными на белой глянцево-бумаге.

Список литературы включает лишь упомянутых в тексте авторов. При ссылке в тексте на авторов в прямых скобках указывается номер работы по порядку цитирования. В этом же порядке ссылки на статьи располагаются в списке литературы. Список составляется по следующей схеме: автор (фамилия, инициалы), год, название статьи, название журнала, том (арабская цифра, подчеркнута), страницы (от — до). Для книг указывается город, издательство.

В конце статьи необходимо указать полностью имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адреса и телефоны. Рукописи следует отправлять по адресу:

Новосибирск, 99, Советская, 18, комн. 331.