

И-167/2

**ИЗВЕСТИЯ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР**

8

СЕРИЯ БИОЛОГО-МЕДИЦИНСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

НОВОСИБИРСК

1964

СОДЕРЖАНИЕ

В. П. Панфилов. Испарение влаги с поверхности каштановых почв Кулундинской степи	3
Т. А. Зимица, Т. Н. Крюкова, Н. Н. Чумаковский. Формовое разнообразие и аномалии некоторых местных популяций кукурузы на Сахалине	8
Б. Ф. Юдин. Ускоренное получение тетраплоидных гибридов у кукурузы	15
В. К. Шумный. Методика получения и отбора тетраплоидных форм кукурузы с применением колхицина	19
Г. В. Григоруца, В. В. Подзвой, Л. А. Леонова, Э. Ф. Кориаква. Некоторые особенности белкового обмена в отрубках колеоптилей кукурузы, обработанных β-индолилуксусной кислотой	24
А. И. Коровин, В. А. Воробьев. Влияние низкой температуры почвы в начале вегетации на рост бобовых растений и образование клубеньков на их корнях	29
Н. Н. Напиекова, К. С. Сергеева. Распространение грибов рода <i>Chaetomium</i> в различных почвах Западной Сибири	33
А. Г. Крылов. Классификация кедровых лесов Алтая	40
Д. Ф. Ефремов. Корневые системы лиственницы курильской на Камчатке	48
И. Н. Елагин. Длительность фенологических фаз у лиственницы на верхнем и нижнем пределах ее распространения в горах Камчатки	57
Н. П. Мишукова. Индивидуальная смолопродуктивность сосны в Среднеобском бору	61
С. П. Речан. Фрагменты реликтовых ледниковых лиственничников на Башелакском хребте	65
А. В. Лебедев. Роль леса в увеличении стока рек Сибири	72
Г. Н. Лебкова. Фитопатологическое состояние кедровников Западного Саяна	77
Н. Б. Христоробова, А. И. Коваленко. Об изменениях клеточных органелл на разных этапах интерфазы в клетках корешка лука	83
В. С. Дашкевич. Изучение влияния алиментарно-химического С-авитаминоза на содержание ДНК в клеточных ядрах в связи с возможностью воздействия его на рост злокачественных новообразований	89
Т. Г. Китаева. О связи ферментативной и антивирусной активностей рибонуклеазы	94
Г. Ф. Привалов. Морфологические изменения у сосны в результате обработки семян гамма-лучами и колхицином	98
С. П. Коваленко. Непрямое действие химических мутагенов как один из вероятных механизмов химического мутагенеза	103
Г. А. Стакан, А. А. Соскин, Ф. Я. Вовченко. К вопросу о наследуемости живого веса тонкорунных овец	109
В. И. Тихонов, И. М. Маслоков, Л. Н. Сорокина. Иммуногенетические методы определения происхождения в связи с исследованием избирательности оплодотворения и химеризма	117
С. С. Шульман, В. Е. Заика. Кокцидии рыб озера Байкал	126
Б. Ф. Бельшев. Распределение стрекоз по различным типам водоемов Верхнего Приобья и некоторые вопросы профилактики простогонимоза птиц	131

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Л. М. Гевель, И. А. Терсков, И. И. Гительзон. К вопросу о флюоресценции водоросли <i>Clorella</i>	140
О. К. Мирюта. Об избирательном оплодотворении у шпината	143
А. А. Колен, И. Е. Михайловская, Р. И. Салганик. Применение дезоксирибонуклеазы для лечения вирусных заболеваний глаз	145
Ю. Г. Целлариус. Влияние тиреоидина и 6-метилтиоурацила на развитие межклеточного вещества соединительной ткани при заживлении кожных ран	146

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Г. В. Крылов, Н. Д. Градобоев, Б. С. Юдин. Новая монография о природе Западной Сибири	150
И. Е. Кабинов. Книга о растительности Курильских островов	153

ХРОНИКА

К. Т. Юрлов. Третье Всесоюзное совещание по зоогеографии суши	155
---	-----

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

8

СЕРИЯ БИОЛОГО-МЕДИЦИНСКИХ НАУК
Вып. 2



РЕДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ ОТДЕЛ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

1964

В. П. ПАНФИЛОВ

ИСПАРЕНИЕ ВЛАГИ С ПОВЕРХНОСТИ КАШТАНОВЫХ ПОЧВ КУЛУНДИНСКОЙ СТЕПИ

Потеря воды путем испарения с поверхности почвы является важнейшим каналом расходования почвенной влаги [1—5]. Поэтому детальное знакомство с количественной стороной процесса испарения, установление закономерностей, которым оно следует, и разработка мероприятий, ослабляющих его интенсивность, имеют большое теоретическое и практическое значение.

Среди факторов, влияющих на величину испарения с поверхности почвы (метеорологические условия, физические, химические свойства почв, характер и состояние покрова) существенная роль отводится влажности почвы [6—8]. А. Ф. Лебедев [9], Б. А. Кин [7], С. И. Долгов [6] и др. установили, что с уменьшением количества воды в почве величина и скорость испарения падают. Это связывается с падением подвижности, а следовательно, и скорости подтока влаги к испаряющему слою почвы. Еще ранее В. Г. Ротмистров [10] на основании наблюдений над влажностью почвы пришел к выводу, что передвижение воды кверху происходит лишь в почвах, насыщенных водой, а в почвах, не насыщенных водой, — только путем испарения в почвенный воздух. Причем, по его наблюдениям, в течение 1,5—2 месяцев засухи поле с уплотненной поверхностью без растительности теряло воду в слое не более чем 30—40 см. Глубже уменьшения влажности не наблюдалось.

Особенности процесса испарения влаги из почв в условиях Кулундинской степи не изучены. Поэтому постановка подобных исследований на этой территории, являющейся объектом перспективного орошения, своевременна и необходима.

В настоящей статье рассматриваются некоторые результаты наблюдений над испарением с поверхности каштановой супесчаной почвы на участках с посевами сахарной свеклы. Исследования проводились в Кулундинской степи (колхоз «Маяк» Ключевского района Алтайского края) на опытном стационаре, организованном Биологическим институтом Сибирского отделения АН СССР.

В задачу исследований входило определение величины испарения почвой за сутки и за вегетационный период и получение динамики испарения в течение вегетационного периода.

Суточные расходы воды на испарение из почвы определялись по методу малых испарителей, разработанному ВНИИГИМ. Этот метод основан на следующем принципе: заключенная в цилиндр почва с ненарушенной структурой и после разобщения с основной массой почвы в течение некоторого времени продолжает испарять влагу примерно

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Акад. С. Л. Соболев (главный редактор), чл.-корр. Т. Ф. Горбачев (зам. главного редактора).
Канд. биол. наук В. Ф. Альтергот, д-р биол. наук В. Б. Енкен, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук Г. В. Крылов (отв. редактор серии), канд. биол. наук Р. И. Саганик, д-р биол. наук К. А. Соболевская, д-р биол. наук И. А. Терсков, д-р мед. наук Б. Б. Фукс.

Адрес редакции: г. Новосибирск, ул. Советская, 20, комн. 401.

так же, как она испаряла, будучи капиллярно сообщена с основной массой.

Зарядка испарителей — цилиндров из листового железа высотой 25 см и диаметром 10 см — производилась тогда, когда суточное испарение почвы было незначительным (обычно рано утром или поздно вечером). Заряжались испарители на площадке с ненарушенной поверхностью почвы путем постепенного вертикального погружения цилиндра в почву на полную его высоту. После зарядки цилиндр вынимался, закрывался снизу глухой крышкой и устанавливался в естественном травостое в специально приготовленные стационарные гнезда. Взвешивались испарители два раза: сразу после зарядки и по истечении суток, с точностью до 0,2 г на чашечных весах (до 2 кг). Срок службы почвенных срезов был принят равным одним-двум суткам. Повторность определений трехкратная. Для вычисления суточных величин испарения ($E_{сут}$, $м^3/га$) нужно изменение веса за сутки ($P_{сут}$, г) разделить на площадь испарения (F , $см^2$) и умножить результат на 100, т. е.

$$E_{сут} = \frac{P_{сут}}{F} 100,$$

а так как диаметр испарителя равен 10 см, то

$$E_{сут} = \frac{P_{сут}}{0,785} = м^3/га.$$

Метод определения испарения почвой при помощи малых испарителей дает вполне надежные и удовлетворительные результаты [1, 5].

На рис. 1, 2, показан ход испарения по декадам для сезона наблюдений 1956, 1957 гг. На этих же рисунках дан ход декадных величин осадков, а также изменение влажности почвы в слое 0—25 см, что позволяет установить зависимость между всеми полученными величинами.

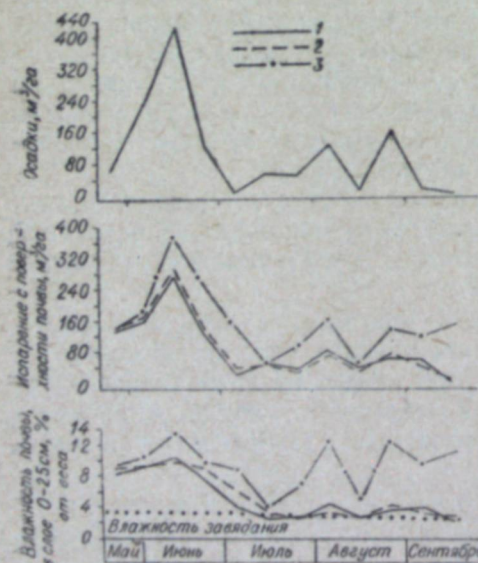


Рис. 1. Испарение с поверхности каштановой почвы под сахарной свеклой в 1956 г. на вариантах:

1 — контроль, 2 — осенняя влагозарядка, 3 — поддержание влажности в пределах 70% от полевой влагоемкости.

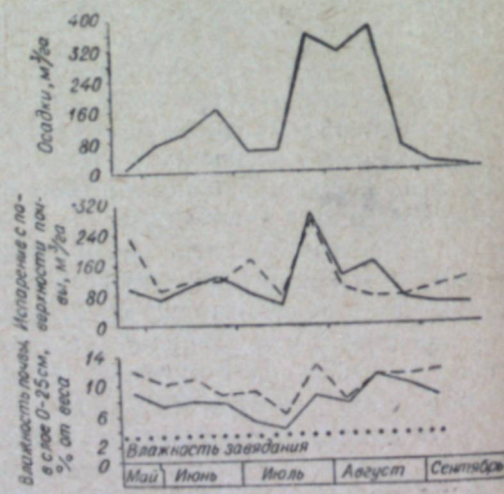


Рис. 2. Испарение с поверхности каштановой почвы под сахарной свеклой в 1957 г. на вариантах:

1 — контроль, 2 — поддержание влажности в пределах 70% от полевой влагоемкости.

Найти точные закономерные связи между испарением и влажностью почвы или каким-либо другим фактором в природе, безусловно, гораздо труднее, чем в лаборатории, где можно создать условия для выявления влияния на испарение одного какого-либо фактора, исключив все остальные. Однако просматривая представленные на рис. 1, 2 данные, нетрудно заметить, что испарение с поверхности неорошаемой почвы в течение вегетационного периода зависит в основном от степени влажности почвы. Влажность поверхностных горизонтов почвы, в свою очередь, зависит от количества атмосферных осадков. Поэтому кривые, отражающие ход испарения влаги почвой, почти аналогичны кривой выпадения осадков.

Величины среднедекадного испарения за период наблюдений резко колебались. С повышением влажности почвы в периоды выпадения атмосферных осадков интенсивность испарения сильно возрастала. По мере уменьшения влажности почвы испарение уменьшалось, доходя в отдельные периоды, при уже «мертвом запасе» влаги в почве, до 30—40 $м^3/га$ в декаду.

Важно отметить, что испарение почвой на неорошаемом варианте и варианте с осенней влагозарядкой (см. рис. 1) было практически одинаковым, хотя влажность почвы в слоях глубже 0—25 см на этих вариантах была различной.

Как видно из рис. 3, в течение всего периода наблюдений влажность почвы в слое 0—25 см на контроле и варианте с осенней влагозарядкой была практически одинаковой. Влажность почвы в слое 30—50 см и особенно в слое 50—100 см в первый период наблюдений на варианте с осенней влагозарядкой была значительно выше, чем на контроле. Причем в слое 0—25 см происходили заметные колебания влажности почвы, которые определялись в основном выпадающими осадками и их испарением. Влияние осадков на влажность почвы в слое 30—50 см было мало заметно, а в слое 50—100 см отсутствовало. Растения сахарной свеклы находились в этот период в фазе роста листьев, поэтому они не влияли на водный режим почвы в этих слоях.

Таким образом, даже при сильном иссушении верхнего слоя и резких колебаниях влажности в нем влажность почвы в слое 30—100 см в течение длительного времени (с 30 мая по 30 июня) почти не менялась, хотя содержание ее на варианте с влагозарядкой было достаточно высоким — в среднем 9%. От влажности почвы, равной 9%, до влажности завядания остается еще в среднем 7% доступной для растений влаги, которая, по-видимому, не обладает способностью сколько-нибудь быстро передвигаться к месту испарения за счет капиллярных сил.

В настоящее время как в лабораторных [11], так и в полевых условиях [12, 13] установлено, что глубокие горизонты почвы, содержащие капиллярную влагу, подают ее вверх, к месту испарения до тех пор, пока влажность не понизится до определенного предела, лежащего меж-

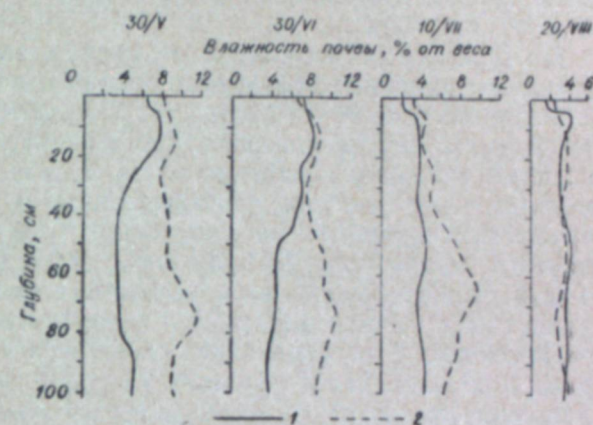


Рис. 3. Распределение влаги по профилю каштановой почвы под сахарной свеклой в 1956 г. на вариантах:

1 — контроль, 2 — осенняя влагозарядка.

ду влажностью завядания и полевой влагоемкостью. Влажность, при которой прекращается поднятие воды к месту испарения, М. М. Абрамова [11] назвала влажностью разрыва капиллярной связи. Эта практически важная в характеристике водных свойств почвы предельная величина для легких каштановых почв получена нами и в других опытах.

Как видно из рис. 1, на варианте с осенней влагозарядкой, как и на контроле, величина расхода влаги на испарение определялась количеством выпадающих атмосферных осадков. Так, в июне 1956 г., когда выпало $773 \text{ см}^3/\text{га}$, или 60% всех осадков за период наблюдений испарение влаги на контроле составило $569,8 \text{ м}^3/\text{га}$, или 51% от величины испарения за период наблюдений, а на варианте с осенней влагозарядкой $600 \text{ м}^3/\text{га}$, или 52%.

На орошаемых вариантах испарение влаги почвой определялось суммарным влиянием осадков и поливов. Из рис. 1, 2 видно, что влажность почвы в слое 0—25 см на этих вариантах благодаря поливам была обычно выше, чем на контроле. Это в основном и определяло более повышенную величину испарения влаги почвой с орошаемых вариантов. Однако следует отметить, что в отдельные периоды величина испарения с орошаемых вариантов не превышала и была даже меньше величины испарения на контроле. Это связано с защитной ролью хорошо развитого растительного покрова на орошаемых вариантах, уменьшающего проникновение солнечной радиации к поверхности почвы [4].

Наблюдения за изменением суточного испарения в межполивной период показали, что в условиях Кулунды почва в состоянии сильного увлажнения до самой поверхности может испарить в течение первых суток после полива при жаркой и сухой погоде до 60 м^3 воды с 1 га и более. По мере удаления от срока проведения полива величина суточного испарения постепенно уменьшается.

Значительные величины испарения почвой наблюдаются также после дождя. Например, 2 августа 1956 г. выпал дождь интенсивностью 12,9 мм. Почвенные испарители были взвешены сразу же после дождя и спустя 5 ч. Установлено, что на контроле в течение 5 ч испарилось 28 м^3 воды с 1 га, т. е. почти 22% выпавших осадков.

Таким образом, выпадающие летом атмосферные осадки не успевают просочиться глубоко и быстро расходуются путем испарения с поверхности почвы. По-видимому, летние дожди интенсивностью до 5 мм, составляющие в степной зоне значительную часть от суммы осадков, действительно малоэффективны [2, 14].

ВЫВОДЫ

В условиях Кулундинской степи большая часть доступной для растений влаги за вегетационный период расходуется на испарение с поверхности почвы. Причем это испарение тем сильнее, чем выше влажность почвы и чем доступнее ее поверхность для непосредственного воздействия солнечной радиации.

Расход влаги на испарение на неорошаемых каштановых супесчаных почвах определяется выпадающими атмосферными осадками и ограничивается в основном верхним 30-сантиметровым слоем почвы.

Величина расхода влаги на испарение на орошаемых каштановых почвах определяется суммарным влиянием осадков и поливов. Почва в состоянии сильного увлажнения в летнее время в течение первых суток после полива при жаркой и сухой погоде может испарить до 60 м^3 воды с 1 га и больше. По мере удаления от срока проведения полива и уменьшения влажности почвы величина испарения постепенно уменьшается.

В целях более рационального использования почвенной влаги необходимо проводить поливы с учетом состояния развития растений, их потребности в воде, сохраняя запас воды, накопленный в почве, проведением соответствующих агротехнических мероприятий, в частности, путем поддержания поверхности почвы в рыхлом состоянии.

Биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/IV, 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. С. В. Астапов, Е. В. Чаповская. Испарение с поверхности почвы.— Сб. «Орошение сельскохозяйственных культур в Центральной черноземной полосе РСФСР», вып. 2, М., Изд-во АН СССР, 1956.
2. М. З. Журавлев. Водный режим чернозема лесостепи Западной Сибири. Тр. Омского СХИ, т. 36, Омск, 1959.
3. Б. Н. Мичурин. Водный баланс поля яровой пшеницы в условиях орошаемого Заволжья.— Сб. трудов по агроном. физике, вып. 7, Сельхозгиз, 1954.
4. О. Д. Рожанская. Изучение процессов испарения на полях с влагозарядковыми поливами.— Сб. трудов по агроном. физике, вып. 7, Сельхозгиз, 1954.
5. Н. П. Русин. Испарение и тепловой баланс при суховеях.— В кн. «Суховеи, их происхождение и борьба с ними», Изд-во АН СССР, 1957.
6. С. И. Долгов. Исследования подвижности почвенной влаги и ее доступности для растений. Изд-во АН СССР, 1948.
7. Б. А. Кин. Физические свойства почвы. Л.— М., 1933.
8. О. С. Познышев. Зависимость испарения с поверхности почвы от степени ее увлажнения.— Метеорология и гидрология, 1940, № 11.
9. А. Ф. Лебедев. Почвенные и грунтовые воды. 1931.
10. В. Г. Ротмистров. Передвижение воды в почве Одесского опытного поля. Ж. опыты агрономии, 1904, т. 5.
11. М. М. Абрамова. Опыты по изучению передвижения капиллярно-подвешенной влаги при испарении.— Почвоведение, 1948, № 1.
12. А. Ф. Большаков. Водный режим почв комплексной степи Каспийской низменности.— В кн. «Материалы по изучению водного режима почв». Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, т. 32, М.— Л., 1950.
13. А. А. Роде. Водный режим почв богарной зоны Узб. ССР.— В кн. «Генезис и география почв». Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1947, т. 25.
14. А. М. Алпатьев. Метод сельскохозяйственной оценки осадков теплого периода года. Докл. ВАСХНИЛ, 1948, вып. 7.

Т. А. ЗИМИНА, Т. Н. КРЮКОВА, Н. Н. ЧУМАКОВСКИЙ

ФОРМОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И АНОМАЛИИ НЕКОТОРЫХ МЕСТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КУКУРУЗЫ НА САХАЛИНЕ

На полях совхозов Сахалина кукуруза все еще выращивается в крайне ограниченном объеме. Одной из причин ее слабого распространения является отсутствие сортов, достаточно приспособленных к своеобразным условиям Сахалина.

В связи с этим заслуживает внимания кукуруза, которую с давних времен выращивает местное население в южной, а особенно в юго-западной части острова. На полях опытных учреждений в благоприятные годы урожай зеленой массы кукурузы превышал 700 ц/га. За 10 лет (1933—1942 гг.) средний урожай зеленой массы составил 443 ц/га, а урожай вызревшего зерна — 10—44 ц/га.

Из овощных сортов наиболее распространенными были низкорослые сорта, отличающиеся высокой скороспелостью и устойчивой урожайностью (Ки-Васе, Желтая ранняя, Сиво-Васе, Белая ранняя), из кормовых — сорт *Gellou dent corn*. Большинство кормовых сортов были высокорослыми (высота стебля более 300 см), но и среди них встречались карликовые сорта, высота стебля которых не превышала 90 см [1, 2 и др.].

Семена на южный Сахалин завозили из Японии. В послевоенные годы огородники Углегорского, Анивского, Холмского и других районов юго-западной части острова выращивали кукурузу из местных семян. После 1945 г. переселенцы стали завозить семена кукурузы из различных областей Союза. Постепенно происходило переопыление и смешивание сортов. В результате искусственного целенаправленного отбора сейчас почти в каждом районе южной части острова имеется свой «сорт», экологический тип кукурузы.

В данной статье приводятся результаты наблюдений за местной популяцией кукурузы из Анивского района, проведенные на опытном поле СахКНИИ СО АН СССР. Коллекционные посевы этой кукурузы проводились с 1953 г. В 1961—1962 г. посевы местной сахалинской кукурузы на опытном поле СахКНИИ составляли 0,10 га, на биологической станции Сахалинского педагогического института — 0,02—0,05 га. Способ посева рядовой с междурядьями 70 см и расстоянием между растениями 15—20 см. Посев производили во второй половине мая. В период вегетации поддерживали междурядья в рыхлом и чистом от сорняков состоянии. Полное минеральное удобрение вносили в фазу 3—6 листьев.

Учет урожая производили со всей площади. Выборочно учитывали урожай и его структуру с отдельных растений, различающихся продуктивностью и другими признаками. В этом случае брали по каждой группе 10—20 растений и более. Формовое разнообразие кукурузы и аномалии

малии в репродуктивных органах отмечали в конце вегетации. Для описания использовали наиболее типичные формы.

Из 32 сортов иностранной и отечественной селекции* в коллекции СахКНИИ сахалинская популяция показала себя самой скороспелой. По этому признаку несколько приближаются к ней только сорта Московская скороспелая, Омская популяция, Белоярое пшено.

При посеве в третьей декаде мая всходы у сахалинской кукурузы появляются на 14—17-й день. Выметывание метелки наступает в третьей декаде июля, цветение — в первой декаде августа, полное созревание початков — в середине — конце сентября в зависимости от погодных условий года. Урожай зеленой массы с початками в фазе молочно-восковой и восковой спелости в среднем за три года на опытном поле СахКНИИ составил 180 ц, а зерна 38 ц в пересчете на гектар. Доля початков в общем биологическом урожае у сахалинской кукурузы исключительно высока. В сырой массе урожая початки составляют в среднем 25%, листья — 30, стебли — 45%. В результате этот сорт дает с единицы площади значительно больше кормовых единиц, чем другие привозные сорта. На биостанции пединститута в 1961 г. к концу августа одна из форм местной кукурузы из Южно-Сахалинского района дала урожай с початками в фазе молочно-восковой спелости 360 ц/га, что составляет 8280 кормовых единиц. Сорт Северная докота к этому времени был в фазе формирования початков. Урожай зеленой массы у него составил 240 ц/га, или 2640 кормовых единиц. Через месяц урожай зеленой массы у сорта Северная докота достиг 520 ц/га (в фазе начала молочной спелости). По общей урожайности привозной сорт превзошел местную кукурузу, а по качеству его, т. е. по количеству кормовых единиц, так и не достиг.

Исходя из наших данных и опыта хозяйств, занимающихся выращиванием местной сахалинской кукурузы, следует считать недостаточно обоснованными выводы некоторых авторов о невозможности выращивания кукурузы на Сахалине для получения зерна и силоса в молочно-восковой спелости початков ([3] и др.).

Изучаемые популяции сахалинской кукурузы довольно резко различаются между собой по мощности развития растений и скороспелости. В общей массе наиболее высокорослой и более позднеспелой является кукуруза из Южно-Сахалинского района (пос. Листвиничное), второе место занимает кукуруза из Невельского района (Горнозаводск), третье — из Анивского (пос. Анива). Исключительно низкорослые, слабо развитые и скороспелые растения имеет кукуруза из Углегорского района (пос. Краснополье).

Мы не будем останавливаться на сравнительной оценке этих популяций кукурузы. Рассмотрим более подробно одну популяцию, собранную в Анивском районе. На рис. 1 показан общий вид сахалинской кукурузы в поле в конце вегетации.

В пределах этой популяции отмечено большое формовое разнообразие растений по внешним морфологическим признакам и биологическим свойствам. Растения различаются по высоте стебля, по количеству пасынков и месту заложения початков. Одни растения имеют высоту 120 см, высота других не превышает и 30 см. Одни растения имеют один пасынок, другие — шесть. У некоторых початки выходят прямо из земли,

* Воронежская 76, Московская скороспелая, Омская популяция, Белоярое пшено, Буковинская 2, Белая зубовидная, Горец ранний, Безенчугская 41, Годинская, Зубовидная желтая (Чехословакия), Гибрид Одесская 23, Одесская 10, Северная Докота, Спасовская, Стерлинг, Кремнистая желтая (Румыния), Лимская, Крымская, Вир 42, Гибрид 3, Буковинская 3, Днепропетровская, Московская 5 и др.

у других они располагаются на высоте до 70 см. Как правило, растение имеет 3—4 пасынка, несущие початки, которые к концу вегетации превращаются в самостоятельные растения со всей корневой системой. На главном стебле развивается 4—8 листьев, всего на растении бывает от 9 до 21 листа.

Растения различаются не только по габитусу, но и по окраске метелок, стеблей; можно встретить растения с интенсивно антоциановой светло- и темно-зеленой окраской стеблей, листьев и метелок.



Рис. 2. Нормально развитые початки кукурузы (опытное поле СахКНИИ).

Рис. 1. Общий вид участка сахалинской кукурузы (из Южно-Сахалинского района) на Биологической станции Сахалинского педагогического института, 1962 г.

Нормально развитые початки сахалинской кукурузы представлены на рис. 2. Наиболее постоянным признаком у початков сахалинской кукурузы является число рядов зерен, как правило, оно равно 8. В каждом ряду располагается от 17 до 30 зерен. Стержень у початка белый, тонкий, выход зерна высокий. Вес початка в воздушно-сухом состоянии 35—70 г. Листья обертки початка хорошо развиты и зачастую достигают размера нормально развитых листьев. Обертка подсыхает спустя 6—8 дней после полного созревания зерна. По форме и по роговидному слою семян сахалинская кукуруза ближе всего подходит к кремнистым сортам.

Довольно резкие различия между растениями отмечены по химическому составу зерна (табл. 1). Содержание белка колеблется от 10,5 до 13,6%, крахмала — от 39,5 до 57,7%, клетчатки — от 3,5 до 4,25%. Зерна различаются также по содержанию сахаров и аскорбиновой кислоты.

В початке среднего размера имеется 200—300 зерен. Размер и абсолютный вес зерна зависят от положения его на початке. Разница по

Таблица 1

Химический состав зерна кукурузы в %
(расчет на абсолютно-сухое вещество, Сахалинская популяция, урожай 1961 г.)

Окраска початка	Белок	Крахмал	Клетчатка	Сахара		Сумма сахаров	Витамин С, мг %
				моносахара	дисахара		
Светло-желтая	10,5	39,5	3,5	0,20	3,078	3,278	4,176
Светло-коричневая	13,6	51,6	4,25	0,436	2,607	3,043	4,176
Матово-желтая	11,3	51,7	3,75	0,272	3,095	3,342	3,712
Желтая	11,6	46,54	3,75	0,302	3,266	3,568	3,712

Примечание. Белок определяли методом Кьельдаля; крахмал, клетчатку, сахар — по Ермакову; витамин С — окислительно-восстановительным методом Тильманса.

абсолютному весу между семенами, расположенными сверху и внизу початка, составляет 55 г.

Несмотря на большое разнообразие по форме, окраске, урожайности и другим признакам, местная кукуруза отличается сравнительной скороспелостью. От всходов до полной спелости зерна проходит 90—100 дней, а до молочно-восковой спелости — 60—80 дней.

Растения внутри одного экотипа различаются довольно резко по урожайности. Среди большого разнообразия биотипов местной кукурузы заслуживают внимания растения урожайные, имеющие 3—4 и более нормально развитых початка с высоким расположением их. Над созданием карликовых многопочатковых сортов работают в настоящее время отечественные и зарубежные селекционеры. Такие сорта имеют преимущество перед однопочатковыми, высокорослыми сортами, так как позволяют производить механизированную уборку, более устойчивы к полеганию, легче переносят затенение при загущении, мелкие початки их быстрее подсыхают после уборки.

Такие многопочатковые урожайные низкорослые растения имеются в готовом виде среди популяций сахалинской кукурузы. Отбор и размножение их, а также применение скрещиваний для обогащения наследственности и усиления хозяйственно-ценных признаков — одна из первоочередных задач в деле внедрения кукурузы в совхозное производство на Сахалине.

Первые попытки улучшения местной сахалинской кукурузы, собранной в Невельском и Южно-Сахалинском районах, были сделаны на биостанции пединститута (Н. Н. Чумаковский). Улучшенные формы Сахалинская 2, Сахалинская белая и гибриды от скрещивания Чарторийской кукурузы с Сахалинской 2 значительно превосходят исходные формы и сорта по урожайности, качеству зерна и не уступают местной сахалинской по скороспелости.

В отдельные годы у сахалинской кукурузы резко выражены аномалии и отклонения в морфогенезе растений. Прежде всего бросается в глаза наличие обоеполых соцветий. Особенно усиленная феминизация у сахалинской кукурузы наблюдалась в 1961 г. Почти у каждого из 5000 растений, произрастающих на опытном поле, встречались нормально развитые зерновки в метелках. Степень их образования была различной — от единичных зерновок до типично ветвистого початка, у которого лишь на самой верхушке сохранилось несколько мужских цветков. У одних растений ветвистые початки в метелке появляются наряду с хорошо сформированными початками, у других нормально развитых початков нет, а имеются только ветвистые початки вместо метелок. В 1962 г., а особенно в 1961 г., у сахалинской кукурузы довольно часто

отмечалось ветвление початков. Ярво выраженными аномалиями сахалинской кукурузы являются также череззерница, беспорядочное и винтообразное расположение зерен, явление протерогинии вместо обычной протерандрии. К числу ненормальностей физиологического характера следует отнести прорастание зерен прямо в початках до уборки. Это явление было отмечено Н. Н. Чумаковским (Сахалинский педагогический институт) в 1961 г. на нескольких растениях местной сахалинской кукурузы. Аналогичное явление с отсутствием периода покоя у зерновок кукурузы отмечал М. Н. Хаджинов [4]. Следует отметить, что на следующий год при посеве семян с уродливых растений и початков усиления этого явления у сахалинской кукурузы не было отмечено.

Отклонения в морфогенезе кукурузы довольно широко освещены в литературе ([5—7] и др.). Случай обоеполюх соцветий у кукурузы отмечались в Америке, Западной Европе. В Союзе отмечены в отдельных районах Украины, Молдавии, Армении, Западной Сибири, в Московской и Иркутской областях.

Отклонения в морфогенезе (явление тератологии) отмечены не только у кукурузы, но и у других видов культурных и дикорастущих растений.

Многие авторы ([8, 9] и др.) считают уродства (тератизмы) проявлением атавизма или скрытых, нереализующихся при нормальном развитии свойств растений, или результатом воздействия на растение внешних условий ([5, 10—13] и др.).

Усиление женской сексуализации у кукурузы объясняется по-разному. Одни считают, что это явление усиливается при недостаточном питании, серном голодании [14], другие объясняют это длительным самоопылением [15] или связывают с фотопериодом ([16] и др.). Появление женских цветков в метелке было получено в опытах по предпосевной обработке семян этиленовой водой. А. Г. Минасян, А. Х. Хлгатын [17] отмечали появление женских цветков в метелках при поздних посевах кукурузы в сухих условиях Еревана.

К. Н. Данович [6], обобщая литературные данные и собственные наблюдения за аномальным развитием кукурузы в условиях Иркутской области, утверждает, что феминизация соцветия или цветка всегда связана с ускоренным темпом развития растения. Последнее может быть вызвано различными причинами, но обязательно связано со старением тканей, а это, в свою очередь, с женской сексуализацией. Появление женских цветков в метелке указывает на наличие условий, благоприятных для ускоренного развития кукурузного растения.

Ветвление початка происходит при других условиях, когда в период их формирования складываются неблагоприятные условия, тормозящие развитие. Растения, у которых встречается ветвистый початок, как правило, позднеспелые [11, 16].

Аномалии у кукурузы проявляются на Сахалине в различные годы по-разному. В 1961 г. отклонения в развитии соцветий кукурузы носили массовый характер. В 1962 г. они отмечались как единичные случаи. Эти два года довольно резко отличались по сочетанию погодных факторов. В табл. 2 представлены некоторые показатели погодных условий по межфазным периодам развития кукурузы за 1961 и 1962 гг.

В 1961 г. вегетационный период у кукурузы был на 16 дней короче, чем в 1962 г. Сокращение периода вегетации произошло за счет фаз всходы — цветение и цветение — полная спелость. 1962 г. отличался более прохладной погодой. В фазу всходы — цветение среднесуточная температура была ниже на 3°, сумма эффективных температур свыше 8° — на 100°, сумма эффективных температур свыше 15° — на 60°, темпе-

Таблица 2

Сочетание погодных факторов по межфазным периодам развития кукурузы (сахалинская популяция)

Годы	Продолжительность периода, дни, дата наступления	в положительных температур	Среднесуточная темп. воздуха	в актив. темп. $^{\circ}$ А	Эффективн. темп.		Темп. почвм на глубине, см		Осадки, мм	Относительная влажность воздуха	Число часов солнечного сияния
					>8°	>15°	10	20			
<i>Посев — всходы</i>											
1961	17 (26/V—12/VI)	170,0	10,0	140,3	50,3	8,1	10,6	9,9	47,6	77	99,3
1962	17 (26/V—12/VI)	178,6	10,5	147,1	51,1	0,6	11,2	10,4	50,5	83	114,7
<i>Всходы — цветение</i>											
1961	46 (12/VI—28/VIII)	756,6	16,7	765,6	397,6	95,5	17,9	16,6	79,4	87	284,5
1962	54 (12/VI—5/VIII)	735,2	13,6	690,5	298,5	37,7	15,1	14,4	130,2	85	311,4
<i>Цветение — полная спелость</i>											
1961	49 (28/VII—15/IX)	833,9	17,1	833,9	361,9	99,0	17,9	17,3	101,4	87	236,7
1962	57 (5/VIII—1/X)	773,3	13,6	773,3	317,3	28,7	15,3	14,4	149,7	88	252,3

ратура почвы на глубине 10 см — на 2° ниже, чем в 1961 г. Осадков же в этот период в 1962 г. выпало на 50 мм больше, чем в 1961 г. Число часов солнечного сияния в 1962 г. было больше, чем в 1961 г. (на 59 ч).

Таким образом, основное различие по погодным факторам между этими двумя годами сводится к различиям в тепловых условиях. 1961 г. был более теплым, кукуруза вызрела в поле в конце августа — первых числах сентября, а в более прохладный 1962 г. — только к концу сентября.

На приспособленность местной сахалинской кукурузы к тепловым условиям указывает ее приземистость. У большинства растений початки располагаются низко, в более теплом приземном слое воздуха. Явление снижения заложения початка отмечено и у некоторых привозных сортов, растения которых выращены из семян, репродуцируемых на Сахалине.

Почвенно-климатические условия и сочетания погодных факторов на Сахалине в период вегетации растения весьма своеобразны и оказывают сильное влияние на ход биологических процессов кукурузы. Э. И. Колбасина [18], применяя морфофизиологический метод исследования при изучении коллекций кукурузы из 167 образцов (сорта и гибриды), отмечает существенные изменения в стадийном развитии их на Сахалине по сравнению с европейской частью СССР.

Выводы

В южной части Сахалина экологические типы кукурузы сложились в результате длительного отбора и воспитания растений из сортов различного происхождения. Сахалинская кукуруза приспособлена к местным условиям, исключительно скороспела в своей массе и ежегодно дает вызревшие початки. Урожай зеленой массы с початками в фазе молочно-восковой спелости может достигать 150—200 ц/га, а урожай вызревшего зерна — 35—50 ц/га. Сахалинская кукуруза в ее настоящем виде заслуживает внедрения в производство.

Растения кукурузы в пределах одной популяции (экотипа) различаются по темпу роста, ритму развития, продуктивности и другим морфологическим и хозяйственно-ценным признакам. Формовое разнообразие местной сахалинской кукурузы делает ее ценной для селекции более продуктивных сортов, особенно низкорослых многопочатковых, для районов с коротким вегетационным периодом.

Погодные условия в южной части Сахалина весьма своеобразны и не всегда благоприятны для нормального роста и развития кукурузы. На это указывают тератизмы (уродства) у местной сахалинской популяции, выражающиеся в феминизации метелок, ветвлении початков, протерогинии и др. Сексуализация початков, а также образование початков вместо метелок указывают на то, что в отдельные годы в южной части Сахалина складываются условия, благоприятные для высокого темпа развития кукурузы.

Дальнейшее изучение биологических особенностей экотипов сахалинской кукурузы и их географического распространения имеет исключительно важное значение для возделывания и селекции кукурузы на Сахалине.

Сахалинский комплексный
научно-исследовательский институт
Сибирского отделения АН СССР,
Сахалинский педагогический институт

Поступила в редакцию
13/VI 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Синдо Седзо, Ватанабе Ясудзи. Булл. центр. опытной станции при губернаторстве южного Сахалина, серия Д, № 12, Конума (на японск. языке), 1939.
2. М. Дрейк и др. Опыты по возделыванию кукурузы на острове Хоккайдо (Япония).— Сельское хоз. за рубежом, 1962, № 8.
3. В. В. Калмычкова. Климатически возможные районы возделывания кукурузы на Дальнем Востоке.— Тр. Дальневосточного и-и. гидрометеорологич. ин-та, вып. 5, М., 1959.
4. М. И. Хаджинов. Селекция кукурузы.— Сб. «Теоретические основы селекции растений», т. 2. М.—Л., 1935.
5. Г. Х. Молотковский. К вопросу о переделке природы кукурузы.— Сов. ботаника, 1940, № 5—6.
6. К. Н. Данович. Аномалии у кукурузы и связь некоторых из них с темпом развития растений.— Тр. Вост.-Сиб. фил., серия биол., 1960, вып. 20.
7. П. Уззериукс. Строение и развитие репродуктивных органов. Кукуруза и ее улучшение. М., ИЛ, 1957.
8. В. Л. Комаров. Учение о виде у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1944.
9. А. Л. Тахтаджян. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд. ЛГУ. Л., 1954.
10. Т. А. Леванова. Морфогенез мужского и женского соцветия кукурузы.— Общая биология, 1955, т. XVI, № 6.
11. Н. П. Кренке. Соматические показатели и факторы формообразования. Фенологическая изменчивость, т. I. М.—Л., 1933—1935.
12. Г. Д. Лысенко. Переделка природы растений. М., 1937.
13. Ф. Ф. Сидоров. Биологические особенности кукурузы. Л., 1957.
14. Д. П. Михайлов. Морфологические особенности и некоторые приемы сохранения вегетационного периода у кукурузы.— Тр. Новосиб. с.-х. ин-та, 1956, т. 10.
15. Е. Г. Минина. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Изд-во АН СССР, 1952.
16. Н. Н. Кулешов. Обзор работ по кукурузе кафедры растениеводства за 1945—1954 гг.— Зап. Харьк. с.-х. ин-та, т. X, Харьков, 1955.
17. А. Г. Минасян, А. Х. Хлгатьян. Об изменчивости и формообразовании кукурузы.— Изв. АН Арм. ССР, 1955, т. 8, № 7.
18. Э. И. Колбасина. К биологии кукурузы на Сахалине (морфофизиологический метод исследования). Тр. СахКНИИ, 1960, вып. 9.

Б. Ф. ЮДИН

УСКОРЕННОЕ ПОЛУЧЕНИЕ ТЕТРАПЛОИДНЫХ ГИБРИДОВ У КУКУРУЗЫ

Тетраплоидная кукуруза, полученная впервые около 30 лет назад в Корнеллском университете Л. Рандольфом [1], долгое время не привлекала к себе серьезного внимания и не получила заметного распространения. Это было обусловлено как трудностью ее получения из диплоидной кукурузы, так и пониженной урожайностью, связанной со слабой озерненностью початков. Последнее свойство, как известно, является особенностью не только кукурузы, а почти всех заново создаваемых «сырых» автотетраплоидов, не подвергавшихся длительному отбору [2].

Однако в последние годы у тетраплоидной кукурузы обнаружены и положительные свойства. Главное из этих свойств — устойчивое сохранение гетерозиса в ряде последующих после скрещивания поколений, что выгодно отличает тетраплоидные гибриды от обычных диплоидных [3].

Известно несколько способов получения тетраплоидов у кукурузы. Первый из них, заключающийся в нагревании оплодотворенных завязей до сублетальной температуры и последующем быстром охлаждении, был осуществлен Рандольфом. Из-за технической сложности этот способ в дальнейшем не получил заметного применения. Относительно неэффективным было признано также применение на кукурузе колхицина [4, 5]. Значительно большую известность в последние годы получило использование в этих целях гена «*elongate*» (*el*). Этот ген, выделенный Родсом [6], при введении его в генотип кукурузы, в гомозиготном состоянии вызывает выпадение редукции хромосом у части яйцеклеток, вследствие чего к моменту оплодотворения такие яйцеклетки сохраняют двойное (диплоидное) число хромосом. Использование этого гена, предложенное Александром [5], представляет систему скрещиваний, имеющих целью вначале ввести *el* в генотип исходной диплоидной линии (сорта), а затем, после ряда повторных скрещиваний исходной линии с полученной гетерозиготой, самоопылением потомков таких скрещиваний выделить растения, гомозиготные по гену *el*. Окончательное выявление растений с нередуцированными яйцеклетками из популяции, по Александру, производится путем переопыления ее с уже известным тетраплоидным сортом. При этом завязываются зерна двух типов, легко различимые — крупные округлые с тетраплоидными зародышами и шуплые (абортивные) с триплоидными зародышами. Таким путем создается синтетическая гибридная популяция тетраплоидной кукурузы, дальнейшая селекционная работа с которой проводится как с обычной диплоидной кукурузой [3].

Наряду с надежностью, нетрудно заметить и недостатки, которые имеет применение «элонгатного» метода получения тетраплоидов:

1. Значительная сложность и длительность программы, требующей для своего осуществления несколько лет.

2. Необходимость и неизбежность введения в генотип изменяемой линии (сорта) признаков других двух форм: формы, несущей ген *el*, и готового тетраплоида. В отдельных случаях это может оказаться нежелательным и потребует дополнительной работы по «избавлению» от нежелательных признаков.

3. Наличие в полученной тетраплоидной популяции гена *el*, что имеет уже отрицательное значение, так как при переходе этого гена в гомозиготное состояние (при самоопылениях и скрещиваниях) будут выщепляться abortивные семена гексаплоидов [6].

Анализ причин слабой эффективности колхициновых обработок показывает, что недостаточная результативность этой работы с кукурузой объясняется не какой-то специфической биологической реакцией кукурузного растения на колхицин, а скорее обусловлена общей морфологией и некоторыми особенностями растений кукурузы. Главную роль здесь играют: 1) удаленность мужских и женских соцветий друг от друга; 2) протерандрический характер (разновременность) цветения мужских и женских соцветий; нами замечено, что колхициновая обработка в отдельных случаях, особенно в тепличных условиях выращивания, увеличивала этот разрыв; 3) замедленность прорастания и неспособность диплоидной пыльцы кукурузы успешно конкурировать с обычной гаплоидной [7].

Учитывая все эти особенности кукурузного растения, а также то, что при обработке колхицином зрелых семян или проростков изменению (полиплоидизации) подвергается, как правило, не все растение, а лишь отдельные участки тканей (секторы), можно уже заранее предполагать крайне малую вероятность попадания и прорастания диплоидной пыльцы на рыльца соответствующего сектора початка.

Действительно, из опытов Сасса и Грина [8], например, видно, что при обработке молодых сеянцев кукурузы раствором колхицина из 200 обработанных растений 36 оказались измененными и дали при просмотре необычно крупную и, очевидно, диплоидную пыльцу, но только три потомка, выращенные из семян от этих 36 растений, оказались тетраплоидами.

Задача намного упрощается, если к работе привлечь уже готовый тетраплоидный сорт, который, очевидно, можно использовать для переопыления с получающимися после обработки колхицином диплоидо-тетраплоидными химерными растениями. Это и легло в основу нашей работы по ускоренному получению тетраплоидных гибридов кукурузы в 1963 г. Схема работы включала следующее:

1. Обработку проростков и молодых растений кукурузы растворами колхицина концентрации 0,1—0,2%. Применялись разные варианты обработок, но все они имели одну цель — доставить раствор к растущим частям стебля и избежать при этом попадания колхицина на корни.

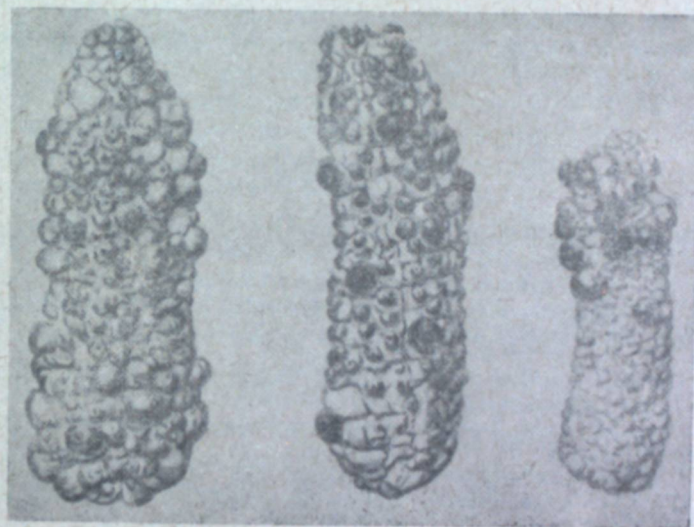
2. Отбор на ранних этапах развития и выделение измененных растений, отличающихся более грубыми листьями и замедленным ростом.

3. Переопыление выделенных растений с уже известным тетраплоидным сортом.

Как и при «элонгатном» методе, в этом случае на початках формируются зерна двух типов: толстые округлые с тетраплоидными и шуплые abortивные с триплоидными зародышами. Задача еще более упрощается, если в качестве материнских брать растения готового тетраплоидного

сорта, а в качестве отцовских — полученные в результате обработки химерные растения, выделяющие тот или иной процент диплоидной пыльцы. Для этого необходимо в период цветения просматривать под микроскопом при небольшом увеличении пыльцу цветущих растений. Средние размеры пыльцы: у диплоидов — $96 \pm 0,68$ мк, у тетраплоидов — $127 \pm 1,87$ мк [8].

Применением указанного способа в 1963 г. нам удалось в течение одной вегетации перевести в тетраплоидное состояние все намеченные для этой цели диплоидные линии и формы кукурузы. В качестве готового тетраплоидного сорта была использована гибридная популяция, семена которой были предоставлены нам лабораторией гетерозиса Института цитологии и генетики СО АН СССР. Скрещивания производились под изоляторами. При этом, если готовый тетраплоид брался в качестве материнского растения, то гибридные тетраплоидные зерна завязывались равномерно по всему початку. В том же случае, если в качестве материнских использовались химерные растения изменяемой формы, то завязавшиеся крупные семена были локализованы преимущественно в определенном секторе початка (см. рисунок).



Початки кукурузы, полученные от переопыления готовой тетраплоидной формы с химерными диплоидо-тетраплоидными растениями.

Слева направо: 1 — тетраплоид × ВИР-43; 2 — тетраплоид × Безлигульный тестер Чейза; 3 — Безлигульный тестер Чейза × тетраплоид.

В отдельных комбинациях скрещиваний гибридная природа полученных зерновок проверялась с помощью генетических маркерных признаков. Так, у гибридов между готовым тетраплоидом и линией ВИР-43 на завязавшихся зернах, как это и ожидалось, четко выделялись окрашенные плюмулы зародышей — доминантный признак, свойственный линии ВИР-43. Интенсивно голубая антоциановая окраска семян, связанная с окраской алейрона, была отмечена у всех гибридных семян в реципрокных скрещиваниях, где участвовал Безлигульный тестер Чейза.

Цитологическая проверка осуществлялась с помощью временных и постоянных препаратов. Для изготовления временных препаратов семена проращивались и корешки фиксировались смесью Карнуа. Окраска

производилась ацетокармином. Для постоянных препаратов применялись фиксация по Навашину и окраска генциан-виолетом. Во всех случаях ядра клеток из корешков, полученных от крупных выполненных семян, содержали по 40 хромосом, что подтвердило их тетраплоидную природу.

Щуплые сморщенные семена, в отличие от крупных, имели низкую всхожесть. Полученные из них проростки и растения оказались триплоидами: в ядрах клеток у них насчитывалось по 30 хромосом.

Таким образом, использование получаемых в результате обработки кукурузы колхицином химерных диплоидо-тетраплоидных растений вполне возможно. Это упрощает и сокращает объем работы по получению тетраплоидных гибридов.

Указанный способ, вероятно, может найти применение при ускоренной предварительной оценке комбинационной способности гибридов какой-либо тетраплоидной линии или сорта с линиями или формами, которые к моменту скрещивания должны быть переведены в тетраплоидное состояние. Но при необходимости здесь так же, как и при «элонгатном» способе могут осуществляться различные схемы беккроссов, насыщающих скрещиваний, самоопыления и т. д.

Биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21/1 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. L. Randolph. Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize. Proc. Nat. Acad., 1932, 18.
2. Л. П. Бреславец. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963.
3. D. E. Dahlstrom. Tools For Better Corn Hybrids. Crops and Soils, 1962, 14, 9.
4. М. М. Родс. Цитогенетика кукурузы. Из кн. «Кукуруза и ее улучшение». ИЛ, 1957.
5. D. E. Alexander. The Genetic Induction of Autotetraploidy: A Proposal for its Use in Corn Breeding. Agronomy J., 1957, 49, 1.
6. M. M. Rhoades. Genic control of chromosomal behavior. Maize Gen. Coop. News. Let., 1956, 30. (Цитировано по [5]).
7. L. Randolph. Cytogenetics of tetraploid maize. J. Agric. Res., 1935, 50, 7.
8. J. Sass and J. Green. Cytology of the reaction of maize seedlings to colchicine. Bot. Gaz. 1945, 106.

В. К. ШУМНЫЙ

МЕТОДИКА ПОЛУЧЕНИЯ И ОТБОРА ТЕТРАПЛОИДНЫХ ФОРМ КУКУРУЗЫ С ПРИМЕНЕНИЕМ КОЛХИЦИНА

В настоящее время явление полиплоидии широко изучается во многих странах. Роль этого явления на растениях впервые отметил русский ботаник И. И. Герасимов. В конце XIX в., воздействуя на нитчатую водоросль спирогиры низкими температурами, он получил двухъядерные клетки и отметил, что они крупнее, чем обычные, и процессы жизнедеятельности в них протекают интенсивней. Этим была доказана важность ядра в жизнедеятельности клетки и намечены пути экспериментального обогащения клетки ядерным веществом.

Исследователями показана существенная роль полиплоидии в эволюции растительного мира, найдено и экспериментально получено много полиплоидных форм у растений, некоторые из них имеют ценные хозяйственные признаки.

Следует отметить, что полиплоидия не дает сразу готовых и ценных в хозяйственном отношении форм. Она дает лишь исходный материал, над которым исследователю предстоит работать. Но, несмотря на некоторые трудности, полиплоидия открывает новые возможности в селекции, помогает решать сложные проблемы (например, преодоление бесплодия у отдаленных гибридов). Поэтому работы по полиплоидии у растений представляют теоретический и практический интерес. С нашей точки зрения, перспективна экспериментальная полиплоидия у перекрестно-опыляющихся растений. В Институте цитологии и генетики СО АН СССР проводятся исследования тетраплоидов гибридов кукурузы. В настоящее время получены и размножены до четвертого поколения тетраплоиды нескольких гибридных комбинаций. На них изучается действие полиплоидии на высокогетерозиготном материале с целью отбора перспективных тетраплоидных форм кукурузы.

Впервые тетраплоиды кукурузы были получены американским исследователем Рандольфом [1, 2] путем применения методики температурных шоков. В основу этой методики было положено воздействие температурами 40—45° на первое деление зиготы. Опылялся початок и примерно через 28 ч (время устанавливалось в каждом случае отдельно) он подвергался воздействию высокими температурами с помощью специально сконструированного прибора.

Настоящую революцию в полиплоидии произвели работы Блэксли и Эвери [3], открывших в 1937 г., что под влиянием раствора алкалоида колхицина часто возникают полиплоидные ткани.

Но долгое время для кукурузы колхицин считался малоэффективным. В настоящее время появились работы, которые подтверждают возможность получения полиплоидных форм кукурузы путем колхици-

нирования. Так, в 1957 г. Райхати [4] сообщил, что он получил полиплоидный ряд у кукурузы путем впрыскивания раствора колхицина в колленце междоузлия растений в фазе 2—3 листьев.

В Институте цитологии и генетики поиски в этом направлении были начаты с 1959 г. и в 1960 г. получены первые тетраплоиды кукурузы.

Для выяснения эффективности воздействия его раствора и проверены различные способы обработки. В результате предварительной работы установлено, что наиболее эффективна для кукурузы концентрация колхицина 0,2%, однако установленная концентрация не может быть стандартной для всех случаев. Нужно всегда учитывать условия, в которых проводится колхицинирование, и прием, который используется для этой цели.

Отмечено [5], что существенную роль при колхицинировании играют такие факторы, как температура, время суток и др. Слишком низкая и слишком высокая температуры неблагоприятно сказываются на получении тетраплоидных форм. При высокой температуре повреждаются ядра. Нормальной считается температура 15—20° [6]. У многих видов растений частота митозов меняется в течение суток. Для кукурузы, по нашим наблюдениям, максимум частоты митозов приходится на утренние часы, поэтому проводить колхицинирование кукурузы лучше всего в это время.

При работе с колхицином нужно соблюдать необходимые меры предосторожности, так как известно, что он является ядовитым алкалоидом [7]. Обычно делается однопроцентный маточный раствор, который хранится в темном шкафу. В дальнейшем его разбавляют в необходимых концентрациях.

Попытки колхицинировать проросшие и наклюнувшиеся зерна кукурузы погружением их в раствор колхицина не дали положительных результатов. На кончиках корешков у проколхицинированных проросших зерен образуются булавовидные вздутия, что, как правило, ведет к гибели наиболее интересных растений. Это привело к выводу, что колхицинированию у кукурузы могут подвергаться только проростки. Нами был разработан и опробован ряд приемов колхицинирования. Наиболее эффективные из них мы и предлагаем в этой статье.

1. Зерна проращиваются в чашках Петри на ватной подстилке, и проростки, достигшие 2—3 см, погружаются через металлическую сетку в 0,2%-ный раствор колхицина корешками вверх. Корешки при этом остаются вне раствора колхицина и покрываются влажной фильтровальной бумагой или ватой. Время колхицинирования — 18—24 ч. Обработанные проростки высаживаются затем в ящики с землей и некоторое время подращиваются.

2. Зерна проращиваются в ящиках или бумажных горшочках, набитых землей. Колхицинированию подвергаются проростки, достигшие 2—3 см. В этом случае применяются следующие приемы: а) верхушки проростков образуются примерно на 0,7—0,8 см; препаративной иглой из обрезанной верхушки удаляется часть листочков и в образовавшуюся трубку вставляется ватный тампон, смоченный 0,2%-ным раствором колхицина; время колхицинирования — 24 ч; тампон смачивается раствором колхицина 2—3 раза в сутки; б) в образовавшуюся трубку колхицин 0,2%-ной концентрации вносится каплями; в) у проростков, достигших 3—4 см, выше точки роста протягивается при помощи иголки ватный тампончик, который также смачивается раствором колхицина на протяжении суток 2—3 раза.

Раствор колхицина можно впрыскивать при помощи шприца. Работа по колхицинированию у кукурузы обычно проводится осенью в теплице или весной дней за 10—15 до посева. Эффективность всех этих приемов показана в табл. 1.

Таблица 1

Результаты колхицинирования проростков кукурузы разными приемами

Вариант	Экспозиция, ч	Кол-во проколхицинированных зерен	Из них выросло	% выживших растений	Кол-во химерных растений	% химерных растений от колхицинированных	% химерных растений от выживших
1	18	450	270	60	4	0,8	1,5
2а	24	636	543	85	47	7,4	8,6
2б	24	893	767	85	6	0,6	0,8
2в	24	500	102	20	15	3	14,7

Как видно из таблицы, в этом опыте наиболее эффективными оказались приемы 2а, 2б. Выживаемость колхицинированных растений при разных приемах неодинакова. Самый высокий процент химерных растений при хорошей выживаемости наблюдается у варианта 2а, поэтому мы считаем этот вариант наиболее эффективным.

Кукуруза реагирует на колхицинирование очень сильно, и поэтому проколхицинированные растения необходимо подращивать некоторое время в закрытом грунте, чтобы они пошли в рост. Колхицинирование в условиях Восточного Казахстана мы обычно проводим в конце апреля, высадку выживших растений в грунт — примерно в середине мая.

Таблица 2

Данные о размерах устьичных щелей на диплоидных и тетраплоидных участках листьев

Вариант	$M \pm m$	C. V.	σ
Диплоидный участок листа	4,028 ± 0,016	4,05	0,17
Тетраплоидный участок листа	6,493 ± 0,32	5,24	0,34

Одним из основных и сложных вопросов является отбор химерных и тетраплоидных растений. Следует отметить, что в результате колхицинирования получают в основном химерные растения. Колхицинированные растения отличаются очень замедленным ростом, широкими, овальными, интенсивно окрашенными листьями.

До начала цветения проводится анализ по размерам устьиц. Так, на одном и том же проколхицинированном растении можно обнаружить участки листьев с разными размерами устьичных щелей. Это говорит о том, что в результате колхицинирования получается определенный процент химерных растений.

Данные о размерах устьичных щелей на диплоидных и тетраплоидных участках листа приведены в табл. 2. Эти данные для сравнения даны в делениях окуляр-микрометра.

У тетраплоидных участков размер устьичных щелей значительно выше, чем у диплоидных. Это может быть одним из критериев предварительного отбора химерных растений.

Тетраплоидные и диплоидные растения сравнивались по размерам устьиц и во втором поколении. Выяснилось, что эта разница сохраняется. Отметим лишь, что для анализов по устьицам тетраплоидных и диплоидных растений нужно брать участки с одного яруса листьев.

Во время цветения все проколхицинированные растения самоопылялись и анализировались на размеры пыльцевых зерен. У химерных растений отмечена неоднородность в размерах пыльцевых зерен. Наличие пыльцы разных размеров, abortивной пыльцы является вторым критерием предварительного отбора химерных растений.

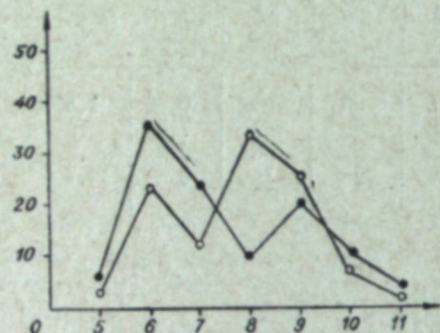


Рис. 1. Распределение пыльцы по размерам двух химерных растений.

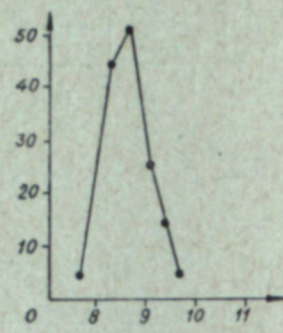


Рис. 2. Распределение пыльцы по размерам у контрольного растения.

Неоднородность пыльцы у химерных растений показана на рис. 1, где каждая линия означает размеры пыльцы одного химерного растения. По оси ординат отложен процент пыльцы и по оси абсцисс — размеры пыльцы в делениях окуляр-микрометра. Распределение пыльцы по размерам у контрольных растений показано на рис. 2.

Как видно из рис. 1, кривые распределения пыльцы по размерам у химерных растений обычно двухвершинные, более растянутые. Это характерные показатели неоднородности пыльцы. Размеры устьичных клеток и пыльцевых зерен являются надежными критериями предварительного отбора химерных растений.

Перед посевом початки химерных растений подвергаются цитологическому анализу. Этот момент — один из самых ответственных во всей работе, поэтому требует тщательной предварительной подготовки. Для отбора тетраплоидных семян применяется ацетокарминовая методика временных препаратов. Это позволяет пропустить через цитологический анализ много материала и сохранить отобранные тетраплоидные зерна. Зерна проращиваются в чашках Петри на фильтровальной бумаге, для анализа берется кончик корешка, зерна под номерами высаживаются в ящики с землей. Выход тетраплоидных зерен и химерных початков на нашем материале составил 10%.

В двух случаях после колхицинирования были получены полностью тетраплоидные початки. Растения, не отобранные как химерные, при анализе пыльцы и устьиц в вариантах колхицинированного материала также самоопылялись. При уборке для цитологического анализа отбирались початки с малой озерненностью и промежуточной формой зерен. Малая озерненность и промежуточная форма зерен указывают на химерность растений.

На нашем материале отцовской формой исходного простого гибрида был взят сорт Рисовая 645. Материнские формы — желтосемянные ли-

нии Воронежской 177, Глории Янецкого, Воронежской 37 и белосемянной ВИР-26. У тетраплоидных зерен всех этих гибридов отмечена промежуточная форма с острыми клювиками, напоминающая зерна Рисовой 645, но гораздо крупнее по размерам. На рис. 3 показаны зерна исходных форм. На рисунке видно, что тетраплоидные зерна крупнее по размерам по сравнению с исходными формами и имеют промежуточную форму.

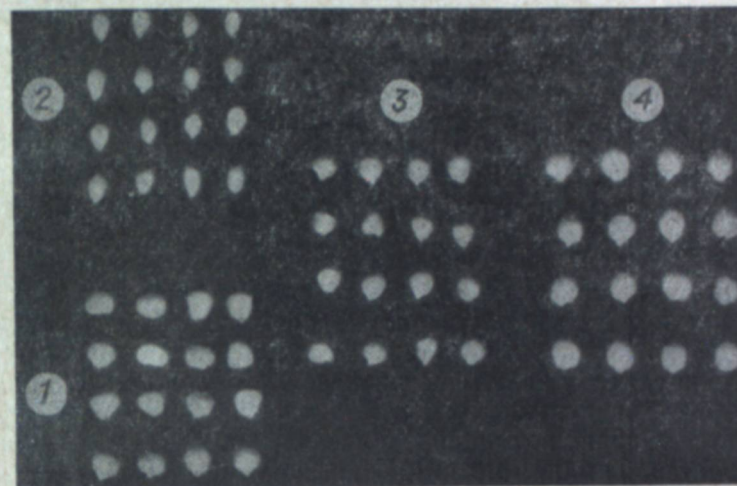


Рис. 3. Семена исходных форм:

1 — сорта Рисовой 645; 2 — линии Воронежской 177; 3 — простого гибрида (Воронежская 177 × Рисовую 645); 4 — тетраплоида второго поколения (Воронежская 177 × Рисовую 645)

Из всего сказанного можно сделать вывод, что колхициновый метод дает возможность получить полиплоидные формы у кукурузы. Размеры устьичных клеток и пыльцевых зерен могут быть критериями предварительного отбора химерных растений. Окончательным отбором тетраплоидных зерен может быть только прямой подсчет числа хромосом.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/IV, 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. L. F. Randolph. J. of Agron. Reas., 1935, № 50, 591.
2. L. F. Randolph. J. of Agron. Reas., 1944, № 69, 47.
3. A. F. Blakslee, A. G. Avery. J. Hered., 1937, № 28, 393.
4. T. Rajhathy. Bot. notiser, 1957, № 1, 110.
5. Goton Torao. Japan J. Genet., 1957, № 2, 32, 37—47.
6. H. Cornelia, I. Zinecker-Brauer. Chromosoma, 1960, № 4, 11, 463—478.
7. В. А. Панин. Биологическая наука — сельскому хозяйству. Киев, Изд-во АН УССР, 1962.

Г. В. ГРИГОРУЦЭ, В. В. ПОЛЕВОЙ,
Л. А. ЛЕОНОВА, Э. Ф. КОРНАКОВА

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВОГО ОБМЕНА В ОТРЕЗКАХ КОЛЕОПТИЛЕЙ КУКУРУЗЫ, ОБРАБОТАННЫХ β -ИНДОЛИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТОЙ

В работах Брауна, Райт, Обручевой и др. [1—3] показано, что в растительных клетках в фазе роста растяжением имеет место интенсивный синтез белков (в пересчете на одну клетку). Индолилуксусная кислота (ИУК) активизирует рост клетки в этой фазе. Естественно, возникает предположение, что под влиянием ИУК должно увеличиваться содержание белка в клетке. Однако имеющиеся в литературе данные носят неопределенный характер. Тиман, Боннер и Христиансен [4] нашли, что в присутствии ИУК (1 мг/л) в отрезках стеблей гороха наблюдается некоторое увеличение содержания белков плазмы и одновременное уменьшение количества свободных аминокислот; содержание аспарагина не изменяется. С другой стороны, в работах Боруса и Боннера [5] показано, что ИУК (3 мг/л) не влияет на количество белка в отрезках coleoptiles кукурузы и на интенсивность включения глицина- C^{14} и лейцина- C^{14} в протеины, хотя рост отрезков ускоряется в 2,5 раза. Аналогичные результаты получены Нуденом и Тиманом [6] на отрезках coleoptiles овса.

Задачей настоящей работы было выяснение влияния ИУК на общее содержание белков и на содержание свободных аминокислот в отрезках coleoptiles кукурузы. Для определения белков и аминокислот применялись фотометрические методы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для работы были использованы семена кукурузы сорта Краснодарская 1/49. Выращивание материала, подготовка 7-миллиметровых отрезков и условия инкубации отрезков в основной среде описаны ранее [7]. Основная среда состояла из 1%-ной сахарозы в 0,01 М фосфатно-цитратном буфере с рН 5,3. В каждую чашку Петри наливалось по 15 мл этой основной среды. В качестве ауксина использовался метиловый эфир ИУК (5 мг/л).

Каждый опыт включал в себя 4 варианта: 1) основная среда с ИУК; 2) среда без ИУК; 3) среда, содержащая 0,45 М маннит, с ИУК; 4) среда с маннитом без ИУК. Длительность инкубации — 24 ч в темноте. Маннит использовался для создания слабогипертонической среды, в которой подавлялось поглощение воды клетками и тормозился их рост растяжением. Отрезки, предназначенные для вариантов с маннитом, предварительно выдерживались в течение 30 мин в растворе 0,45 М маннита. В серии опытов в основную среду добавлялись нитрат аммония (0,24 мг/л) или аспарагин (2 мг/л) в качестве источника азота. Для

сравнения роста отрезков с ростом того же участка coleoptiles в интактном состоянии соответствующие 7-миллиметровые зоны отмечались тушью, а через 24 ч эти зоны вырезались, отрезки на 1 ч помещались в дистиллированную воду для насыщения. В начале опыта и после инкубации отрезки взвешивались на торсионных весах. Длина отрезков измерялась с помощью аппарата для чтения микрофильмов при увеличении в 16 раз.

Для определения содержания общего белка и свободных аминокислот навески (по 30 штук отрезков) растирались в ступке при 2—4° и экстрагировались 10 мл 0,2%-ного раствора NaOH в 50%-ном этиловом спирте в течение 60 мин. Гомогенат центрифугировался 10 мин при 3000 об/мин, затем из центрифугата брали 2 мл для определения количества белка по биуретовой реакции, используя реакционную смесь следующего состава: 2 мл экстракта + 1 мл 30%-ной NaOH + 1 мл $CuSO_4$. Время развития реакции 10 мин. Колориметрирование проводилось на фотоэлектроколориметре со светофильтром № 5 (максимум пропускания 536 мкм). Из оставшейся части центрифугата белки осаждались добавлением 1—2 капель концентрированной уксусной кислоты и отделялись центрифугированием при 3000 об/мин в течение 5 мин. В полученном прозрачном центрифугате определяли состав и количество аминокислот после предварительного разделения их при помощи одномерной хроматографии на бумаге [8].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ауксин в среде без маннита за 24 ч инкубации увеличивает прирост coleoptiles кукурузы по сырому весу в 1,5—1,8 раза и по длине в 2,0—2,4 раза. В среде с маннитом прирост практически отсутствует, а действие ИУК на прирост резко ингибировано (рис. 1). Интактные участки coleoptiles растут с такой же скоростью, как и изолированные отрезки той же зоны в вариантах без ауксина. Таким образом, добавление метилового эфира ИУК в среду без маннита удваивает скорость роста отрезков по сравнению с нормальным темпом роста.

Судя по биуретовой реакции, как в интактных зонах, так и в изолированных отрезках coleoptiles кукурузы за 24 ч содержание общего белка вырастает на 23—30% (рис. 2). В вариантах с маннитом наблюдается сильное увеличение окраски реакционной смеси, обусловленное наличием маннита в отрезках. И в основной среде, и в среде с маннитом ИУК не влияет на общее количество белка или же несколько снижает его содержание.

Результаты опытов, приведенные на рис. 1 и 2, не дают возможности сравнить влияние донаторов азота на прирост отрезков и содержание белка в них, так как опыты проводились в разное время года. Одновременно поставленный опыт показал, что ни нитрат аммония, ни аспарагин не влияют на интенсивность роста отрезков как в присутствии ИУК, так и без нее (рис. 3). Также же результаты, но с отрезками coleoptiles овса, получены и другими авторами [6, 9]. Следовательно, наличие или отсутствие азота в среде не лимитирует действия ауксина на рост растяжением, хотя включение нитрата аммония и аспарагина в клетки имеет место.

В среде с аспарагином обнаруживается поглощение его отрезками, причем одновременно увеличивается и содержание аланина (см. таблицу). В среде с нитратом возрастает только содержание аланина. Общее содержание аминокислот несколько повышается в интактных

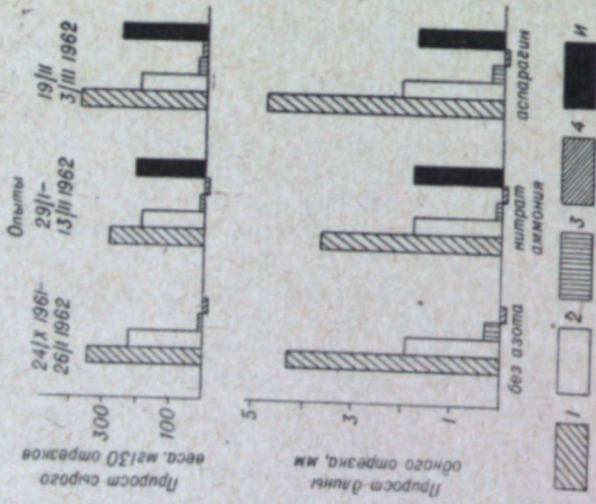


Рис. 1. Влияние ИУК (5 мг/л) на пророст изолированных отрезков колеоптилей кукурузы по длине и по сырому весу в сравнении с ростом соответствующей интактной зоны за 24 ч.

1 — с ИУК, 2 — без ИУК, 3 — 0,45 М мочевина с ИУК, 4 — 0,45 М мочевина без ИУК, И — интактная зона.

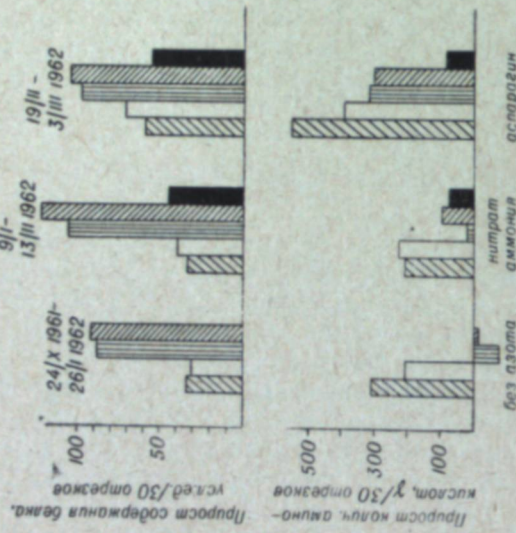


Рис. 2. Действие ИУК (5 мг/л) на изменение содержания белков и свободных аминокислот в клетках изолированных отрезков колеоптилей кукурузы по сравнению с интактной зоной за 24 ч.

Количество белка определялось по биуретовой реакции и выражено в условных единицах. Обозначения те же, что и на рис. 1.

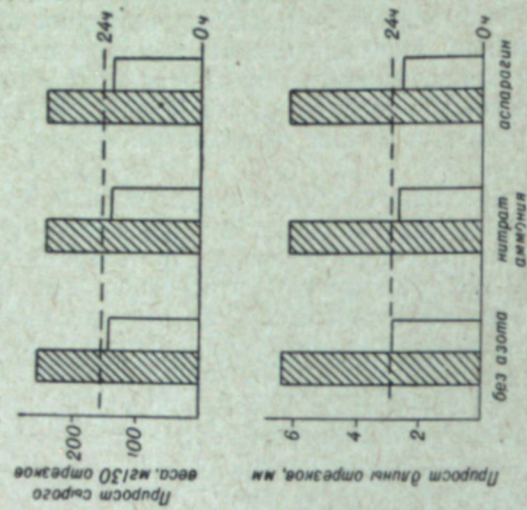


Рис. 3. Влияние ИУК (5 мг/л) на пророст изолированных отрезков колеоптилей кукурузы по длине и по сырому весу за 24 ч при наличии и отсутствии донаторов азота в среде.

Пунктирная линия показывает пророст интактной зоны за 24 ч. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Содержание свободных аминокислот в исходных изолированных отрезках колеоптилей кукурузы и после 24 ч инкубации (в 1 г на 30 отрезков)

Группы аминокислот	Исходные		Без азота				С нитратом аммония				С аспарагином					
	Исходные	Интактные	ИУК	без ИУК	ИУК+мочевина	мочевина	ИУК	без ИУК	ИУК	без ИУК	ИУК+мочевина	мочевина	ИУК	без ИУК	ИУК+мочевина	мочевина
Цистин, цистин	66	69	51	54	54	45	57	54	57	54	54	60	45	36	36	36
Лизин, гистидин, аргинин	68	69	86	110	51	69	45	51	45	51	55	54	54	55	54	56
Аспарагин	132	164	178	117	101	126	168	151	168	109	145	145	414	378	415	394
Глутамин, аспарагиновая кислота	212	186	330	336	195	245	245	258	245	137	160	392	310	181	181	181
Серин, глицин	105	132	126	87	75	83	108	123	108	118	108	118	105	93	108	108
Глутаминовая кислота, треонин	64	94	81	44	56	49	91	69	91	58	69	81	72	53	53	53
Аланин	26	37	70	55	36	29	157	165	157	111	107	121	113	103	90	90
Тирозин	34	32	71	61	61	51	45	40	45	43	64	35	24	64	51	51
Фенилаланин, метионин, триптофан	23	27	30	39	29	33	41	39	41	43	45	29	34	38	47	47
Лейцин, изолейцин	37	35	56	74	30	27	34	34	39	44	51	37	40	53	58	58
Сумма	767	845	1079	977	688	757	979	996	996	770	863	1326	1167	1090	1074	1074

зонах, а также в изолированных отрезках в среде без маннита (таблица, рис. 2), причем особенно резко это увеличение выражено в варианте с добавлением аспарагина в среду, главным образом за счет аспарагина и аланина. Слабогипертоническая среда тормозит увеличение содержания аминокислот в отрезках. В вариантах с добавлением аспарагина действие маннита сказывается слабее, а на возрастание количества аспарагина в тканях маннит совсем не влияет. ИУК, в особенности в опытах с добавлением аспарагина в среду, несколько увеличивает содержание аспарагина и общее количество аминокислот в отрезках, находившихся в среде без маннита.

ВЫВОДЫ

1. Метилловый эфир ИУК (5 мг/л) в среде, содержащей 1%-ную сахарозу в фосфатно-цитратном буфере с рН 5,3, активизирует прирост отрезков coleoptилей кукурузы примерно в два раза по сравнению с интактной зоной и с изолированными отрезками без ауксина. В слабогипертонической среде прирост отрезков практически отсутствует.
2. В изолированных отрезках и в интактной зоне содержание белка возрастает на 23—30%. ИУК незначительно снижает общее содержание белка или же не влияет на него.
3. Добавление в основную среду нитрата аммония или аспарагина не влияет на интенсивность роста отрезков, хотя содержание аланина (в вариантах с нитратом) и аспарагина и аланина (при добавлении аспарагина) увеличивается. В среде без маннита ИУК несколько повышает количество аминокислот, особенно в вариантах с аспарагином.

Восточно-Сибирский биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
31V 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Р. Браун, В. Рейт, Е. Робинсон. Механизм роста растительных клеток.— В кн.: «Современные проблемы цитологии». М., ИЛ, 1955, стр. 407.
2. S. T. C. Wright. Growth and cellular differentiation in the wheat coleoptile (*Triticum vulgare* L.). I. Estimation of cell number, cell volume, and certain nitrogenous constituents. *J. Exptl. Bot.*, 1961, vol. 12, No 35, 303.
3. Н. В. Обручева. Физиологическая характеристика зон роста корня. Автореф. канд. дисс., М., 1962.
4. K. V. Thimann, W. D. Bonner, G. S. Christiansen. Changes in metabolism during growth and its inhibition. In «Plant growth substances», Ed. Skoog F., Un. Wiscon. press, 1951.
5. H. Borroughs, J. Bonner. Effects of indoleacetic acid on metabolic pathways. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1953, vol. 46, No 2, 279.
6. L. D. Nooden, K. V. Thimann. Evidence for a requirement for protein synthesis for auxin-induced cell enlargement. *Proceed. Nat. Acad. Sci. USA*, 1963, vol. 50, No 2, 194.
7. В. В. Полевой, К. З. Гамбург. Влияние ауксина на некоторые стороны обмена веществ в отрезках coleoptилей кукурузы. *Изв. СО АН СССР*, 1959, № 11, 95.
8. Т. Ф. Андреева. Особенности образования аминокислот и белка в листьях растений при фотосинтезе. — В сб. «Физиология питания, роста и устойчивости растений в Сибири и на Дальнем Востоке». М., 1963, стр. 104.
9. J. Bonner. Limiting factors and growth inhibitors in the growth of the *Avena coleoptile*. *Amer. J. Bot.*, 1949, vol. 36, No 4, 323.

А. И. КОРОВИН, В. А. ВОРОБЬЕВ

ВЛИЯНИЕ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ В НАЧАЛЕ ВЕГЕТАЦИИ НА РОСТ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ И ОБРАЗОВАНИЕ КЛУБЕНЬКОВ НА ИХ КОРНЯХ

В Восточной Сибири бобы и горох высевают, как правило, в начале мая, когда температура почвы не превышает 5—7°. Температура почвы порядка 5—12° бывает здесь в течение всего мая, а иногда и в первой половине июня. Естественно, что холодные почвы влияют на все физиологические процессы растений, в том числе и на корневое питание. Известно, что азотное питание у бобовых осуществляется за счет азота почвы и симбиотического азота, фиксированного из воздуха клубеньковыми бактериями. Обеспеченность симбиотическим азотом бобовых растений и накопление его в почве зависят в первую очередь от интенсивности и характера формирования клубеньков на их корнях, что в значительной степени определяется температурой почвы. Время от всходов до появления первых клубеньков у различных бобовых колеблется от 4 до 28 дней для европейской части Союза [1] и от 16 до 30 дней для условий Сибири [2]. В этом отношении достаточно хорошо изучено влияние температуры почвы от +12 до +36° [1, 3, 4] и имеются лишь единичные работы, в которых рассматривается действие более низких температур [5, 6].

Почти полное отсутствие таких сведений и побудило нас в 1962 г. начать исследования влияния низких температур почвы (от 5 до 10°) на рост бобовых и формирование клубеньков на их корнях. Опыты проводились с инокулированными семенами гороха «Торсдаг» и немецких кормовых бобов в термовегетационных камерах на серой лесной и песчаной почвах. Изучалось влияние временного (30—40 дней от посева) и постоянного (в течение всей вегетации растений) охлаждения зоны корней.

Методика. Растения выращивались в вегетационных сосудах, вмещающих около 5 кг почвы, которые помещались в ванны-термостаты, расположенные в термовегетационных камерах. Температура почвы в сосудах регулировалась подававшейся в ванны-термостаты проточной колодезной водой, а заданная влажность почвы — поливом по весу. Температурному воздействию подвергалась лишь зона корней растений, температура воздуха была практически одинаковой и колебалась от 15 до 25°С. Повторность — пятикратная. Регулярные фенологические наблюдения и наблюдения за началом и ходом формирования клубеньков проводились путем периодического отмыва корневой системы растений.

Полученные результаты. Температура почвы оказывает большое влияние прежде всего на время появления и полноту всходов, на начало образования первых листьев (табл. 1). С понижением температуры

Таблица 1

Влияние температуры почвы на начало всходов и появление первых листьев у бобов и гороха (почва песчаная, число семян на сосуд 25, продолжительность опыта 37 дней)

Температура почвы, °С	Время от посева до начала всходов в днях	Полнота всходов, %	Время от всходов до появления листьев в днях			
			1-го	2-го	3-го	4-го
<i>Бобы кормовые</i>						
15—20	6	96	8	10	14	18
8—10	13	85	20	23	33	35
6—7	16	80	25	32	—	—
4—5	23	80	35	—	—	—
<i>Горох</i>						
15—20	5	95	8	10	12	15
8—10	10	90	19	21	23	28
6—7	15	88	24	25	30	34
4—5	23	73	34	—	—	—

почвы задерживается появление всходов, медленнее образуются первые листья, а полнота всходов при этом значительно снижается. Наблюдения за временем появления клубеньков показали, что чем ниже температура почвы, тем позднее и в меньшем количестве появляются первые клубеньки (табл. 2). Интересно, что с понижением температуры почвы увеличивается не только толщина корней [7, 8], но и размер клубеньков.

Таблица 2

Влияние температуры почвы на начало образования клубеньков на корнях бобов и гороха (почва песчаная, продолжительность опыта 57 дней)

Температура почвы, °С	Время в днях		Число настоящих листьев в момент определения	Число растений с клубеньками, %	Среднее число клубеньков на 1 растении	Средний размер клубеньков, мм
	от посева	от начала всходов				
<i>Бобы кормовые</i>						
15—20	14	6	2	50	7	0,7
	17	9	3	100	11	2,0
8—10	38	25	4	70	2	2,3
	44	31	5	100	5	3,0
6—7	52	36	6	60	3	2,7
	55	39	7	90	4	3,5
4—5	55	32	6	—	—	—
<i>Горох</i>						
15—20	14	9	3	80	5	1,5
	17	12	4	100	8	1,7
8—10	31	18	4	100	4	1,0
	38	25	5	100	5	1,7
6—7	36	21	4	30	1	2,0
	42	27	5	100	2	2,0
4—5	48	25	4	90	3	1,0
	52	29	5	100	4	1,0

Основная масса клубеньков при низкой температуре концентрируется, как правило, на главном корне и преимущественно в верхней его части. Цвет первых клубеньков белый, их окраска изменяется до бледно-розовой в более поздние сроки, чем при оптимальной температуре. При изучении влияния влажности почвы на образование клубеньков было установлено, что влияние влажности зависит от температуры. При более низких температурах действие влажности проявляется слабее (табл. 3). Снижение влажности почвы при низких температурах уменьшает размеры первых клубеньков и практически не влияет на время их появления.

Таблица 3

Влияние влажности почвы при различной температуре на начало образования клубеньков у кормовых бобов (почва серая лесная, продолжительность опыта 55 дней)

Температура почвы, °С	Влажность почвы в % от полной влагоёмкости	Начало образования клубеньков			Число клубеньков на одно растение	Размер клубеньков, мм
		фаза (число листьев)	дней от посева	дней от начала всходов		
15—20	30—35	3	16	11	6	0,7—1,0
	60—70	2	13	8	7	1,0—1,5
5—10	30—35	3	37	24	2	1,5—2,0
	60—70	3	38	25	2	2,0—3,2

Формирование клубеньков и их азотфиксирующая активность в значительной степени зависят от обеспеченности растений азотом [1, 2]. Наблюдениями, проведенными исследователями при относительно высоких температурах почвы, было установлено, что в зависимости от того, питаются ли растения минеральным или симбиотическим азотом, его действие зависит от температуры почвы.

Таблица 4

Влияние удобрений и температуры почвы на начало и ход образования клубеньков у кормовых бобов (почва песчаная, продолжительность опыта 57 дней)

Варианты	Время в днях		Число настоящих листьев в момент определения	Число растений с клубеньками, %	Среднее число клубеньков на одно растение	Средний размер клубеньков, мм
	от посева	от начала всходов				
<i>Температура почвы 15—20°</i>						
Без удобрений	14	6	2	50	7	0,7
РК	17	9	3	60	20	2,0
НРК	17	9	3	40	10	1,5
Без удобрений	23	15	5	100	27	3,0
РК	23	15	5	100	34	2,7
НРК	23	15	5	90	19	2,5
<i>Температура почвы 5—10°</i>						
Без удобрений	38	14	3	70	2	2,0
РК	38	14	3	60	4	2,5
НРК	43	19	5	70	26	2,0
Без удобрений	52	28	6	100	12	3,5
РК	52	28	6	100	21	3,5
НРК	51	28	7	100	28	3,5

Высокие дозы азота отрицательно влияют на эффективность азот-фиксации, а малые, наоборот, стимулируют этот процесс [1, 2, 4]. При этом с понижением температуры почвы эффективность действия малых доз азота повышается [3, 4]. В наших опытах полное минеральное удобрение, применявшееся из расчета 0,5 г на сосуд, задерживало начало образования клубеньков, но повышало их число (табл. 4).

Низкие температуры почвы, по-видимому, смягчают отрицательное действие высоких доз азота, которые в данном случае стимулировали образование клубеньков.

Дополнительные опыты с применением дробных доз азота (1/5 и 1/10 от указанной выше нормы) на фосфорно-калийном фоне показали, что с понижением температуры возрастает их положительное влияние на формирование клубеньков и продуктивность растений. Следовательно, в Восточной Сибири малые дозы азота на фосфорно-калийном фоне будут стимулировать образование клубеньков у бобовых растений.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что низкие температуры почвы задерживают как рост и развитие бобов и гороха, так и начало образования клубеньков на их корнях.
2. Образование клубеньков на корнях гороха возможно при температуре почвы 4—5°, а у бобов при 6—7°.
3. Влажность почвы при низких температурах практически мало влияет на время появления первых клубеньков.
4. При низкой температуре почвы (до 10°) малые дозы азота на фосфорно-калийном фоне стимулируют образование клубеньков и повышают продуктивность бобовых растений.

Восточно-Сибирский биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
20/II 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. М. В. Федоров. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз, 1952.
2. В. Е. Шевчук. Инокуляция бобовых растений и биологическая фиксация азота атмосферы. Изв. Иркутского с.-х. ин-та, 1962, т. 2, вып. 19.
3. М. М. Гукова. Усвоение азота бобовыми растениями при различной температуре почвы. Докл. ТСХА, 1960, вып. 57.
4. М. М. Гукова. Зависимость симбиотического усвоения азота бобовыми растениями от температуры. Изв. АН СССР, 1962, № 6.
5. I. S. Pate. The effects of temperature on symbiotic performances of bacterial associations of *Medicago tribuloides* Desr. and *Vicia atropurpurea* Desr. *Fyton*, 1962, 13, № 1.
6. A. H. Gibson. Root temperature and symbiotic nitrogen fixation. *Nature*, 1961, 191, № 4793.
7. А. И. Коровин. Температура почвы и растение на Севере. Петрозаводск, 1961.
8. А. И. Коровин. Влияние температуры почвы на урожай и физиологические процессы растений в условиях Севера. Растение и среда, 1962, вып. IV.

Н. Н. НАПЛЕКОВА, К. С. СЕРГЕЕВА

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРИБОВ РОДА *CHAETOMIUM* В РАЗЛИЧНЫХ ПОЧВАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Микроскопические грибы рода *Chaetomium* относятся к грибам, разлагающим целлюлозу. Экология и география этой группы грибов, а также видовой состав изучены недостаточно. Большинство исследований проведено в европейской части Союза и в Казахстане ([1—5] и др.).

И. А. Мазилкин [6] наблюдал развитие *Chaetomium* в перегнойном горизонте дерново-лесных солонцевато-осолоделых почв Якутской АССР. А. Ф. Захарченко [7] обнаружила его в сероземах Таджикистана. Изучение географического распространения грибов, расщепляющих клетчатку в почвах, и их видового состава было предпринято Сиу [8] в 1939—1945 гг. В районе Флориды юго-восточной части Тихого океана он обнаружил два вида: *Chaetomium globosum* и *Ch. funicolum*. Гильман [9] приводит 17 видов *Chaetomium*, встречающихся в почве. *Chaetomium globosum* и *Ch. funicolum* отнесены к наиболее распространенным.

Широкое распространение *Chaetomium globosum* в лесных среднеоподзоленных почвах окрестностей Киева [5] отмечает Г. В. Халабуда. По наблюдениям З. Ф. Тепляковой [2] этот вид встречается в светлокаштановых и сероземных почвах Казахстана. В предгорных почвах Запильского Алатау на высоте 550—850 м ею обнаружен *Chaetomium spirale* [3]. Д. М. Новогрудский [10], исследуя литофильные лишайники равнинных областей, выделил 4 вида: *Chaetomium subterraneum*, *Ch. globosum*, *Ch. funicolum* и *Ch. spirale*.

Литературные данные позволяют сделать следующие выводы:

1. Грибы рода *Chaetomium* широко распространены в почвах различных географических районов.
2. Большинство авторов отмечает приуроченность *Chaetomium* к почвам низин [2, 10] и к гумусовому горизонту.
3. Грибы рода *Chaetomium* играют основную роль в разрушении целлюлозы в первую половину лета [2, 11].

Динамика численности и видовой состав *Chaetomium* в почвах Западной Сибири почти не изучались. Можно сослаться только на работу И. Л. Клевенской [12], в которой приведено содержание *Chaetomium* в южном черноземе Кулундинской степи.

Учитывая большую роль *Chaetomium* в жизни почвы и недостаточную разработку этого вопроса, мы в течение двух лет проводили изучение этой группы грибов в почвах различных почвенно-климатических зон Сибири*.

* Райсирование почв приводится по книге «Почвенно-географическое районирование СССР» М., Изд-во АН СССР, 1962.

Распространение *Chaetomium*, динамика его численности в течение вегетационного периода в ряде почв Сибири и целлюлозоразрушающая активность изучены Н. Н. Наплековой. Определение видового состава *Chaetomium* проведено К. С. Сергеевой.

Выявление *Chaetomium* проводили различными методами: методом комочков на среде Гетчинсона с 0,7% агара, методом разведения на среде Гетчинсона с 1% агара, на почвенных пластинках по методу Христенсена с определением интенсивности целлюлозоразрушения, методом обрастания пластинок (с закладкой полотна в почву в природных условиях).

В табл. 1 приведены средние данные о содержании *Chaetomium* в 30 исследованных почвах.

Сравнивая применяемые методы, можно отметить, что методом комочков нам удалось обнаружить *Chaetomium* в 14 (из 30 изученных) почвах, методом разведений — в 21, методом Христенсена — в 20, а при разрушении полотна в природных условиях он выросал во всех почвах, в которые полотно было поставлено.

Видовой состав *Chaetomium*, выявленный различными методами, оказался неодинаковым. Наиболее разнообразным он был при разрушении полотна непосредственно в почве. Поэтому можно считать справедливым утверждение, что только при одновременном применении различных методов выделения можно получить разнообразную микрофлору целлюлозоразрушающих микроорганизмов, в том числе и *Chaetomium*.

Грибы из рода *Chaetomium*, как показали наши исследования, относятся к наиболее распространенным почвенным грибам, разлагающим клетчатку. Северные почвы южно-таежной подзоны (подзолы, дерново-подзолистые), имеющие кислую реакцию, содержат большое количество целлюлозоразрушающих грибов (56 тыс.), среди них 5,6 тыс. составляет *Chaetomium*. Лесостепные почвы (серые лесные, черноземы, лугово-черноземные) имеют почти нейтральную реакцию, и, очевидно, в связи с усилением размножения бактерий численность целлюлозоразрушающих грибов в них заметно снижается, а удельный вес *Chaetomium* возрастает. По мере продвижения к югу удельный вес *Chaetomium* среди целлюлозоразрушающих грибов еще больше увеличивается в лесостепной зоне оподзоленных, типичных и выщелоченных черноземов до 25—40%, в южном черноземе степной зоны до 34% и в каштановых почвах сухостепной зоны до 50% (табл. 2).

Приведенные данные свидетельствуют о широком распространении *Chaetomium* в почвах Западной Сибири. Особенно большое количество *Chaetomium* обнаружено нами в гумусовом горизонте целинных почв и пахотном слое окультуренных почв; это подтверждается результатами работ других авторов [3—5]. Развитие *Chaetomium* в поверхностных слоях почвы связано с большим содержанием органического вещества и значительно лучшей аэрацией по сравнению с нижележащими слоями.

На распространение *Chaetomium* в почвах влияет не только тип почвы, но и ее культурное состояние. Более высокая численность *Chaetomium* и более глубокое его проникновение по почвенному профилю отмечено во всех исследованных нами окультуренных почвах.

Одновременно с изучением почв горизонтальной зональности нами исследовались высокогорные и низкогорные почвы Горного Алтая. Как видно из данных табл. 1, в горно-тундровых, горно-луговых, горно-бурых почвах Горного Алтая, расположенных на высоте 3900, 3400 и 3280 м над ур. м. роль целлюлозоразрушающих грибов в разрушении целлюлозы незначительна. *Chaetomium* среди них ни разу не был обнаружен. Не

Таблица 1

Численность грибов рода *Chaetomium* в почвах Сибири

Место взятия образца	Почва	Состояние почвы	Глубина слоя, см	% обрастания комочков	В тыс. на 1 га почвы	На почвенных пластинках	Разрушение полотна в природных условиях	
Томская обл. Каргасокский район	Вторичноподзолистая на глинах	Целина	0—13	0	5,6	+	Не изуч.	
	Слабоподзолистая глееватая	•	0—13	0	0,7	+	•	
	Аллювиально-пойменная	•	0—7	0	0,2	—	•	
Кыштовский район	Дерново-подзолистая	Целина	0—15	0	6	+	Не изуч.	
	Серая лесная	•	0—10	0	0,2	+	•	
	»	Окультур.	0—20	8	9,0	++	•	
	Лугово-черноземная	Целина	0—20	2	0,6	—	•	
	»	Окультур.	0—60	10	9,8	++	•	
Аллювиальная	•	0—60	0	1	+	•		
Новосибирская область	Новосибирский район	Светло-серая лесная	Целина	0—20	4	7	+	+++
		»	Окультур.	0—20	3	12	++	+++
	»	Серая лесная	Целина	0—20	0	2,5	—	+
		»	Окультур.	0—40	3	4	+	++
	»	Темно-серая лесная	•	0—20	0	0	+	+
		Чернозем оподзоленный	•	0—20	7	0,5	+++	+++
	Тогучинский район	Среднемошный выщелоченный чернозем	Залежь	0—20	0	4	+	Не изуч.
	Ордынский район	Лугово-черноземная	Залежь	0—15	3	0	+	Не изуч.
			Окультур.	0—20	13	0,6	++	•
	Татарский район	Среднестолбчатый солонец	Окультур.	0—12	0	2	—	Не изуч.
Андреевский район	Южный чернозем	Окультур.	0—40	—	7,8	—	Не изуч.	
Горно-Алтайская автономная область	Алтайский край, Ключевской район	Каштановая	Окультур.	0—56	1	31	+++	Не изуч.
			•	•	•	•	•	•
	Майминский аймак	Выщелоченный чернозем	Целина	0—20	6	4,7	+	+
			Окультур.	0—20	2	6,6	+	++
		Лугово-черноземная	Целина	0—20	6	0,2	—	+
			Окультур.	0—60	6	2	+	+
		Чернозем оподзоленный	•	0—40	3	0,3	+	+
			•	0—60	31	5	++	++
	Темно-серая оподзоленная	•	0—60	13	12,2	++	++	
		•	0—60	33	3	+	++	
Кош-Агачский аймак	Светло-каштановая	Целина	0—103	0	0	—	Не изуч.	
		Окультур.	0—14	0	0	+	•	
	Светло-каштановая каменистая	Целина	0—103	0	0	—	•	
		•	0—78	0	0	—	•	
		•	0—50	0	0	—	•	
Горно-луговая щебнистая	•	0—52	0	0	—	•		

Примечание. + встречается, — не встречается.

найден он нами и на высоте 1740—1620 м в светло-каштановой каменистой почве Чуйской степи и светло-каштановой почве Курайской степи.

Небольшое количество *Chaetomium* выделено из орошаемых светло-каштановых почв Курайской степи. Но по мере продвижения от высокогорных к более плодородным почвам низкогорного Алтая увеличивалась суммарная численность целлюлозоразрушающих грибов, среди которых в значительном количестве развивался *Chaetomium*. В подгорных почвах

Таблица 2

Содержание *Chaetomium* среди целлюлозоразрушающих грибов в почвах Сибири, %

Зона	Всего исследовано почв	Предел колебаний <i>Chaetomium</i> в почвах (в тыс. на 1 г почвы)		Предел колебаний целлюлозоразрушающих грибов (в тыс. га на 1 г почвы)	% <i>Chaetomium</i> от числа грибов, разрушающих клетчатку
		целинных	окультуренных		
Южно-таежная подзона дерново-подзолистых почв	4	0,14—5,6	—	1,4—56	10
Листоветочно-лесная зона серых лесных почв	4	0,7—6,0	2—9	0,8—28	25—30
Лесостепная зона оподзоленных, типичных и выщелоченных черноземов	6	2—7	1—12	10—17	25—40
Степная зона обыкновенных и южных черноземов	1	—	7,8	23	34
Сухостепная зона темно-каштановых и каштановых почв	1	—	31	64	50

Зайлийского Алатау Е. Н. Мишустин, О. И. Пушкинская, З. Ф. Теплякова [3] обнаружили богато представленную флору грибов рода *Chaetomium*, в высокогорных горно-лесных и горно-луговых почвах *Chaetomium* отсутствовал.

На численность и видовой состав *Chaetomium* огромное влияние оказывают климатические условия. Наблюдения за динамикой его численности в вегетационный период, проводимые нами в течение двух лет, показали, что наибольшая численность *Chaetomium* приурочена к весенне-осеннему периоду (табл. 3).

Таблица 3

Динамика грибов рода *Chaetomium* в пахотном слое

Место взятия образца	Почва	Число грибов (в тыс. на 1 г почвы)			
		V	VII	VIII	X
Новосибирская область, Новосибирский район	Светло-серая лесная	3,6	0	0	
	Серая лесная	3,0	0	0	
	Темно-серая лесная	0	0	0	
	Чернозем оподзоленный	0	0	0	
Горно-Алтайская автономная область, Майминский район	Выщелоченный чернозем	20	0	2,7	0,2
	Лугово-черноземная	2	6	0	0
	Чернозем оподзоленный	0	0	0	1,2
Майминский район	Темно-серая оподзоленная	15	10	0	0
	Лугово-темно-серая оподзоленная	6	0	0	0
	Луговая мощная	16	0	3	0

Динамика численности *Chaetomium* зависит и от гидротермических условий. В почвах лесостепной зоны — оподзоленных, типичных и выщелоченных черноземах — и степной зоны отмечен максимальный рост *Chaetomium* весной и прекращение его роста в засушливый летний период. Это связано с высокими температурами и резким иссушением поверхностного слоя почвы, в котором чаще всего встречался *Chaetomium*. В почвах низкогорного Алтая, расположенных в зоне со значительным количеством осадков, *Chaetomium* обнаруживался в течение всего вегетационного периода. Максимальное его развитие отмечено в мае в выщелоченном черноземе, где численность его достигала 20 тыс. на 1 г почвы.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что с изменением влажности, температуры и количества поступающих в почву органических веществ численность *Chaetomium* в течение года изменяется.

Небезынтересные материалы получены нами и при изучении видового состава *Chaetomium* в различных почвенно-климатических зонах Сибири.

В северных почвах южно-таежной подзоны дерново-подзолистых почв развивался преимущественно один вид. Возможно, что дальнейшие исследования дерново-подзолистых почв южно-таежной подзоны Западно-Сибирской провинции позволят установить и другие виды *Chaetomium*. В почвах лесостепной зоны Новосибирской области видовой спектр *Chaetomium* был значительно шире. Доминировали *Chaetomium globosum* Kunze, *Ch. funiculum* Corda. В почвах степной зоны преобладали совершенно новые виды: *Chaetomium tenuissimum* Serg., *Ch. subglobosum* Serg., *Ch. Nozdrenkoae* Serg. В южных почвах сухой степи обнаружены *Chaetomium funiculum* Corda, *Ch. perlucidum* Serg., *Ch. subsperilliferum* Serg. Описание новых видов приведено в работах К. С. Сергеевой [13, 14].

Таким образом, по мере продвижения на юг в почвах Западной Сибири сменяется и расширяется видовой состав целлюлозоразрушающих грибов из рода *Chaetomium*. Намечается тенденция приуроченности некоторых видов *Chaetomium* к определенным климатическим зонам. Так *Chaetomium globosum* наиболее широко представлен в почвах лесостепной зоны, *Ch. Nozdrenkoae* Serg. — в почвах степной зоны и *Ch. perlucidum* Serg., *Ch. subsperilliferum* Serg. — в почвах сухой степи, *Ch. cochliodes* Pallizer — в почвах низкогорного Алтая.

Наряду с видами *Chaetomium globosum* Kunze и *Ch. funiculum* Corda почвам Сибири свойственны и свои совершенно новые виды, например *Chaetomium tenuissimum* Serg., *Ch. subglobosum* Serg. и др.

Аналогичная закономерность отмечена и при изучении видового состава *Chaetomium* высокогорных и низкогорных почв Горного Алтая. В высокогорных светло-каштановых орошаемых почвах развивался один вид *Chaetomium cochliodes*, тогда как в низкогорных почвах обнаружены при исследовании также *Chaetomium fieberi* Corda, *Ch. comosum* Bainier и др.

На примере целлюлозоразлагающих микроорганизмов для почв европейской части Союза Е. Н. Мишустин [1] было установлено, что каждый тип почвы характеризуется не только определенным численным соотношением отдельных групп микроорганизмов, но и специфическими видами микробов, отражающими направленность почвообразовательных процессов. Такая закономерность подтверждается и нашими результатами.

Таблица 4

Интенсивность целлюлозоразрушения грибов из рода *Chaetomium*, выделенных из почв Сибири

Вид	Почвенные зоны	Количество культур в опыте	% разрушения клетчатки
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze	Южно-таежная	5	9—10
<i>Ch. globosum</i> Kunze	Лесо-степная	3	13
<i>Ch. funiculum</i> Corda	»	4	14
<i>Ch. perlucidum</i> Serg.	Степная	1	20
<i>Ch. subsperilliferum</i> Serg.	»	1	20
<i>Ch. cochliodes</i> Pallizer	Низкогорный Алтай	2	18
<i>Ch. fieberi</i> Corda	»	2	18
<i>Ch. comosum</i> Bainier	»	1	20

тами изучения численности и видового состава *Chaetomium* в почвах Западной Сибири.

Интенсивность целлюлозоразрушения различных видов *Chaetomium* в накопительных культурах на конусных фильтрах, определенная весовым методом А. А. Имшенецкого [5], была различной (табл. 4).

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что при применении различных методов исследования можно выявить более разнообразную микрофлору целлюлозоразрушающих микроорганизмов, в том числе и *Chaetomium*.

2. Выявлено широкое распространение целлюлозоразрушающих грибов рода *Chaetomium* в 30 целинных и окультуренных почвах различных почвенно-климатических зон Сибири. Численность его в целинных почвах южно-таежной подзоны дерново-подзолистых почв колебалась от 0,14 до 5,6 тыс., в почвах лиственно-лесной зоны серых лесных почв — от 0,7 до 6 тыс., а в почвах лесостепной зоны оподзоленных, типичных и выщелоченных черноземов — от 2 до 7 тыс. на 1 г почвы. Особенно большое количество *Chaetomium* обнаружено в окультуренных почвах степной и сухостепной зон (7,8—31 тыс.).

Таким образом, намечается тенденция к увеличению численности грибов рода *Chaetomium* по мере продвижения от северных почв Западной Сибири к южным и от высокогорных к низкогорным почвам Горного Алтая. Одновременно с увеличением количества *Chaetomium* в почвах, возрастает и его удельный вес среди целлюлозоразрушающих грибов.

3. Особенно большое число *Chaetomium* обнаруживается в гумусовых горизонтах целинных почв и пахотных слоях окультуренных почв. В нижележащих горизонтах *Chaetomium* встречается редко и в значительно меньшем количестве. В исследованных почвах глубже 70 см рост *Chaetomium* не зарегистрирован. На распространение *Chaetomium* влияет не только тип почвы, но и ее культурное состояние. Более высокая численность и более глубокое проникновение его отмечено в окультуренных почвах.

4. Динамика численности *Chaetomium* в зависимости от изменения гидротермических условий не одинакова в различных почвенно-климатических зонах. В оподзоленных и выщелоченных черноземах лесостепной зоны наблюдалось максимальное развитие *Chaetomium* весной и осенью и прекращение роста в засушливый летний период. В почвах низкогорного Алтая, расположенных в зоне со значительным количеством осадков, *Chaetomium* обнаруживался в течение всего вегетационного периода.

5. Изучение видового состава *Chaetomium* в различных почвенно-климатических зонах Западной Сибири показало, что в северных почвах южно-таежной подзоны дерново-подзолистых почв распространен преимущественно один вид *Chaetomium globosum* Kunze.

В почвах лесостепной зоны оподзоленных, типичных и выщелоченных черноземов видовой спектр *Chaetomium* значительно расширился. В этих почвах доминировали *Chaetomium globosum* Kunze, *Ch. funiculum* Corda.

В почвах степной зоны преобладали *Chaetomium tenuissimum* Serg., *Ch. subglobosum* Serg., *Ch. Nozdrenkoae* Serg. В южных почвах сухостепной зоны были обнаружены *Chaetomium funiculum* Corda, *Ch. perlucidum* Serg., *Ch. subspirilliferum* Serg.

Приведенные данные показывают, что в южных почвах, по сравнению с северными, и в низкогорных, по сравнению с высокогорными, ви-

довой спектр *Chaetomium* расширяется. Намечается тенденция приуроченности некоторых видов *Chaetomium* к определенным климатическим зонам.

6. Целлюлозоразрушающая активность доминирующих видов *Chaetomium* увеличивается от северных почв к южным.

Полученные материалы позволяют отметить огромную роль грибов рода *Chaetomium* в разрушении растительных остатков в почвах.

Биологический институт Сибирского отделения
АН СССР,
Новосибирск
Ботанический институт АН СССР,
Ленинград

Поступила в редакцию
31/1 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Е. Н. Мишустин. Микроорганизмы и плодородие почвы. М., Изд. АН СССР, 1956.
2. З. Ф. Теплякова. Целлюлозоразрушающие грибы почв Казахстана.— Изв. АН Каз. ССР, серия почв., 1949, вып. 5, № 76, стр. 42—51.
3. Е. Н. Мишустин, О. И. Пушкинская, З. Ф. Теплякова. Эколого-географическое распространение микроскопических почвенных грибов.— Тр. Ин-та почвовед. АН Каз. ССР, 1961, т. 12, стр. 1—63.
4. И. С. Захаров. Аэробные целлюлозные микроорганизмы обыкновенного чернозема центральной зоны Молдавии.— Изв. Молд. фил. АН СССР, 1959, № 4 (49), стр. 91—101.
5. Г. В. Халабуда. Результаты исследований микрофлоры почвы.— Микробиология, 1948, т. 17, вып. 4, стр. 257—268.
6. И. А. Мазилкин. Микробиологическая характеристика дерново-лесных почв Центральной Якутии.— Тр. Ин-та биол. АН СССР, ЯФАН, 1955, вып. 1, стр. 45—74.
7. А. Ф. Захарченко. Разложение целлюлозы в зональных почвах Таджикистана.— Почвоведение, 1961, № 2, стр. 54—62.
8. R. G. H. Siu. Transact. N. Acad. Sci., 1954, № 4, 17, p. 37., цитировано по Пошон Ж. и Де Баржак Г., Почвенная микробиология. ИЛ, 1960.
9. J. C. Gilman. A manual of soil fungi. Jova, 1961.
10. Д. М. Новогрудский. Лишайники и целлюлозоразрушающие микроорганизмы.— Микробиология, 1949, т. XVIII, вып. 6.
11. Ж. Пошон, Г. Д. Баржак. Почвенная микробиология. ИЛ, 1960.
12. И. Л. Клевецкая. Микрофлора южных черноземов Кулундинской степи.— Канд. дисс., Новосибирск, 1961.
13. К. С. Сергеева. Новые виды рода *Chaetomium* и их изменчивость.— Бот. матер. Отд. спор. раст., 1960, т. XIII, стр. 167—175.
14. К. С. Сергеева. Новые виды рода *Chaetomium*.— Бот. матер. Отд. спор. раст., 1961, т. XIV, стр. 139—150.
15. А. А. Имшенецкий. Микробиология целлюлозы. М., Изд. АН СССР, 1953.

А. Г. КРЫЛОВ

КЛАССИФИКАЦИЯ КЕДРОВЫХ ЛЕСОВ АЛТАЯ

На Алтае описано большое число типов кедровников (несколько десятков наименований), часто трудно сопоставимых из-за различного подхода исследователей к выделению типов леса. Хотя лесоведы различных школ и направлений пользуются, по сути дела, универсальной методикой полевого описания леса, наиболее полно разработанной В. Н. Сукачевым [1, 2], до сих пор нет согласованности по объему выделяемых типов леса, слабо разработаны принципы объединения типов в группы и типологические единицы более высокого ранга. Исследователями лесов Алтая предприняты попытки составления классификаций кедровников для отдельных районов [3—5] или для Алтая в целом [6—8]. В этих классификационных схемах типы группируются либо по признакам сходства эдафических условий и подчиненных ярусов растительности (классификация Г. В. Крылова), либо по принадлежности к той или иной высотной полосе лесного пояса (классификация М. В. Золотовского). В классификациях В. А. Поварницына и Н. С. Лебединой учитываются как первый, так и второй принципы, с большим упором на первый. Обобщающие классификации, в которых кедровники Алтая приводятся наряду с кедровыми лесами других районов Сибири, слишком схематичны и не отражают всего типологического разнообразия кедровников горной страны.

В последние годы повысился интерес к сибирскому кедру и по другим горным районам Сибири (Саяны, Забайкалье), появились работы с детальной характеристикой типов кедровников. В этих работах имеются наброски классификаций. Очень важно, что типологическое расчленение кедровых лесов увязывается с высотной поясностью горных районов [9, 10].

Предлагаемая классификация основана на материалах экспедиционного лесотипологического изучения кедровников в 1956—1957 и 1960—1963 гг. В результате были обследованы все крупные массивы кедровых лесов Горного Алтая и отчасти Казахстанского Алтая. В этих работах в 1956 г. принимала участие Е. В. Андреева, в 1960 г. — Е. В. Дмитриева, в 1961—1963 гг. — С. П. Речан, часть маршрутов проведена совместно с Г. В. Крыловым, леса Восточно-Казахстанской области обследованы вместе с С. Я. Соколовым и И. А. Лаговым.

При выборе принципов классификации прежде всего учитывались следующие основные положения.

1. Современное лесоведение развивается во власти идей Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачева. Общеизвестна плодотворность биогеоценотического подхода к изучению леса.

2. Принципы классификации лесных биогеоценозов еще не разработаны [2].

3. Фитоценоз играет ведущую, активную роль в биогеоценотическом процессе, растительность находится в тесном взаимодействии со средой. Поэтому лучшие эколого-фитоценологические классификации, отражая существенные черты сходства и различия биогеоценозов, должны содержать элементы биогеоценологической системы.

4. Очень важными показателями фитоценологического и биогеоценотического процессов являются основные черты состава и структуры фитоценоза, а также морфологические признаки и свойства почв.

5. Классификация должна отражать климатически обусловленную общность типов леса. Для климатически обусловленных единиц классификации лесов использовались понятия климатической фации типов леса [11, 12] и подкласса типов леса [7].

При выборе ведущего принципа классификации мы должны оценить разные структурные элементы ценоза с точки зрения их активной роли в биогеоценотическом процессе. При таком подходе признаки подчиненных ярусов сами по себе не могут быть положены в основу крупных классификационных подразделений, внимание прежде всего должно быть обращено на признаки эдификаторного яруса и его соотношение с подчиненными ярусами, т. е. на жизненную форму всего сообщества (понятие предложено А. Г. Долухановым [11]). По нашему мнению, жизненная форма сообщества, или ценоморфа, определяется близостью жизненных форм эдификаторов, степенью развитости эдификаторной синузии, наличием и степенью развитости деструкторной синузии, если она имеется, а также тем или иным соотношением эдификаторной синузии с подчиненными синузиями.

В кедровых лесах Алтая мы различаем следующие формы ценозов (ценоморфы): черневые леса, тайгу, подгольцовые леса и субальпийские леса. Определение таких понятий, как «тайга» и «чернь», было дано еще П. Н. Крыловым [13] и уточнено В. И. Барановым и М. Н. Смирновым [14], они прочно вошли в обиход геоботаники. Л. В. Шумилова [15] указывает, что эти понятия приложимы к различным темнохвойным формациям и не имеют самостоятельного таксономического значения. Для черни характерно сочетание эдификаторного яруса из пород сибирской тайги с мощно развитыми деструкторными ярусами, включающими синузии кустарников, лугово-лесного крупнотравья и спутников неморальных лесов (при описании синузальной структуры мы пользуемся классификацией фитоценозов С. А. Ильинской [16]). Таежные ценозы представляют наиболее стройное (хорошо сложившееся) единство темнохвойного (иногда лиственничного) древостоя и сопутствующих таежных синузий. При постепенном переходе от тайги к альпийским лугам или высокогорным тундрам леса принимают субальпийский или подгольцовый характер.

Для классификации кедровых лесов Алтая нами приняты следующие основные таксономические единицы: тип леса, группа типов леса, подкласс типов леса, класс типов леса, формация.

Тип леса принимается в трактовке В. Н. Сукачева [2].

Группа типов леса — совокупность типов леса, близких экологоценотически, что определяется едиными климатическими и близкими эдафическими условиями, сходным составом древостоя, биоморфической общностью доминант подчиненных ярусов растительности и близким характером лесовозобновительных процессов.

В отечественной лесотипологической литературе, начиная с работ В. Н. Сукачева [1], группой типов леса называют объединение типов леса одной формации с близкими эдафическими условиями (близкие показатели увлажнения и минерального богатства почв), отражением чего является сходная структура напочвенного покрова. Такого рода

Схема классификации кедровых лесов Алтая

Классы типов леса	Кедровники черневые		Кедровники тасжыные						Кедровники субальпийские		Кедровники подгольцовые	
	Подклассы типов леса	Группы типов	Пихтовые кедровники среднегогорно-таежные	Кедровники среднегогорно-таежные	Еловые кедровники среднегогорно-таежные	Лиственничные кедровники среднегогорно-таежные	Кедровники субальпийско-таежные	Лиственничные кедровники субальпийско-таежные	Кедровники субальпийские	Кедровники подгольцовые	Лиственничные кедровники подгольцовые	
Кедровники широколиственные	Широколиственный											
Кедровники папоротниковые	Кислично-папоротниковый Вейниково-папоротниковый Крупнотравно-папоротниковый											
Кедровники крупнотравные	Папоротниково-крупнотравный Кустарниково-широкотравно-крупнотравный	Крупнотравный							Лев-зайно-крупнотравный			
Кедровники травяно-болотные	Лабазниково-вейниковый											

Кедровники разнотравные	Папоротниково-осочковый Спирейно-разнотравный	Разнотравно-осочковый	Ирисовый Разнотравно-осочковый	Ирисовый	Ирисовый Бруснично-осочковый Осочковый	Бруснично-ирисовый Мятликово-гераниевый	Бруснично-ирисовый Бруснично-осочковый	Змееголовниково-осочковый Гераниево-осочковый Осочково-гераниевый	Ерниково-голубично-брусничный	
Кедровники вейниковые			Вейниковый							
Кедровники зеленомошные	Рододендрово-зеленомошный Хвощово-зеленомошный	Папоротничерничный Кисличный Вейниково-зеленомошный Папоротниково-зеленомошный	Баланово-черничный Черничный Ольховниково-зеленомошный	Брусничный Черничный Хвощово-вейниково-зеленомошный	Брусничный Вейниково-мошный	Баданово-зеленомошный Брусничный Бруснично-черничный Осочково-зеленомошный	Баданово-брусничный Бруснично-осочково-брусничный	Крупнотравно-зеленомошный	Ерниково-черничный	
Кедровники долгомошные				Осоково-долгомошный					Ерниково-долгомошный	
Кедровники балановые	Папоротниково-балансиновый	Балановый Чернично-балансиновый	Балановый						Лишайниково-балансиновый	
Кедровники лишайниковые										Ерниково-лишайниковый

объединения естественны в экологическом и ценогенетическом отношении, а также «...имеют биогеоценологическое значение и являются первым объединением типов леса, подклассным формациям типов» [2, стр. 86]. Поэтому наряду с предложенным узким объединением групп типов леса целесообразно сохранить и широкое понимание группы, рассматривая эти единицы как группы типов леса различного порядка (применительно к формации — первого порядка, классу — второго, подклассу типов леса — третьего порядка).

Подкласс типов леса — совокупность групп типов леса, имеющих сходную структуру и состав древостоев, а также обусловленные одинаковым климатом общие черты почвообразования и лесовозобновительных процессов. Подкласс типов леса может быть использован как естественная основа при ведении лесного хозяйства низкой интенсивности. Наше определение подкласса типов леса перекликается с определением фации типов леса Б. П. Колесникова [12].

Класс типов леса — объединение подклассов типов леса, имеющих общий эдификатор и принадлежащих к одной ценоморфе.

Формация — объединение классов типов леса по признаку общности эдификатора. Подобного объема формации придерживаются многие геоботаники.

В качестве вспомогательной единицы использована субформация, которая представляет собой подразделение формации по признаку наличия или отсутствия субэдификатора. Предлагаемая схема классификации представлена в таблице (в ней помещены наиболее характерные типы леса). При выборе наименований для типов и групп типов леса мы придерживались общих правил [1, 2]. Основой номенклатуры групп типов леса служит разработанная для Западной Сибири классификация «групп типов леса» Г. В. Крылова [17], близких к биоморфциклам С. Я. Соколова [18]. В соответствии с этой классификацией принимаются группы типов кедровников: зеленомошная, долгомошная, лишайниковая, разнотравная, вейниковая, крупнопоротниковая, травяно-болотная. Кроме того, в кедровниках Алтая проявляются бадановая, широколиственная и крупнотравная группы типов. Бадановые кедровники — леса влажных районов с нарушенными или примитивными каменистыми почвами и почвенным покровом из бадана (*Bergenia crassifolia*). К широколиственным можно отнести лишь те немногие типы леса, которые формируются в наиболее благоприятных для произрастания леса в Западной Сибири климатических условиях, имеют дренированные бурые почвы и покров преимущественно из неморальных (реликтовых на Алтае) видов: *Asarum europaeum*, *Sanicula europaea*, *Osmorhiza amurensis*, *Festuca gigantea*, *F. silvatica*, *Brachypodium silvaticum* и др. Типы леса с мощным травяным покровом из лугово-лесного крупнотравья, приуроченные к влажным богатым почвам, относятся к крупнотравной группе.

Наименование класса типов леса строится из указания на эдификатор и ценоморфу. Большинство подклассов типов леса обусловлено климатом, но некоторые подклассы связаны с различными путями происхождения насаждений либо производных (случай послепожарного изменения структуры и состава древостоя), либо коренных, но находящихся на различных стадиях смены пород сукцессионного порядка (случай перехода от лиственнично-кедровых к чистым кедровым лесам). Обычно удается отметить особенности подклассов сочетанием в названии указания на субформацию (эдификатор и субэдификатор) и ценоморфу. Например, «пихтовые кедровники таежные». Климат гор всегда имеет специфику, влияющую на биогеоценологический процесс, поэтому более точным в нашем примере будет определение не «таежные», а «горно-таежные». Подклассы, сходные по общим чертам структуры, но связанные с различными высотноклиматическими полосами, определяются их высотной приуроченностью (среднегорные, высокогорные). В слу-

чае, когда различия подклассов вызваны не климатом, а разными путями происхождения лесов, при наименовании используется генетический критерий (например, «постлиственничные», «пирогенные» леса).

На рис. 1 показан характер распространения климатически обусловленных подклассов типов леса в связи с вертикальной поясностью Восточного Алтая.

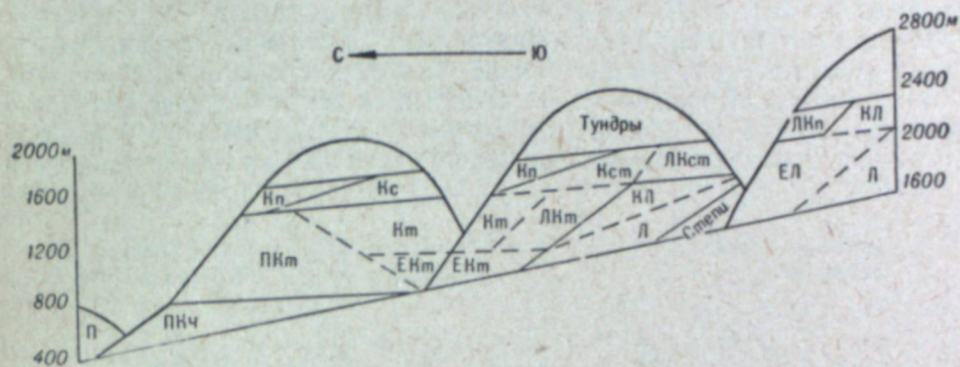


Рис. 1. Схема распространения подклассов типов кедровников в Восточном Алтае. П — пихтовые леса; ПНЧ — пихтовые кедровники черневые; ПН — пихтовые кедровники среднегорно-таежные; ЕКт — еловые кедровники среднегорно-таежные; Кп — кедровники подгольцовые; Кс — кедровники субальпийские; Кт — кедровники среднегорно-таежные; ЛКт — лиственничные кедровники среднегорно-таежные; Кст — кедровники субальпийско-таежные; ЛКст — лиственничные кедровники субальпийско-таежные; КЛ — кедрово-лиственничные леса; ЕЛ — елово-лиственничные леса; Л — лиственничные леса.

В небольшой статье нет возможности охарактеризовать не только типы леса, но даже подклассы типов леса. Описания типов кедровников Северо-Восточного Алтая опубликованы ранее [4, 19, 20], кроме того, в печати находится книга «Леса Горного Алтая», где подведен итог порайонному исследованию типов леса всех формаций на территории Горно-Алтайской автономной области.

Зависимость групп типов кедровников от решающих факторов среды можно представить в виде эдафо-фитоценологических схем (рис. 2), построенных в координатах системы эколого-фитоценологических рядов типов леса В. Н. Сукачева [1]. Эти схемы составлены отдельно для каждого класса типов кедровников.

Кедровники черневого класса, развивающиеся в условиях мягкого низкогорного рельефа с влажными и богатыми бурями почвами, на схеме располагаются главным образом ниже осей В и С. Папоротниковые кедровники, господствующие на шлейфах склонов и склонах теневых экспозиций, заполняют ряд D и в слабо дренированных долинах уступают место травяно-болотным кедровникам. Правее папоротниковых кедровников на схеме располагаются крупнотравные, сменяющие предыдущую группу при наиболее благоприятных эдафических условиях, преимущественно на склонах световых экспозиций. Основные типы леса черневого класса отличаются очень развитым травяным покровом, препятствующим возобновлению кедра и пихты, в результате чего древостой обычно не смыкаются. Применительно к условиям довольно теплого и влажного климата, который отражен на осях А и В, участки осей оказываются незаполненными, и лишь кедровник папоротниково-бадановый занимает промежуточное положение между ними, развиваясь в верхних частях наиболее крутых склонов теневых экспозиций с каменистыми, малоразвитыми, но достаточно увлажненными почвами.

Близкими условиями (очень крутые северные склоны), только более сухими почвами характеризуется редко встречающийся кедровник родо-

дендрово-зеленомошный — на схеме это верхняя часть зеленомошной группы.

В среднегорьях, где распространена кедровая тайга, большинство местообитаний дренировано, на склонах теневых экспозиций и по террасам в долинах рек господствуют зеленомошные кедровники — центральная группа типов леса таежного класса и всей кедровой формации. Диапазон и климатического, и эдафического распространения группы широк, и типологическое разнообразие зеленомошных таежных кедровников на Алтае исключительно велико (около 40 типов леса), однако все типы этой группы характеризуются сомкнутыми древостоями, редукцией подчиненных ярусов и подзолистым типом почвообразования. В ряду А, кроме зеленомошных кедровников, располагаются бадановые типы леса,

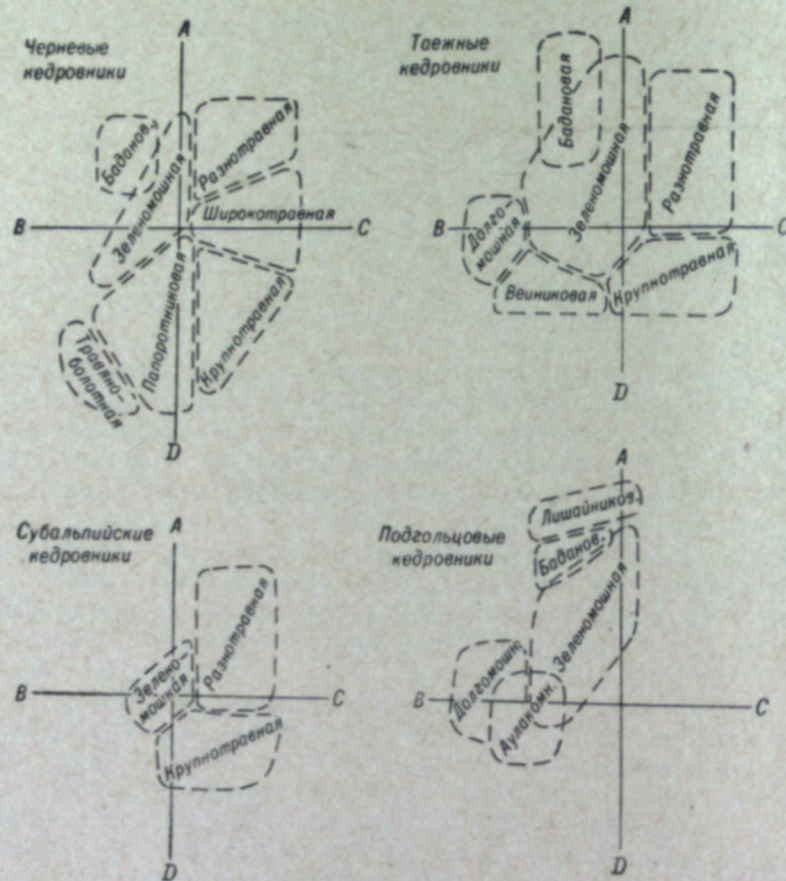


Рис. 2. Эдафо-фитоценоотические схемы групп типов в пределах классов типов кедровников.

связанные с маломощными почвами. Ряд В, как правило, развития не получает, ограничиваясь фрагментарно представленной долгомошной группой. Для южных склонов, как и в черневом поясе, характерны разнотравные и крупнотравные типы леса, строением нижних ярусов напоминающие разнотравные и крупнотравные черневые леса, а структурой древостоев и ходом лесовозобновления всецело принадлежащие таежному классу. Группа вейниковых кедровников является показателем некоторого ухудшения дренажа почв на шлейфах склонов световых экспозиций — на схеме она закономерно занимает место между осями В и Д.

Эдафические ареалы субальпийских и подгольцовых кедровников дополняют друг друга и это не случайно — на склонах северной экспозиции лес на верхнем пределе уступает место горной тундре, а по южным склонам контактирует с альпийскими и субальпийскими лугами. В высокогорьях повторяется большинство групп типов леса, характерных для таежных кедровников, специфичны только мало распространенные лишайниковые и аулакомниевые кедровники. Однако резкое снижение высоты и сомкнутости эдификаторного яруса, а также развитие в подчиненных ярусах субальпийско-луговых и тундровых синузид позволяют выделить субальпийские и подгольцовые кедровники на правах особых классов типов леса. Широкий эдафический ареал этих кедровников указывает на большую приспособляемость и жизнеспособность кедровой формации даже в крайне неблагоприятных лесорастительных условиях.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
17/III 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Н. Сукачев. Руководство к исследованию типов леса, М., 1927.
2. В. Н. Сукачев, С. В. Зонн. Методические указания к изучению типов леса, М., 1961.
3. М. В. Золотовский. Очерк растительности Алтайского государственного заповедника. Тр. Алтайск. гос. заповедника, 1938, вып. 2.
4. Н. С. Лебединова. Кедровые леса Северо-Восточного Алтая. Иркутск, 1962.
5. Г. М. Разливалов. Основные типы кедровых лесов Восточно-Казахстанской области и общее направление ведения хозяйства в них.— Тр. Казахского ин-та лесн. хоз. 1959, т. II.
6. В. А. Поварицын. Кедровые леса СССР. Красноярск, 1944.
7. Г. В. Крылов. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1961.
8. А. В. Кунинова. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960.
9. П. К. Красильников. Типы лесов Центрального Саяна и их хозяйственное значение.— Тр. БИН АН СССР, 1961, сер. V, вып. 9.
10. Д. И. Назимова. Типы леса северной части Западного Саяна.— Сб. «Типы лесов Сибири», М., Изд-во АН СССР, 1963.
11. А. Г. Долуханов. Принципы классификации растительных сообществ.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1961, вып. 27.
12. Б. П. Колесников. Кедровые леса Дальнего Востока. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
13. П. Н. Крылов. Краткий очерк флоры Томской губернии и Алтая.— Изв. СПб. бот. сада, 1902, 2, 3.
14. В. И. Баранов, М. Н. Смирнов. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая.— Уч. зап. Пермск. ун-та, 1931, I.
15. Л. В. Шумилова. Ботаническая география Сибири. Томск, 1963.
16. С. А. Ильинская. Изучение синузидальной структуры лесных сообществ.— Сб. «Типы лесов Сибири», М., Изд-во АН СССР, 1963.
17. Г. В. Крылов. Фитоценологическая схема групп типов леса на экологической основе.— Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», М.—Л., 1956.
18. С. Я. Соколов. Таксономия лесных ассоциаций.— Проблемы ботаники. VI, М.—Л., 1962.
19. А. Г. Крылов. Типы кедровых лесов Северо-Восточного Алтая.— Сб.: «Типы лесов Сибири», М., Изд-во АН СССР, 1963.
20. Т. С. Кузнецова. Типы кедровых лесов бассейна реки Кара-Кокши.— Сб.: «Типы лесов Сибири», М., Изд-во АН СССР, 1963.

Д. Ф. ЕФРЕМОВ

КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ ЛИСТВЕННИЦЫ КУРИЛЬСКОЙ НА КАМЧАТКЕ

Краткие сведения об архитектонике корневых систем лиственницы курильской (*Larix Kurilensis* ssp. *glabra* Dye.) на Камчатке [1, 2] основаны на результатах беглого осмотра вываленных деревьев.

Во время работы в составе лесоводственного отряда Камчатской комплексной экспедиции СО АН СССР под руководством проф. Н. Е. Кабанова нами было проведено детальное изучение корневых систем лиственницы методом горизонтальных и траншейных раскопок, разработанным С. Н. Карандиной.

Основные раскопки произведены в лиственничнике кустарничково-разнотравном (*Kurilensi-Laricetum fruticoso-herbosum*) вблизи пос. Козыревск. Это смешанное насаждение со значительной примесью березы-преснеца (*Betula japonica* var. *Kamtschatica* Winke) во II ярусе. Древостой его имеет следующую характеристику: состав 7ЛЦЗБ, бонитет III, полнота 0,7, ср. Д — 42,0 см, ср. Н — 26 м, средний возраст 250 лет. В подлеске жимолость съедобная, можжевельник сибирский, шиповник тупоушковый. Наземный покров на участке значительной густоты, состоит из вейника Лангсдорфа, осоки, иван-чая, грушанок, брусники, линнеи.

Дерево лиственницы, корневая система которой изучалась, имело высоту 26,0 м, диаметр 42,2 см и возраст 250 лет, т. е. являлось средним модельным деревом в данном насаждении. У основания ствола модельного дерева имелось комлевое утолщение, что характерно для лиственницы в кустар-



Рис. 1. Лиственница курильская, корневая система которой раскапывалась двумя методами. Фото Н. Е. Кабанова.

никово-травяном типе леса (рис. 1). Корневая шейка отмечена на высоте 20 см. Приподнятость корневой шейки над поверхностью почвы типична для большинства деревьев в лиственничниках Камчатки.

Горизонтальными раскопками была вскрыта часть корневой системы модельного дерева, равная примерно 1/5 площади круга с радиусом, равным максимальной протяженности корней. В результате оказались раскопанными 4 корневые лапы из 7 со всеми многократными разветвлениями корней. Траншейные раскопки были проведены до глубины 170 см. Длина траншеи составляла 9 м, а ширина — 80—100 см. Для определения массы корней по всему почвенному профилю брался почвенный монолит с основанием 50×50 см на расстоянии 1 м от ствола дерева. После отмычки корней из монолита они высушивались, разбирались на фракции и взвешивались. В 3 м от изучаемого экземпляра лиственницы с юго-восточной стороны находилось гнездо порослевой березы белой. Соседние деревья лиственниц диаметром 36—40 см находились не ближе 8 м. Проекция кроны модельного дерева с севера на юг достигала 10,5 м, с востока на запад — 7 м.

На глубину проникновения и характер распределения корней по профилю влияют в основном два фактора: слоистость камчатских вулканогенных почв с частой сменой пепловых, песчаных или дресвяных и погребенных гумусированных горизонтов, исключительно легких по механическому составу, а также наличие длительной сезонной мерзлоты, сохраняющейся на глубине 80—120 см до июля [3].

По данным наблюдений 1960 г. максимальный прогрев верхней части почвенного профиля доходит до 100—120 см в летние месяцы (июль, август), в последующее время идет медленное ее охлаждение. Средние температуры почвы в июне — сентябре были следующими:

Глубина, см	5	30	50	80	120	150	200	250
t°, min—max	9,8—14,8	3,6—13,5	0,6—9,7	0,1—7,6	0,6—5,9	1,1—4,5	1,4—4,0	1,8—3,4

Невысокие температуры (+5°) нижних горизонтов объясняются небольшим поступлением тепла в течение лета и высокой теплоемкостью хорошо увлажненных почвенных слоев, препятствующих проникновению тепла вглубь. Распространение дневного теплового фронта достигает лишь глубины 30—40 см.

Влага в почву поступает в основном за счет атмосферных осадков, выпадающих преимущественно в зимнее время и в начале вегетационного периода. Годовые осадки составляют в сумме от 300 до 600 мм. Летние осадки малоэффективны. Из данных табл. 1 видно, что наиболь-

Таблица 1

Запас воды в почве в мм (1959 г.).

Глубина, см	Недоступная влага, K=1,36	Запас воды					
		23/VIII		13/IX		1/X	
		общ.	доступ.	общ.	доступ.	общ.	доступ.
0—50	19,9	52,0	32,0	44,9	24,9	54,6	34,7
50—100	15,4	95,5	80,0	88,9	73,4	83,4	72,9
100—150	47,9	182,7	134,7	181,2	133,2	185,8	137,8
0—150	83,3	33,2	246,8	315,0	231,7	328,9	245,5

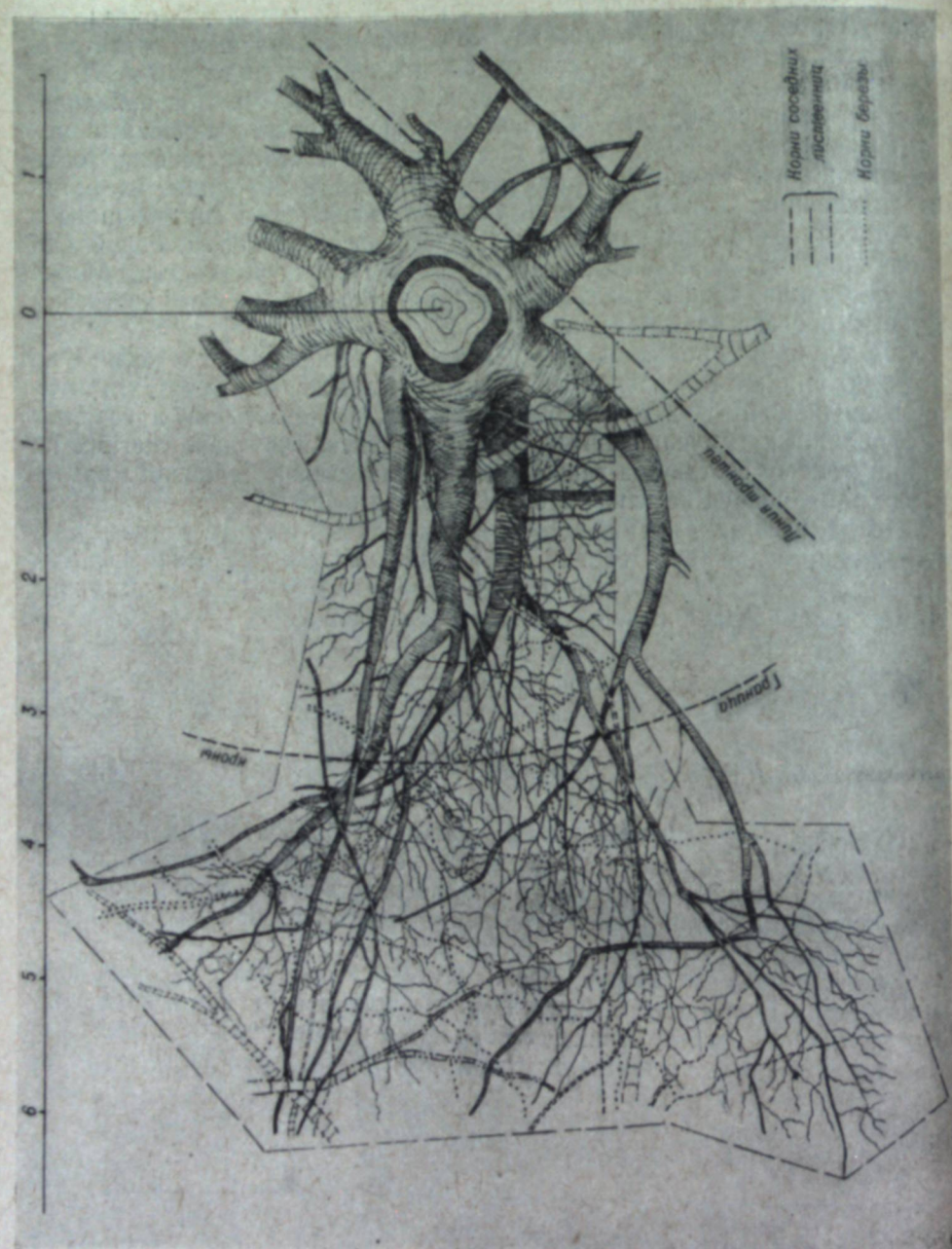


Рис. 2. Корневая система лиственницы курильской в горизонтальной плоскости.

шее количество влаги находится в толще 100—150 см и при этом запас ее мало изменяется в течение вегетационного периода.

Корневая система лиственницы отличается большой пластичностью. Корни исключительно разнообразны как по форме, так и по характеру ветвления (рис. 2). Горизонтальная раскопка показывает, что густая сеть толстых и тонких корней распространяется далеко от оси дерева. Начало этой сети дают 7 основных корневых лап, отходящих от основания дерева. Корни по своему ветвлению подразделяются на 11 порядков. Крупные корни 1 и 2-го порядков имеют толстую чешуйчатую кору светло-бурого цвета, а более мелкие покрыты небольшим слоем гладкой коры. По форме различаются сильносбежистые корни и корни в виде шнуров с различными поперечными сечениями: округлыми, яйцевидными и сердцевидными.

В настоящее время в обширной литературе, посвященной корневым системам древесных пород, помимо описания строения, обычно приводятся данные по линейной протяженности и объему корней по фракциям, насыщенности корнями почвенного профиля и количественное определение сосущей части. Все эти данные недостаточно полно характеризуют корневую систему дерева. Нами предложен метод концентрических окружностей, позволяющий вместе с имеющимися методами наиболее полно характеризовать строение корневой системы дерева.

Рассматривая строение корневой системы в горизонтальной плоскости, видим, что она состоит из основных лап и отдельных корней различных порядков. По мере удаления от оси дерева все они ветвятся и при этом с различной интенсивностью. Закономерно также, что вблизи дерева находится основное количество крупных корней, а с удалением от него увеличивается количество корней небольшого диаметра. Для того, чтобы проследить эту картину, разделим всю корневую систему концентрическими окружностями, центром которых является ось ствола дерева, а радиусы ($R_1, R_2, R_3, \dots, R_n$) имеют длину 1, 2, 3 м и т. д. (рис. 3).

Каждая из концентрических окружностей пересечет какое-то определенное количество корней разного диаметра, в результате чего мы будем иметь число корней различного диаметра на 1, 2, 3 м и т. д., а соответственно и наглядную картину интенсивности ветвления и плотности распространения в зависимости от удаления от оси ствола*.

График (рис. 4) показывает, что наибольшее количество корней, а следовательно, и наибольшая степень ветвления наблюдаются на расстоянии 4—5 м от оси дерева. В этом же пределе имеется максимальное количество мелких корешков диаметром до 0,5 мм. Минимальное количе-

* Данные берутся по четырем полностью раскопанным основным корневых лапам в пределах 20 см толщи.

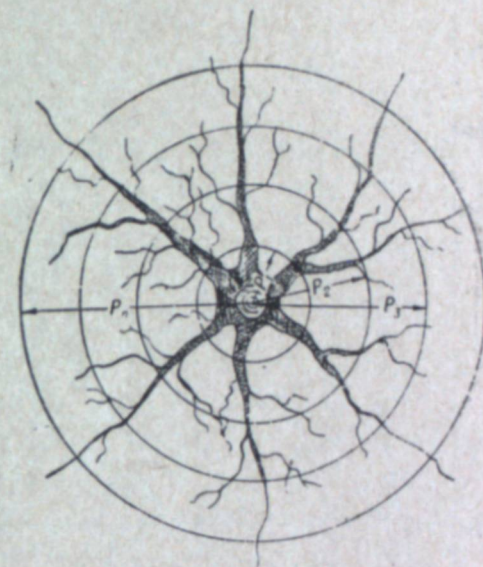


Рис. 3. Метод концентрических окружностей.

ство корешков этого диаметра находится у самого основания дерева. Здесь располагаются преимущественно крупные корни, несущие лишь механическую и проводящую функции.

Отметим, что именно в радиусе 1—2 м от ствола дерева наиболее часто встречаются корни соседних лиственниц диаметром до 0,5 см. Это говорит о том, что пространство, не используемое данным деревом, доступно лишь для соседних деревьев.

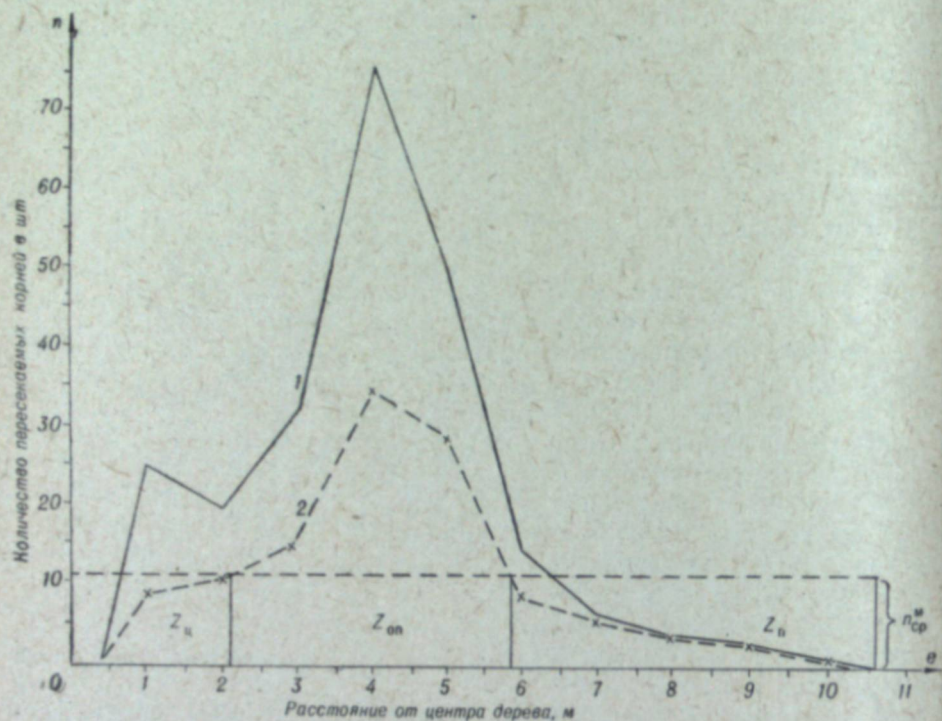


Рис. 4. Зависимость интенсивности ветвления корней от удаления от центра дерева 1 — общее количество корней; 2 — количество корней фракции $< 0,5$ см, $n_{\text{ср}}^m$ — среднее число мелких корней на единицу длины. Зоны распространения корней: $Z_{\text{ц}}$ — центральная, $Z_{\text{оп}}$ — оптимальная, $Z_{\text{п}}$ — периферийная.

В процессе роста корни все дальше отходят от оси ствола, на расстоянии до 10—11 м. Вблизи самого дерева, постепенно утолщаясь, они начинают выполнять главным образом проводящую и опорную функции, в то время, как основная зона потребления располагается на значительном расстоянии от ствола. «Мертвая» для данного дерева зона вблизи ствола постоянно обогащается за счет биологической аккумуляции (опад хвои, коры и т. п.) и осваивается корневыми системами соседних деревьев. В нашем случае отдельные корни соседних деревьев диаметром до 0,5 см тянутся на 8 м в виде тонких шнуров к основанию изучаемого дерева и, разветвляясь в конце, образуют там сеть сосущих корешков.

В вертикальной плоскости корневая система лиственницы (рис. 5) развивается неглубоко, стержневой корень отсутствует. Все корни 1-го порядка, отходящие от пня, идут почти под прямым углом к оси дерева. Вглубь идут корни 3-го, 4-го порядков и т. д. Непосредственно под пнем корни, идущие в глубину, отсутствуют.



Рис. 5. Корневая система лиственницы курильской в вертикальной плоскости.

Наибольшее число корней размещается на глубине 30—50 см. На этой же глубине находится наибольшее число мелких корешков, что связано с благоприятным температурным режимом и условиями увлажнения на этой глубине. Максимальное проникновение корней с диаметром 0,1—0,3 см вглубь достигает 150 см. Корни 1-го порядка, располагаясь поверхностно, не заходят глубже 20—25 см. Основная масса корневой системы находится в слое почвы до 30 см (табл. 2). По всему почвенному профилю до 70 см повесу преобладают корни крупных фракций, а глубже — корни диаметром менее 0,5 см.

Таблица 2

Вертикальное распределение корней				
Глубина, см	Вес корней, г	Вес корней, кг/га	Вес корней 0,5 см, кг/га	Вес корней 0,5 см, кг/га
0—10	650	26000	15600	1040
10—20	642	25680	22800	2860
20—30	426	17040	16400	640
30—40	35,9	1436	740	696
40—50	71,0	2840	2080	760
50—60	28,0	1120	724	396
60—70	75,2	3008	2752	256
70—80	19,9	796	—	796
0—80	1948	77920	61096	16824

Поверхностное распространение корневой системы можно объяснить лишь температурными условиями, так как, по данным Н. А. Взнуздаева и Л. О. Карпачевского [4] в почвах под лиственничниками количества влаги и питательных веществ, необходимых для развития и жизнедеятельности корней, достаточно по всему почвенному профилю в течение всего вегетационного периода.

Корни не распространяются в горизонты с постоянной низкой температурой. Известно, что при температуре почвы ниже +5° жизнедеятельность и интенсивность роста корней снижаются до минимума или прекращаются совсем. В результате же длительной сезонной мерзлоты и плохой проводимости тепла по почвенному профилю в более глубоких слоях постоянно сохраняются низкие температуры. В тех случаях, когда температурный режим почв более благоприятен, корни лиственницы распространяются глубже. В частности, наши раскопки в лиственничниках на каменистых наносах горных речек показали, что корневые системы распространяются до 2 м и более. Это связано с тем, что талые воды способствуют раннему и глубокому оттаиванию почвенно-грунтовой толщи.

В изучаемом нами древостое наблюдается возобновление лиственницы на разлагающихся валежинах. Такой подрост использует гниющую древесину как питательный субстрат. Нами при раскопках отмечалось, что даже в спелом возрасте корни лиственницы используют гниющую валежину, находящуюся в почве. Корень лиственницы, идущий вначале перпендикулярно к валежине, проникает внутрь ее, сильно изгибается и идет дальше вдоль лежащей валежины.

На рис. 6 видно, что корни лиственничного подростка возобновившегося на валежине, идут вдоль волокон древесины, образуя при этом несколько колен. Такие колена корней сохраняются и у лиственниц стар-

шего возраста, которые когда-то возобновились именно на валежинах. При раскопках модельного дерева также обнаружен корень, который имеет такие колена. Поэтому можно предположить, что исследуемое дерево 250 лет назад возобновилось на валежине.

Корни березы белой, встречающиеся при раскопках, как правило, располагаются в почвенном профиле выше лиственничных в толще до 15 см. Корни кустарников — розы, жимолости и можжевельника — располагаются исключительно поверхностно.

Архитектоника корневой системы лиственницы курильской при произрастании ее в условиях лиственничника кустарниково-разнотравного, типична для строения корневых систем лиственницы и в других типах леса. Лишь в отдельных случаях, например на каменистых наносах горных речек и на вертикальном пределе распространения лиственницы, корневые системы ее отличаются существенными особенностями.

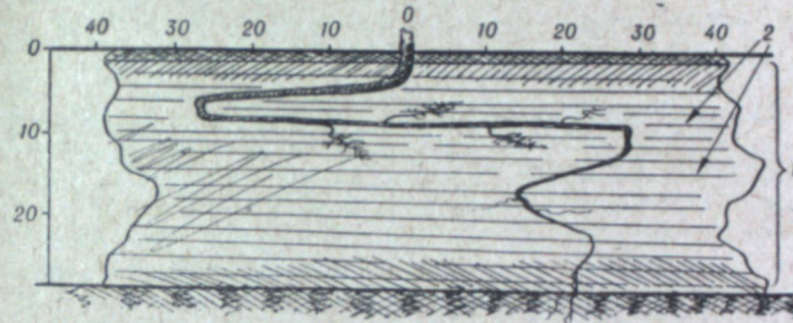


Рис. 6. Корневая система подростка лиственницы, возобновившегося на валежине.

В первом случае особенности строения корневой системы заключаются лишь в сильной деформации корней, распространяющихся среди каменистых наносов, и более глубоком их залегании. При произрастании на высокогорном пределе эти особенности выражаются в образовании придаточной корневой системы, заменяющей отмирающую, и укоренении ветвей.

Полученные данные о распространении корневой системы в горизонтальной плоскости позволяют определить границу площади питания модельного дерева.

ВЫВОДЫ

1. Исследование архитектоники корневых систем лиственницы курильской показало, что корневые системы при своем распространении в горизонтальной и вертикальной плоскостях подчиняются определенным закономерностям, которые выявляются в результате количественного подхода к характеристике их строения.
2. Корневые системы лиственницы курильской распространяются только в поверхностном слое. Поверхностное залегание корневой системы является следствием сезонно-мерзлотного характера вулканических почв.
3. Площадь распространения корневой системы в горизонтальной плоскости значительно больше площади проекции кроны.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. Л. Биркенгоф. Леса центральной части полуострова Камчатки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
2. Г. Ф. Стариков, П. Н. Дьяконов. Леса полуострова Камчатки. Хабаровск, 1954.
3. С. В. Зонн, Л. О. Карпачевский, В. В. Стефин. Лесные почвы полуострова Камчатки и их лесорастительные свойства.— Фойды Камчатской лесной опытной станции ДальНИИЛХ, 1962.
4. Н. А. Визуздаев, Л. О. Карпачевский. К характеристике водно-физических свойств и водного режима лесных почв центральной части долины реки Камчатки. Почвоведение, 1961, № 10.

И. Н. ЕЛАГИН

**ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФАЗ
У ЛИСТВЕННОЙ НА ВЕРХНЕМ И НИЖНЕМ ПРЕДЕЛАХ
ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ГОРАХ КАМЧАТКИ**

Фенология дальневосточных видов лиственницы изучена плохо. Лишь в немногих работах имеются указания на сроки наступления фенологических фаз у этой древесной породы в том или ином районе Дальнего Востока [1—4]. Полностью отсутствуют сведения о характере сезонного развития лиственницы в горах в зависимости от высоты ее местопрорастания над уровнем моря.

В 1960 г. мы провели полустационарные наблюдения за ритмом развития лиственницы курильской в горах Камчатки. Объектом фенологических наблюдений явились лиственничники, находящиеся на западном склоне потухшего вулкана — сопки Плоской (район пос. Козыревск, центральная Камчатская депрессия).

На нижнем пределе распространения лиственницы фенологические наблюдения велись в лиственничнике кустарниково-травяном, приуроченном ко второй террасе р. Камчатки (90 м над ур. м., II—III класс бонитета). Подробная характеристика почв и растительности этого типа леса была опубликована ранее [5, 3].

На верхнем пределе наблюдения велись в лиственничнике голубичном, выше пояса каменноберезняков, в районе горной лесотундры (1230 м над ур. м., V, б класс бонитета). Характеристика почв этого района дана в книге С. В. Зонна, Л. О. Карпачевского, В. В. Стефина [6].

В дальнейшем изложении лиственничник-кустарниково-травяной мы будем называть лиственничником в долине, а лиственничник голубичный — лиственничником в горной лесотундре.

Наблюдения показали, что в 1960 г. снег сошел в лиственничных лесах долины в среднем 29 мая, а в районе горной лесотундры — 10 июня. Почти одновременно с этим у лиственниц наступила фаза развертывания листьев (хвои). Аналогичная фаза у кедрового стланика и жимолости съедобной наступила в долине примерно на 15 дней позже, чем у лиственницы, а в условиях горной лесотундры — на месяц позже (см. таблицу).

Развертывание хвои у лиственницы началось после того, как максимальная температура воздуха в долине на высоте 2 м достигла 15°, а температура почвы на глубине 10 см стала повышаться днем до 7°. В условиях горной лесотундры названные показатели были несколько ниже (на 2—3°). Характерно, что в этот наиболее сухой период весны температура верхнего горизонта почвы в лиственничниках долины очень близка к температуре в горах. Позднее, когда начинается бурное таяние

Даты начала фенологических фаз у растений лиственничных лесов на нижнем (90 м над ур. м.) и верхнем (1230 м над ур. м.) пределах их распространения в 1960 г.

Виды	Районы наблюдения	Развертывание листьев	Летняя вегетация	Осеннее расцветивание листьев	Бутонизация	Цветение	Созревание плодов	Распадение плодов
Лиственница курильская	Горная лесотундра	12/VI	18/VII	14/IX	—	—	31/VIII	—
	Долина	9/VI	26/VI	13/IX	—	19/V	20/VIII	23/IX
Жимолость съедобная	Горная лесотундра	9/VII	20/VII	23/VIII	25/VI	5/VII	15/VII	15/IX
	Долина	2/VI	6/VII	17/VIII	9/VI	24/VI	1/VII	30/VII
Кедровый стланик	Горная лесотундра	10/VII	—	26/VIII	20/VII	—	—	—
	Долина	14/VI	29/IX	20/VIII	—	6/VII	—	—
Смородина красная	Горная лесотундра	—	9/VII	18/VIII	—	9/VII	9/VII	13/VIII
	Долина	—	2/VII	17/VIII	—	23/VI	5/VII	17/VIII
Брусника	Горная лесотундра	—	—	—	9/VII	21/VII	17/VIII	10/IX
	Долина	—	—	—	19/VI	4/VII	11/VIII	30/VII
Грушанка красная	Горная лесотундра	—	—	—	9/VII	25/VII	8/IX	—
	Долина	—	—	—	9/VI	5/VII	17/VIII	29/IX
Линия	Горная лесотундра	—	—	—	8/VII	22/VII	7/IX	—
	Долина	—	—	—	1/VII	15/VII	30/VIII	18/IX

Примечание. Прочерк в графах означает, что начало фазы не было отмечено.

снега в горах, количество осадков увеличивается, горная лесотундра часто оказывается покрытой облаками, в результате чего температура почвы не только не повышается, а по сравнению с весенним периодом, сильно снижается*. В долине этого явления не наблюдалось.

У лиственницы фаза летней вегетации начинающаяся с момента прекращения роста листьев или хвои первой генерации (на брахибластах), наступила в долине примерно на 22 дня раньше, чем в горной лесотундре; у жимолости — на 14 дней, у смородины — на 7 дней раньше. У кедрового стланика она наступила в долине лишь 29 сентября, а в горной лесотундре ее вообще не было: хвоя ушла под зиму недоразви-

* Сопка Плоская (абсолютная высота 4108 м над ур. м.) почти на 2/3 покрыта вечными снегами, которые оказывают большое влияние на климат горной лесотундры.

той. Продолжительность фазы летней вегетации у лиственницы в районе горной лесотундры равнялась в 1960 г. 27 дням, в то время как в долине — 48 дням. Средняя максимальная температура воздуха в течение этой фазы равнялась в горах 10°, а в долине 17°. Почва в горах прогревалась на значительно меньшую глубину и слабее. Таким образом, весенне-летние фазы развития деревьев и кустарников в долине начинаются намного раньше, чем в условиях горной лесотундры. Это объясняется не только более высокой температурой воздуха и почвы, но и отсутствием сильных холодных ветров, столь обычных в горах.

В то же время осенние фазы развития и прежде всего фаза осеннего расцветивания листьев в долине наступают в те же сроки, что и в условиях горной лесотундры или даже несколько раньше.

Прекращение вегетации растений на Камчатке происходит под влиянием первых заморозков, которые в долине сильнее, чем в районах высокогорий. Так, 14 августа в долине был отмечен первый заморозок (—0,3°), в условиях горной лесотундры температура воздуха равнялась только 0,2°. Через 7 дней в долине температура воздуха снизилась до —4,5°, тогда как в лесотундре заморозка опять не было (1,0°).

По-видимому, эти различия в силе первых заморозков в долинах и на склонах гор тем больше, чем континентальнее климат. Соответственно и большим должно быть запаздывание осенних фаз в горах. Это предположение подтверждается наблюдением Н. Н. Галахова [7], который в более континентальной, чем Камчатка, Амурской области отмечал значительное запаздывание начала осенних фаз у лиственницы даурской на вершине сопки, по сравнению с нижними частями ее склонов.

В отличие от вегетативных, развитие генеративных органов у лиственницы и всех сопутствующих ей видов отличается одной общей закономерностью — в горной лесотундре все фазы развития генеративных органов наступают значительно позднее, чем в условиях долины (см. таблицу). В холодные годы из-за этого у ряда видов (кедровый стланик, грушанка, линия) фаза созревания плодов сильно затягивается и к началу зимы не успевает закончиться. Поэтому растения лиственничного леса на верхнем пределе его распространения отличаются значительно большей, чем в долине, периодичностью плодоношения.

Изложенное выше позволяет констатировать, что на различных высотах местности лиственница курильская вступает в период вегетации примерно при одних и тех же экологических условиях. Однако ход изменения термического фактора высоко в горах и в долинах различен. Вследствие этого продолжительность весенних и осенних фаз развития в горной лесотундре значительно больше, а фазы летней вегетации намного меньше, чем в долине. В связи с этим можно предположить, что производительность древостоев (в горах V бонитет, в долине II—III бонитеты) зависит, кроме всего прочего, не от общей продолжительности периода вегетации растений (считая с момента набухания почек до осеннего расцветивания листьев), а от продолжительности фазы летней вегетации. Чем раньше наступает фаза летней вегетации и чем благоприятнее условия обитания растений в течение этой фазы, тем выше производительность леса, так как именно в период прохождения этой фазы у лиственницы растут побеги продолжения (лонгибласты), а в годичном кольце накапливается поздняя древесина.

ЛИТЕРАТУРА

1. А. П. Васьковский. *Ход сезонных явлений в окрестностях Магадана*. Магадан, Магаданское книжное изд-во, 1954.
2. А. П. Васьковский. *Календарь природы Северо-Востока СССР*. Магадан, Магаданское книжное изд-во, 1962.
3. И. Н. Елагин. *Сезонное развитие лиственничного леса*. Сообщ. лаборатории лесоведения, вып. 6. Изд-во АН СССР, М., 1962.
4. О. Б. Михалевская. *О сроках формирования генеративных почек лиственницы даурской и ели аянской на Камчатке*. Бот. ж., 1962, т. XLVII, № 11.
5. Н. А. Вазуздаев, Л. О. Карпачевский. *Характеристика воднофизических свойств и водного режима лесных почв центральной части долины р. Камчатки*. Почвоведение, 1961, № 10.
6. С. В. Зонн, Л. О. Карпачевский, В. В. Стефин. *Лесные почвы Камчатки*. М., Изд-во АН СССР, 1963.
7. Н. Н. Галахов. *Влияние рельефа и экспозиции на ход осенних фитофеноявлений*. Бот. ж., 1956, т. XLI.

Н. П. МИШУКОВ

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ СМОЛОПРОДУКТИВНОСТЬ СОСНЫ В СРЕДНЕОБСКОМ БОРУ

В сосновых насаждениях Среднеобского бора, относящихся к наиболее продуктивным в Западной Сибири [1], широкое развитие получило подпочное производство. Однако низкая смолопродуктивность деревьев существенно сдерживает как рост производительности труда в этом производстве, так и общий объем подсочки. Поэтому повышение смолопродуктивности деревьев — необходимое условие для дальнейшего развития подсочки сосны. Решить эту задачу можно, в частности, пользуясь методами селекции.

Особое место в селекции древесных пород принадлежит отбору по прямому признаку, который позволяет, как отметил А. С. Яблоков [2], в короткое время получать положительный результат. Эффективность отбора на смолопродуктивность зависит от наличия в популяции форм, различающихся по этому признаку. Изучению этого вопроса в условиях Среднеобского бора и было посвящено данное исследование.

Методика работы заключалась в следующем. В двух наиболее распространенных и продуктивных типах леса — сосняке-брусничнике и сосняке разнотравном — в заподсоченных одновозрастных насаждениях 70—80 лет было заложено по две пробных площади, на которых детально описывались и измерялись таксационные показатели у всех деревьев (диаметр и высота стволов, ширина и протяженность крон, высота поднятия трещиноватой коры, сукковатость, угол прикрепления и очищаемость от сучьев). Смолопродуктивность в 1962 г. определяли на всех пробах после трех подновок, сделанных с паузой в три дня. (Некоторым отступлением от производственной подсочки явилось лишь соблюдение равных размеров карр у всех деревьев). В 1963 г. на пробах 1, 2 было произведено повторное измерение смолопродуктивности.

Полученные результаты, характеризующие изменчивость деревьев по смолопродуктивности, обработанные методами математической статистики, приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, смолопродуктивность деревьев в насаждении колеблется в очень широких пределах, значительно превышающих колебания таксационных показателей деревьев, приведенных в «Лесной таксации» [3].

Повторные измерения выходов живицы, сделанные на пробах 1, 2 у тех же деревьев, показали, что при несколько повышенном выходе живицы с каждого дерева различия в смолопродуктивности отдельных деревьев в насаждении практически постоянны: одни деревья дают в несколько раз больше живицы, чем другие. Например, на пробе 1 при средней смолопродуктивности одного дерева, равной $30,56 \text{ см}^3$ в 1962 г.

Таблица 1

Индивидуальная изменчивость смолопродуктивности сосны в Среднеобском бору (по выходу живицы на три карроподновки в см³)

№ проб	Тип леса	Крайние значения	Средняя арифметическая ошибка	Среднее квадратическое отклонение	Коэффициент вариации, %	Показатель точности, %
1962						
1	Сосняк-брусничник	2—180	30,56±2,12	21,86	71,7	6,9
4	То же	7—118	32,79±1,71	20,58	62,7	5,2
2	Сосняк разнотравный	4—120	19,95±1,27	13,00	65,2	6,4
3	То же	2—113	38,13±2,16	21,93	57,3	5,7
1963						
1	Сосняк-брусничник	3—192	33,01±2,43	25,18	75,8	7,4
2	Сосняк разнотравный	2—140	24,60±1,55	15,63	63,7	6,3

и 33,01 см³ в 1963 г., выход живицы у деревьев № 5, 6 и 101 составил соответственно 22 и 24, 10 и 13, 14 и 14 см³, т. е. был значительно меньше среднего, в то время как у деревьев № 4, 111 и 114 он был намного выше (47 и 56, 79 и 83, 180 и 192 см³).

В табл. 2 приведены данные о наличии в насаждениях Среднеобского бора деревьев, имеющих повышенную смолопродуктивность. Видно, что около 35—40% деревьев имеют смолопродуктивность выше средней, а 5—10% деревьев отличаются по выходу живицы от среднего дерева более чем в два раза. Эти деревья и представляют наибольший интерес для селекции.

Различия в смолопродуктивности объясняются, с одной стороны, неоднородностью конкретных условий произрастания деревьев, что имеет место даже в пределах отдельного насаждения и в значительной мере проявляется в росте деревьев в толщину и высоту, в степени развития их кроны, и, с другой стороны, генетической разнокачественностью деревьев

Таблица 2

Встречаемость деревьев с разной смолопродуктивностью

№ проб	Процент деревьев со смолопродуктивностью выше средней	
	всего	в два раза выше средней
1	39,3	8,4
2	38,3	4,8
3	35,0	8,7
4	37,2	9,7

в насаждении. Уже давно установлена положительная связь между выходом живицы и размерами подсачиваемого дерева и его кроны [4, 5]. Такая связь обнаружена и нами. Однако при статистической обработке данных выяснилось, что она не является полной. Так, например, коэффициент корреляции между толщиной дерева и его смолопродуктивностью на пробе 1 равен +0,425, на пробе 2 +0,365, т. е. значения коэффициентов корреляции говорят о прямой, но слабой связи между этими признаками. Слабую связь между толщиной дерева и его смолопродуктивностью подтверждают многочисленные случаи, когда равные по толщине деревья отличаются по выходу живицы в несколько раз. Еще менее тесная связь обнаружилась между высотой дерева и смолопродуктивностью — коэффициенты корреляции в этом случае не превышали +0,3. Зависимость между

шириной и протяженностью кроны, с одной стороны, и выходом живицы с другой, характеризуется следующими коэффициентами корреляции: на пробе 1 +0,221 и +0,117, на пробе 2 +0,487 и +0,118, на пробе 3 +0,359 и +0,103, на пробе 4 +0,201 и +0,084.

Из приведенного ясно, что таксационные показатели деревьев, обусловленные в значительной мере индивидуальными условиями произрастания, далеко не в полной мере определяют их смолопродуктивность. Важная роль в этом принадлежит генетическим различиям деревьев по этому признаку.

Различия в смолопродуктивности деревьев характеризуются не только количественной стороной, но и качественно. Окраска живицы у деревьев различна и колеблется от зеленовато-желтой до белой. Например, на пробе 3 оказалось около 12% деревьев с зеленовато-желтой живицей, 40% с белой и 48% с промежуточной между белой и зеленовато-желтой. Зеленая живица, по М. В. Ливадину, отличается худшими качествами [6].

Существует мнение, что выход живицы имеет связь с высотой поднятия трещиноватой коры по стволу: чем выше поднимается трещиноватая кора, тем смолопродуктивнее дерево. По этому косвенному признаку и предлагалось вести отбор смолопродуктивных сосен [7]. Однако коэффициенты корреляции, вычисленные по этим признакам для наших пробных площадей (на всех пробах они менее +0,2), показали недостоверность такой связи, что согласуется с данными Е. П. Проказина [8], полученными при исследованиях в лесах европейской части страны. Не обнаружилось тесной связи и с другими внешними признаками деревьев, что говорит о трудности ведения селекции на смолопродуктивность по косвенным признакам.

В заключение следует отметить, что сильная изменчивость сосны по смолопродуктивности в Среднеобском бору создает предпосылки для повышения общей смолопродуктивности этих насаждений, по крайней мере, в два-три раза. Для этого необходимо отбирать и размножать деревья, дающие в одинаковых условиях при равных таксационных показателях большее количество живицы, т. е. воспользоваться методом отбора по прямому признаку.

Возможности проведения такой работы в Приобских борах очень широкие, так как существующие правила лесозащиты во многих случаях предусматривают обязательное проведение подсадки насаждений перед рубкой.

Размножение смолопродуктивных сосен может осуществляться посевом семян, собранных с этих деревьев непосредственно в насаждениях, поскольку доказано, что признаки смолопродуктивности в этом случае передаются потомству [8]. Еще более надежные результаты можно получить при сборе семян с семенных плантаций, заложенных прививкой черенков со смолопродуктивных сосен, так как в этом случае создаются возможности контроля за опылением.

Биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/1 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. В. Крылов. Леса Западной Сибири. М., 1961.
2. А. С. Яблоков. Селекция древесных пород. Сельхозиздат, 1962.
3. Н. П. Анучин. Лесная таксация. Гослесбумиздат, 1960.
4. Г. Ф. Рыжков. Подсочка сосны. М.—Л., КОИЗ, 1933.

5. П. К. Кутузов. Подсочка хвойных пород. Гослесбумиздат, 1951.
6. М. М. Вересин. Лесное семеноводство. Гослесбумиздат, 1963.
7. В. П. Гавриш. Многоформенность хвойных пород и практическое использование ценных форм сосны и ели.— Лесное хозяйство, 1938, № 1.
8. Е. П. Проказин. Селекция смолопродуктивных форм сосны обыкновенной.— Сб. работ по лесному хозяйству «Опыт и достижения по селекции лесных пород», вып. 38. Изд-во МСХ СССР, 1959.

С. П. РЕЧАН

ФРАГМЕНТЫ РЕЛИКТОВЫХ ЛЕДНИКОВЫХ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ НА БАЩЕЛАКСКОМ ХРЕБТЕ

(Северо-Западный Алтай)

Летом 1963 г. в верховьях р. Каракол (Северо-Западная часть хребта) на высоте 1800—1900 м над ур. м. автором были встречены два участка лиственничного редколесья с лишайниковым и бруснично-ритидиевым покровом. Структура и флористический состав ценозов представляли резкий контраст с характером лесного пояса, формировавшегося в условиях умеренно влажного климата, имели общие черты с подгольцовыми лиственничниками Юго-Восточного Алтая.

Башчелакский хребет, один из крупных северных хребтов Алтая, вытянут с юго-востока на северо-запад и имеет средние высоты около 2000 м над ур. м. Для периферии хребта характерны низкогорные элементы рельефа, но с довольно крутыми склонами. Для внутренних его частей типичен глубокий врез долин, преобладают элементы эрозийного среднегорья. На гребне хребта развиты альпийские формы рельефа.

На схеме О. А. Раковец и Г. А. Шмидт [1] в северо-западной части хребта показаны небольшие ледники верхнечетвертичного времени. В настоящее время ледников на Башчелаке нет [2].

О климате различных частей хребта можно судить по растительности (метеостанций на хребте нет). Для Башчелака характерен умеренно влажный климат с колебанием осадков от 400 до 700 мм в год, а возможно и больше; хорошо выражена вертикальная поясность. С увеличением абсолютной высоты возрастает количество выпадающих осадков.

Общие сведения о характере растительности хребта можно почерпнуть из карты растительности А. В. Куминовой [3]. Однако там слабо отражено изменение лесов, обусловленное вертикальной поясностью.

Окружающие хребет широкие речные долины заняты степями и лесостепными разнотравными лиственничниками (доминанты покрова: *Carex macroura*, *Iris ruthenica*, злаки, полыни и другие представители лугового-степного и лесо-лугового разнотравья). С высоты 1000 (800) м над ур. м. развит лесной пояс, поднимающийся до высоты 1600—1700 м над ур. м. В нем выделяются три подпояса: 1) березово-лиственничный, 1000—1300 м над ур. м.; 2) лиственнично-кедрово-пихтовый смешанной темнохвойной тайги, 1300—1500 м над ур. м.; 3) пихтово-кедровый субальпийско-таежный, 1500—1600 (1700) м над ур. м.

В нижнем подпоясе, занимающем низкогорные элементы рельефа, на южных склонах распространены лиственничники разнотравные с до-

минированием осочки; на северных — разнотравно- и крупнотравновейниковые с участием в составе древостоя березы бородавчатой; встречаются небольшие примеси кедра и ели. Леса отличаются средней производительностью — III—IV классов бонитета, реже II.

Выше элементы эрозионного среднегорья занимают лиственнично-пихтово-кедровые леса типично горно-таежного облика. Для них характерно развитие зеленомошной, вейниковой и крупнотравной групп типов леса, смешанный состав древостоя, довольно высокая производительность — от I до III классов бонитета, высокая сомкнутость.

Узкой полосой выше таежного подпояса идут субальпийские кедррачи, перемежающиеся пихтачами или кедрачами со вторым ярусом из пихты, насыщенные таежными элементами. Леса носят островной характер. Приводим более подробное описание верхней границы леса.



Рис. 1. Верхняя граница леса на Башелакском хребте.

В обследованной части хребта верхняя граница на крутом (30—40°) северном склоне образована кедрово-пихтовым разреженным насаждением с чернично-бадановым покровом (рис. 1). Отдельные маяки кедра в возрасте 300 лет имеют высоту 16 м при среднем диаметре 74 см. Пихта отличается разновозрастностью; в 200 лет достигает высоты 15 м при среднем диаметре 22 см; в 100 лет имеет высоту 8 м. Размещена пихта куртинами вокруг старых кедров. Под пологом куртин и по окраине их наблюдается обильное разновозрастное возобновление пихты в количестве 10—15 тыс. штук на 1 га. В 10 лет подрост имеет среднюю высоту 10 см, в 60 лет — 3 м. Молодые пихточки легко повреждаются снежными лавинами (обломаны вершины, ободрана кора). В подлеске с незначительной сомкнутостью встречается березка круглолистная — *Betula rotundifolia*, жимолость алтайская — *Lonicera altaica*, рябина — *Sorbus sibirica*. Последний вид более типичен на Алтае для пихтачей таежных и черневых. Травяно-кустарниковый ярус занимает 60% площади. В нем доминирует бадан — *Bergenia crassifolia* Cop³, черника — *Vac-*

cinium myrtillus Sp.-Cop¹; замечен редкий папоротник высокогорий — *Polystichum lonchitis* с обилием Sp. Этот вид имеет разорванный альпийско-голарктический ареал. На Алтае отмечен в западной его части, на Катунском и Коргонском хребтах как довольно редко встречающийся вид, на россыпях, в тенистых местах и по берегам рек в высокогорье [4]. С обилием Sp. (рассеянно) в покрове встречаются настоящие альпийцы: фиалка двухцветковая — *Viola biflora*, водосбор крупный — *Aguilegia glandulosa*, шульдия — *Schultzia crinita*; с обилием Sol. отмечены таежные виды: щитовник игольчатый — *Dryopteris spinulosa*, линнея — *Linnaea borealis*.

Сочетание в покрове таежных видов с альпийскими говорит об интенсивных сменах растительности у верхней границы. Такое смешение таежного пояса, внедрение его в субальпийский обусловлено современным увлажнением и потеплением климата [5, 6].

Более пологие формы рельефа заняты субальпийскими кедрачами или кедрачами со вторым ярусом пихты, роскошно развитым травяным покровом из субальпийского крупнотравья. Несколько выше по склону, до 1800 м над ур. м. по россыпи поднимаются кедр с флагообразной кроной и приютившейся под ними стланниковой пихтой в окружении березки круглолистной и можжевельника сибирского.

Прямо над редколесьем высится вал одной из боковых морен исчезнувшего в настоящее время небольшого ледника. Вал морены, сложенный из неокатанных глыб, обрамляет с северо-востока кар. В глубине кара находится небольшое мелкое озеро. Такие озера, образующиеся в старых карах, на Алтае называют коль-де-оюк. Дно кара лежит на высоте 1850—1900 м над ур. м.

На юге прямо над озером на 70—100 м поднимается отвесная стена гребня с небольшим забоем снега. На одном из молодых выпуклых уступов, рядом с озером приютилось лиственничное редколесье с мощным лишайниковым покровом на таком же обломочном материале.

Почвы не развиты, если не считать тонкую присыпку мелкозема. Ярус деревьев представлен сильно разреженной лиственницей столетнего возраста высотой от 5 до 8 м. Сомкнутость полога не более 03 при среднем диаметре 10—12 см и небольшой величине крон. Размещение деревьев равномерное. По окраине куртины замечен разновозрастный подрост лиственницы (до 200 штук на 1 га). Подлесок имеет сомкнутость 02. В нем встречается очень редкая в этих местах ива саянская — *Salix sajanensis* и типичный представитель высокогорных редколесий Западного Алтая — береза извилистая — *Betula tortuosa*. Кроме них, отмечен можжевельник сибирский — *Juniperus sibirica*. Не выходит из яруса подлеска кедр — *Pinus sibirica*. Травяной покров развит слабо, занимает 40% площади и представлен пятнами брусники — *Vaccinium Vitis idaea*, бадана — *Bergenia crassifolia*, водяники — *Empetrum nigrum*, типчака — *Festuca supina*. В развитом ярусе лишайников, сплошь покрывающем поверхность, отмечены кладонии: *Cladonia alpestris* Cop.²—Cop.³, *Cl. rangiferina* Cop.¹—Cop.², *Cl. silvatica* Sp., заметна *Cetraria islandica* Sol.—Sp. Из мхов довольно много *Rhytidium rugosum*. Этот уступ молодого кара недавно занят лесной растительностью. Невыработанность структуры и отсутствие следов деревьев более старого поколения говорят о молодости ценоза.

Выше, по внутреннему склону кара с юго-западной стороны, на плоском уступе с крутизной 25° встречен березовый лиственничник бруснично-ритидиевый на таком же грубо обломочном материале с малоразвитыми щебнистыми почвами (рис. 2). Ярус деревьев смешанного состава

ва 4ЛцЗКЗБ* едва образует древостой с полнотой 0,2—0,3. Лиственница в возрасте 100 лет имеет высоту 7 м, средний диаметр 12 см; береза в 50 лет достигает высоты 8 м при среднем диаметре 14 см; кедр в 70 лет имеет близкие показатели: среднюю высоту 7 м, средний диаметр 12 см.

Общий запас древесины незначителен, а производительность ниже Vа класса бонитета. Суровый климат сказался на общем состоянии деревьев. Все они искривлены, с обломанными сучьями, вершинами. Большое количество поваленных стволов диаметром около 30 см, слегка разложившихся, говорит о том, что лес существовал здесь значительное время. Под пологом старшего поколения наблюдается обильный разновозрастный подрост общего состава 6К4Лц в количестве около 10 тыс. штук на 1 га. Высота кедра в 15—20 лет — 10 см; лиственница в 20—30 лет имеет максимальную высоту 1 м. В разреженном, равномерно



Рис. 2. Лиственничник бруснично-ритидиевый.

размешенном ярусе подлеска с сомкнутостью 03 много *Salix sajanensis*, встречаются *Sonicera altaica*, *Spiraea chamaedryfolia*, *Betula rotundifolia*, *Sorbus sibirica*, *Juniperus sibirica*. Травяной покров развит довольно хорошо, имеет сомкнутость 06 и состоит из брусники — *Vaccinium Vitis idea* — Соп.², бадана — *Bergenia crassifolia* — Соп.¹, типчака — *Festula supina* — Sp., вейника Лангсдорфа — *Calamagrostis langsdorffii* и тупоколоськового *C. obtusata*, мышатника — *Termopsis* Sp. и водяники. Мохово-лишайниковый ярус хорошо развит, имеет покрытие 08. Общий фон дает *Rhytidium rugosum*. Много кладоний. С обилием Sp. встречается мох — *Pleurozium schreberi*.

Особенностью описываемых лиственничников является смешение в подлеске видов подгольцовых — *Salix sajanensis*, *Betula rotundifolia* — с доминантом подлеска лесостепных и таежных лиственничников — *Spiraea chamaedryfolia* и видом кедрово-пихтовой тайги на Алтае — *Sorbus sibirica*. Подобная картина наблюдается и в травяно-кустарничковом ярусе.

* Береза извилистая обычно распространена единичными экземплярами; впервые отмечена как доминант древесного яруса.

В нем встречаются виды, характерные для лиственничников Юго-Восточного Алтая, таежных и подгольцовых, и не типичные для лесов Западного и Северо-Западного Алтая. Брусника — доминант травяно-кустарничкового яруса елово-лиственничной тайги; типчак — типичный представитель тундро-степи; водяника также распространена в подгольцовых ценозах Юго-Восточного Алтая. Вейник тупоколоськовый — характерный вид лиственнично-кедровой тайги Западного и Центрального Алтая. В обеих ассоциациях отмечен сухой мох — *Rhytidium rugosum*. В Юго-Восточном Алтае он является доминантом напочвенного покрова лесостепных лиственничников, замещая в лесостепи лишайники. Лишайниковый покров на Алтае распространен в горных тундрах Юго-Восточного Алтая и не характерен для Центрального и Западного Алтая.

Л. Н. Тюлина (7, 8) называет *Rhytidium rugosum* компонентом лесостепных лиственничников из лиственницы сибирской в Забайкалье.

Если наличие таежных видов — *Lonicera altaica*, *Spiraea chamaedryfolia*, *Sorbus sibirica*, *Calamagrostis obtusata* — в лиственничнике бруснично-ритидиевом можно объяснить современным смягчением климата и расширением таежными растениями экологического ареала, то присутствие *Salix sajanensis* и структуру лиственничника лишайникового одними современными тенденциями изменения климата вряд ли можно объяснить. Это скорее говорит об их реликтовом характере. Ива саянская — вид, обычный в кустарничковых тундрах Саян. На Алтае встречается редко и преимущественно в восточной его части. Наличие ее в ассоциации свидетельствует о флористической связи ценоза с гольцами Саян. Одна из немногих палеоботанических работ по Алтаю — работа О. В. Матвеевой [9], посвященная стратиграфии четвертичных отложений на основании спорово-пыльцевого анализа, страдает недостатком материала именно по горной части Алтая и не дает ясного представления о характере растительности в плейстоцене. В голоцене, как считает О. В. Матвеева [9], характер растительности был близок к современному. По структуре лиственничник лишайниковый и лиственничник бруснично-ритидиевый близки к лиственничникам подгольцовым Юго-Восточного Алтая. В бассейне р. Джасатор, откуда ледник ушел сравнительно недавно, развиты леса со сходным составом подчиненных ярусов: лиственничники ерничково-лишайниковый, ерничково-брусничный, бруснично-ритидиевый и др.

Разрыв ареалов ценозов показывает, что связь описанных выше лиственничников с лесами Юго-Восточного Алтая существовала в прошлом. Е. М. Лавренко [10] вслед за И. М. Крашенинниковым [11] рассматривал примесь альпийцев в степных ассоциациях как «остатки фитоценозов перигляциальных степей времен последнего оледенения». И. М. Крашенинников [12] такое сочетание видов называл «комплексом плейстоценовой лесостепи». В. В. Ревердатто [13] выделяет перигляциальную зону — лесотундростепь, перемещающуюся перед наступающим или за отступающим ледником. Л. Н. Тюлина [8] считает, что характерная для верхних поясов гор Южной Сибири елово-лиственничная лесотундростепь «в ледниковое время вслед за среднегорным сосново-лиственничным комплексом спускалась и на равнины». И, несомненно, имела большое распространение.

В плейстоцене развитие и отступление ледника вызывало широкие миграции и отдельных видов, и целых ценозов. Общие закономерности изменения климата усложнялись местными изменениями рельефа и климата. Продолжающееся поднятие страны, с одной стороны, и усилившиеся в связи с этим эрозионно-денудационные процессы, с другой, усиливали

миграции. Наряду с этим оказалось возможным сохранение в условиях горной страны и отдельных видов*, и целых ценозов**.

В период развития ледников «перигляциальная зона» доходила до степной зоны. При сокращении ледников фитоценозы «перигляциальной зоны» являлись авангардом лесного пояса и заселяли территории, освобожденные ледниками. Когда ледник исчезал и климатический режим резко улучшался, остатки «зоны» были частично поглощены таежными ценозами.

На Башелаке ледниковый кар с характерным для него холодным микроклиматом (из-за застоя холодного воздуха, забоя снега) явился последним прибежищем реликтовых ассоциаций «перегляциальной зоны». При сохранении современной направленности изменений климата эти лиственничники должны исчезнуть. Предвестником тому служит энергичное внедрение таежных элементов флоры.

Описанные изолированные лиственничники подтверждают былое широкое распространение ландшафтов лиственничных редколесий перигляциальной зоны и дают приближенное представление о структуре и составе перигляциального пояса на Алтае во времена плейстоценовых оледенений.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
17/III 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. О. А. Раковец, Г. А. Шмидт. О четвертичных оледенениях Горного Алтая.— Тр. Комисс. по изучению четвертич. периода, 1961, т. XXII.
2. М. В. Тронов. Очерки оледенения Алтая.— Зап. Всес. геогр. об-ва, нов. серия, т. 9, М., 1949.
3. А. В. Куминова. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960.
4. П. Н. Крылов. Флора Западной Сибири. Т. I, 1927.
5. Г. И. Галазий. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика.— Тр. Бот. ин-та АН СССР, Геоботаника, вып. 9, М.—Л., 1954.
6. Г. В. Крылов. Природа лесов Западной Сибири и направление использования и улучшения их богатства.— Тр. по лесн. хоз. Зап. Сибири, вып. 3, Новосибирск, 1957.
7. В. И. Баранов, П. П. Поляков. Геоботанические исследования в Восточном Алтае.— Уч. зап. Казанск. ун-та, 1936, т. 96, кн. 6, вып. 3.
8. Л. Н. Тюлина. Из истории растительности побережья Байкала. Ин-т географии АН СССР, Проблемы физич. географ., 1950, XV.
9. О. В. Матвеева. Спорово-пыльцевые спектры четвертичных отложений предгорий Алтая, горных районов Восточного Алтая и Западной Тувы.— Тр. Геол. ин-та АН СССР, 1960, вып. 31.
10. Е. М. Лавренко. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. Растительность СССР, 1938, т. I.
11. И. М. Крашенинников. Из истории развития ландшафтов южного Урала. Л., 1927.
12. И. М. Крашенинников. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Советская ботаника, 1939, № 6—7.
13. В. В. Ревердатто. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. Советская ботаника, 1940, № 2.

* Рефугиумы третичной флоры в бассейне Телецкого озера, Кузнецкого Алатау отмечены П. Н. Крыловым [14, 15], А. В. Куминовой [16], в Северо-Чуйских белках долины р. Сайлюгем — Б. К. Шишкиным [17].

** Липовый остров в Кузнецком Алатау на четвертичных отложениях отмечен П. Н. Крыловым [14], М. М. Ильиным [18]. Травяные лиственничники из сибирской долины отмечены П. Н. Крыловым [14, 15], А. В. Куминовой [16], в Северо-Чуйских белках долины лиственничниками Алтая [18].

14. П. Н. Крылов. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. Томск, 1891.
15. П. Н. Крылов. Тайга с естественно-исторической точки зрения.— Сб. «Научные очерки Томского края». Томск, 1898.
16. А. В. Куминова. Телецкий рефугиум третичной растительности.— Изв. Вост. фил. АН СССР, 1957, № 2.
17. Б. К. Шишкин. О некоторых растениях, найденных на Алтае летом 1927 г.— Изв. Томск., отд. РБО, 1931, т. III, вып. 1—2.
18. М. М. Ильин. Третичные реликтовые элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение.— Матер. по ист. флоры и растительности СССР, вып. I, М.—Л., 1941.

А. В. ЛЕБЕДЕВ

РОЛЬ ЛЕСА В УВЕЛИЧЕНИИ СТОКА РЕК СИБИРИ

Изучением гидрологической и климатологической роли лесов европейской территории СССР занимались многие исследователи [1—3]. На территории Сибири такие работы не проводились, и наши исследования являются первым опытом в этом направлении. Изучение влияния леса на осадки, испарение и сток в бассейнах Оби и Енисея показало, что выводы, полученные для европейской территории, не могут использоваться для территории Сибири. Это связано с различными количественными характеристиками гидроклиматического режима.

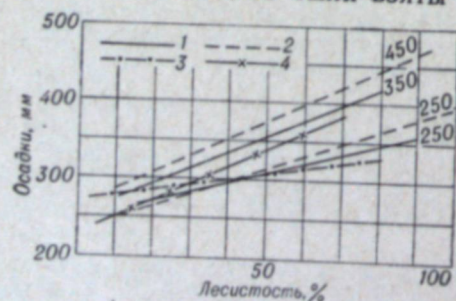
В течение 1962 и 1963 гг. в Институте леса и древесины СО АН СССР проводились исследования влияния леса на основные составляющие водного баланса (осадки, испарение и сток) в бассейнах рек Оби и Енисея с использованием стационарных наблюдений гидрометеорологических станций и постов. Для исследования были выбраны равнинные районы.

Первый район, названный Северо-Барабинским, расположен между $55^{\circ}30'$ и $56^{\circ}30'$ с. ш. и 75° — 80° в. д. Второй, Северо-Кулундинский, — между $53^{\circ}30'$ и $54^{\circ}20'$ с. ш. и 81° — 84° в. д. Третий район, Красноярско-Ачинский, — между $55^{\circ}30'$ — $56^{\circ}30'$ с. ш. и 89° — 94° в. д. Четвертый район, Канский, расположен между $55^{\circ}20'$ — $56^{\circ}20'$ с. ш. и 94° — 98° в. д.

За характерный район станции принят круг радиусом 25 км, площадью 1960 км², в пределах которого определялась лесистость. Всего было выбрано 32 станции. Наблюдения на всех станциях проводились в период с 1955 по 1960 гг., когда данные об осадках были наиболее полными.

Для исключения или ослабления эффекта выдувания из осадкомера зимних осадков были взяты для рассмотрения осадки теплого периода (IV—X) и отдельно снегозапасы к началу снеготаяния (максимальные снегозапасы).

На рисунке показаны зависимости величины осадков от лесистости района станции для различных физико-географических районов. В Канской и Красноярско-Ачинской лесостепных зонах увеличение осадков объясняется не только влиянием леса, но и значительным изменением высот местности и большой изрезанностью поверхности, создающей дополнительную шероховатость.



Зависимость осадков теплого периода (IV—X) от лесистости за 1955—1960 гг.
1 — Канский район; 2 — Красноярско-Ачинский район; 3 — Северо-Барабинский район; 4 — Кулундинский район.

Введя в качестве третьей переменной высоту станции, для этих районов удалось провести по две линии зависимости $x=f(\beta)$ для различных высот местности, где x — осадки, β — залесенность района станции в радиусе 25 км в %. В Канской лесостепи на каждые 10% лесистости осадки увеличиваются на 13 мм для высот 250 м и на 21 мм для высот 350 м. Большее изменение осадков с увеличением лесистости в более высокой местности, по-видимому, нужно отнести за счет увеличения изрезанности местности и, следовательно, шероховатости поверхности.

Построенные зависимости позволяют оценить влияние леса и рельефа на осадки. За счет влияния рельефа осадки в рассматриваемом районе увеличиваются на 22 мм/100 м при залесенности около 20% и на 70 мм/100 м при залесенности 80—90%, т. е. на 10—20% по сравнению с осадками перед возвышенностями. За счет влияния леса осадки увеличиваются на 5—7% на каждые 10% изменения лесистости.

Таким образом, изменение лесистости района станции на 20—30% увеличивает количество осадков примерно так же, как увеличение высоты местности на 100 м. Изменение высоты на территории Канской лесостепной зоны в пределах 100 м встречается лишь на окраинных ее участках, при переходе к предгорным возвышенностям, ограничивающим эту всхолмленную равнину. Поэтому влияние леса на осадки в центральной части района преобладает. В переходных зонах от лесостепи к предгорным возвышенностям Енисейского кряжа на западе и Восточных Саян на юге и юго-востоке преобладающее влияние на увеличение осадков оказывает рельеф.

В районе Красноярско-Ачинской лесостепи осадки под влиянием леса увеличиваются на 17 мм на 10% изменения лесостепи для высоты 250 м и на 22 мм на 10% лесистости для высоты 450 м (см. рисунок), что составляет 7% от осадков на безлесной территории. С изменением рельефа осадки увеличиваются на 21 мм/100 м при залесенности 20% и на 38 мм/100 м при залесенности 80%, что составляет 8—10% от осадков перед возвышенностями. Таким образом, в этом районе увеличение осадков при изменении лесистости на 10—15% соответствует изменению высоты местности на 100 м. Следовательно, влияние леса на осадки в этих двух районах практически одинаково. Влияние рельефа при залесенности менее 30% также одинаково, но в Канской лесостепи при площади лесов в районе станции более 30% это влияние оказывается большим, что следует отнести за счет большей изрезанности поверхности.

В Северо-Барабинском районе на каждые 10% лесистости осадки увеличиваются на 7 мм и в Северо-Кулундинском — на 22 мм. Высоты местности в Западной Сибири изменяются незначительно (в пределах 20—50 м), поэтому влияние рельефа на осадки сказывается мало.

Учет зимних осадков с помощью осадкомера неточен вследствие выдувания снега из осадкомера. Поэтому при выявлении зависимости зимних осадков от лесистости величина их принималась по данным снегомерных съемок на поляне в лесу или, если снегозапасы оказывались меньше показаний осадкомера, по данным осадкомера с поправкой на выдувание снега из осадкомера. Значение этой поправки определялось по отдельным районам как отношение запасов воды в виде снега в лесу (S_s) к количеству осадков (x), измеренных осадкомером за период снегонакопления. Величина этого коэффициента в лесных и лесостепных зонах равна 1,42, в степных — 1,93.

По данным 32 станций, расположенных в Барабинской низменности, в Кулундинской, Красноярской и Канской лесостепных зонах, получены

зависимости зимних осадков от лесистости. Характер этих зависимостей аналогичен зависимости осадков теплого периода от лесистости. С увеличением залесенности района станции на 10% зимние осадки увеличиваются в Барабинской, Красноярско-Ачинской и Канской лесостепных зонах на 10—13 мм, в Кулундинской степи на 15 мм.

Следующим элементом водного баланса является суммарное испарение с поверхности речного бассейна. В настоящее время нет способов непосредственного измерения этой составляющей для целого бассейна, включающего различные уголья (леса, поля, луга и т. д.), и ее величина получается различными расчетными способами. А. Р. Константинов [2] на основе метода турбулентной диффузии разработал схему расчета испарения по данным стандартных наблюдений метеорологических станций. По этому методу определяется суммарное испарение со всех уголдий, окружающих станцию, что позволяет сопоставить его величину с территорией различной лесистости.

Такие сопоставления производились в пределах ранее намеченных районов. По данным 21 станции, расположенной на территории с различной лесистостью, рассчитывались величины испарения с марта по октябрь 1955—1960 гг. и вычислялись средние его значения за этот период. Графики связи испарения с лесистостью показывают, что его величина с лесных и безлесных территорий во всех районах одинакова и зависит в основном от увлажнения и радиационного баланса поверхности.

Для исключения влияния осадков на испарение мы построили зависимость относительной величины испарения от лесистости. Физически это отношение является коэффициентом испарения и показывает, какая доля осадков расходуется на испарение. Эта зависимость имеет линейный характер и отчетливо показывает, что коэффициент испарения уменьшается с увеличением лесистости территории, т. е. в лесных районах на испарение расходуется меньшая доля осадков, чем в безлесных, и большая доля их идет на формирование речного стока и пополнение почвенно-грунтовой влаги. Это, по-видимому, одно из звеньев водоохранной роли леса.

В аналитической форме зависимость коэффициента испарения от лесистости выражается в следующем виде:

$$\frac{z}{x} = 1,0 - 0,49\beta,$$

где β — лесистость в долях.

Влияние леса на величину годового стока рек проявляется в изменении количества осадков и испарения. Осадков в лесных районах выпадает больше, чем в безлесных, а относительная величина суммарного испарения, наоборот, больше с безлесных территорий. Исходя из этого легко объяснить водоохранную роль лесов. Она проявляется во всех физико-географических районах, но в различной степени, поскольку различно влияние леса на осадки и испарение.

Для исследования водоохранной роли лесов в бассейнах Оби и Енисея было выделено 5 равнинных районов, в которых влияние леса проявляется особенно отчетливо. Для исключения влияния широтной зональности и других физико-географических условий на сток мы выбрали мелкие районы, в которых удалось подобрать бассейны с различной лесистостью. Эти районы примерно совпадают с ранее выделенными, хотя границы их несколько расширены. Кроме намеченных ранее добавлен еще пятый район — Приобско-Кузнецкий, который включает

реки правобережной части Приобского плато, Кузнецкой котловины и юга Причулымского плато.

Зависимости годового стока от лесистости бассейнов рек отчетливо выражены во всех районах и имеют линейный характер. Аналитически они выражаются следующими эмпирическими формулами: для рек Красноярско-Ачинского района $y = 2,97\beta - 4,7$, для Канской лесостепи $y = 2,0\beta - 10,0$, для рек Барабинской низменности $y = 2,27\beta - 8,7$, для рек Приобско-Кузнецкого района $y = 2,59\beta + 53,2$ и для рек Кулундинского района $y = 2,10\beta - 10,0$ где y — средний годовой сток в мм за 1955—1960 гг., β — лесистость в %.

Приведенные выражения для четырех районов дают отрицательное значение стока при нулевой лесистости, что противоречит физическому смыслу. По-видимому, в зоне малых значений лесистости (0—10%) влияние леса на сток не проявляется или выражается другой закономерностью. Поэтому эти формулы следует считать справедливыми лишь при лесистости выше 10%.

В выделенных районах обнаружена хорошая зависимость коэффициента годового и весеннего стока от лесистости бассейна. Увеличение коэффициента стока на лесных бассейнах обусловлено уменьшением коэффициента испарения в лесных районах и подтверждает приведенные выше зависимости.

Величина коэффициента годового стока в Красноярско-Ачинском районе изменяется от 0,10 при залесенности 10% до 0,46 при лесистости 90%. В Канском районе его величина равна 0,12 при лесистости 30% и 0,38 при лесистости 90%. В Барабинском районе коэффициент стока составляет 0,04 при залесенности 10% и 0,24 при лесистости 50%.

Приобско-Кузнецкий район характеризуется величиной коэффициента стока 0,19 при лесистости 10% и 0,56 при лесистости 80%. В Кулундинском районе коэффициент годового стока изменяется от 0,04 при лесистости 10% до 0,20 при лесистости 50%.

Выполненные исследования, несомненно, показывают положительное влияние леса на сток в бассейнах Оби и Енисея, выражающееся преимущественно в увеличении осадков и снижении коэффициента суммарного испарения. Полученные зависимости элементов стока от лесистости позволяют рассчитывать величину их изменения при изменении лесистости бассейнов рек. Следует заметить, что вопрос о сохранении конкретной лесистости можно решать, задаваясь лишь определенной величиной тех или иных характеристик стока, так как любое уменьшение лесистости ведет к уменьшению стока. Пользуясь полученными региональными зависимостями, можно для заданной величины того или иного элемента водного баланса рассчитать нужную лесистость бассейна, которую следует сохранить. Обратная задача, которую можно решить на основании этих зависимостей, состоит в прогнозировании величины этих элементов в результате вырубki или лесоразведения.

Принципиальная схема расчета состоит в следующем: из уравнений зависимости $y = f(\beta)$ определяем величину изменения стока на единицу лесистости (γ_y), которая выражается угловым коэффициентом приведенных зависимостей. Для определения нужной лесистости бассейна мы должны задать величину допустимого изменения стока в этом бассейне (Δy). Тогда допустимое изменение лесистости определится из выражения

$$\Delta\beta = \frac{\Delta y}{\gamma_y}.$$

Например, для бассейна, расположенного в Красноярско-Ачинском районе, $\tau_y = 2,97$ мм на 1% лесистости. Если задать допустимую величину уменьшения стока в пределах 40 мм, то допустимое изменение лесистости будет составлять $\Delta\beta = \frac{40}{2,97} = 13,5\%$. Это значит, что для сохранения величины стока в заданных пределах можно допустить вырубку леса не более 13,5% от площади бассейна.

Аналогичный расчет можно выполнить по заданной величине изменения осадков и коэффициента испарения.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
3/1 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. А. Р. Константинов. Методика расчета испарения с почвы, воды и снега по температуре и влажности воздуха, измеренным на метеорологических станциях.— Тр. ГГИ, 1960, вып. 81.
2. Л. П. Кузнецова. Роль рельефа и лесов в распределении количества осадков на равнине. Тр. ГГО, 1957, вып. 72.
3. В. В. Рахманов. Водоохранная роль лесов. М., Гослесбумиздат, 1962.
4. Д. Л. Соколовский. О влиянии леса на режим стока.— Изв. АН СССР, сер. географ., 1958, № 3.

Г. Н. ЛЕБКОВА

ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ КЕДРОВНИКОВ ЗАПАДНОГО САЯНА

Кедровники Западного Саяна представляют значительный интерес как база для создания в них комплексного лесного хозяйства. Между тем в литературе сведений о фитопатологическом состоянии этих кедровников нет. Но список многих грибов, найденных в районе Западного Саяна на различных древесных породах, приведен в работах Н. М. Мартыанова [1] и К. Е. Мурашкинского [2].

Кедровники Западного Саяна представляют собой спелые и перестойные древостой. Кедр растет здесь большей частью в смеси с пихтой. Единично встречаются береза, осина, сосна. Средний класс бонитета III, 0. На северном мегасклоне выделен пояс темнохвойных лесов с подразделением на подпояса [3].

Наши работы проводились на пробных площадях, заложенных группой лесной таксации Института леса и древесины СО АН СССР в разных лесорастительных условиях и вертикальных зонах на территории бывшего Ермаковского, Шушенского, Каратузского и Таштыпского районов. Пробные площади закладывались с таким расчетом, чтобы на них было не менее 250 деревьев кедров. На 6 га была произведена сплошная рубка (срублено 880 деревьев кедров).

Изучение кедровников Западного Саяна показало, что в этих насаждениях в значительной степени распространены грибные болезни деревьев, причиняющие иногда большой ущерб лесному хозяйству.

Спелые и перестойные кедровники свыше 200-летнего возраста в сильной степени поражены гнилями дереворазрушающих грибов. Зараженность ими в различных стадиях колеблется от 50 до 90%. При этом на долю III стадии, когда происходит разложение древесины, приходится от 22 до 74%. I и II стадии заражения во многих случаях не имеют практического значения при использовании древесины (ГОСТ 9463—60).

Степень распространения дереворазрушающих грибов в насаждениях различного возраста и различных экологических условиях показана в таблице. Из таблицы видно, что кедр до 50 лет практически не поражен гнилями. С возрастом зараженность увеличивается. Вертикальная зональность также влияет на зараженность деревьев. Наибольшая зараженность дереворазрушающими грибами наблюдается в среднем подпоясе темнохвойной тайги (500—850 м над ур. м.), что, очевидно, связано с благоприятными почвенно-климатическими условиями. Типы леса гораздо меньше влияют на зараженность насаждений дереворазрушающими грибами.

В кедровниках Западного Саяна в основном распространены грибы, вызывающие корневые и напелые сердцевинные гнили. Растущие деревья кедров и пихты наиболее часто поражаются грибами *Polystictus*

Зараженность гнилями кедровников Западного Саяна*

№ пробной площади	Тип леса	Средний возраст кедра	Класс бонитета	Полнота	Кол-во, ср-леных мо-дельных деревьев кедра	% стволов кедра				
						здоро-вых	зараженных гнилями			итого
							стадии гнили			
						I	II	III		
<i>Северный склон Западного Саяна, нижний темнохвойный подпояс</i>										
1	Хвощово-высоко-травно-папоротниковый	216	II	0,8	292	144/49	62/21	23/8	63/22	148/51
2	Хвощово-высоко-травно-папоротниковый	213	II	0,7	313	115/37	95/30	34/11	69/22	198/63
3	Вейниково-зелено-мошный	30	Va	0,9	28	28/100	—	—	—	—
<i>Средний темнохвойный подпояс</i>										
4	Щитовниково-зе-лено-мошный	240	I	0,8	54	4/7	14/24	4/7	32/59	50/93
5	Высокотравно-папоротниковый	230	I	0,7	76	14/18	5/7	1/1	56/74	62/82
6	Щитовниково-зе-лено-мошный	200	II	0,8	278	61/22	55/20	—	162/58	217/78
7	Высокотравно-щи-товниковый	162	I	0,6	36	31/86	—	—	5/14	5/14
<i>Верхний темнохвойный подпояс</i>										
8	Зеленомошно-щи-товниковый	225	III	0,9	40	17/42,5	1/2,5	8/20	14/35	23/57,3
9	Щитовниково-зе-лено-мошный	96	III	0,9	42	35/83,5	—	—	7/26,5	7/26,5
10	Щитовниково-зе-лено-мошный	90	II	0,8	42	32/76	—	—	10/24	10/24
<i>Южный склон Западного Саяна</i>										
11	Вейниково-осоч-ково-зелено-мошный	220	III	1,0	41	14/34	13/32	4/10	10/24	27/66
12	Бруснично-осоч-ково-зелено-мошный	220	II	0,9	41	15/37	12/29	5/12	9/22	26/63
13	Вейниково-зелено-мошный	160	III	0,7	37	16/43	9/25	6/16	6/16	21/57
14	Зеленомошно-щи-товниковый	44	III	1,0	39	37/97,5	—	—	2/2,5	2/2,5
15	Бруснично-осоч-ково-зелено-мошный	36	III	0,4	72	72/100	—	—	—	—

* Описание пробных площадей и таксационные данные взяты из научного отчета за 1962 г. И. В. Семечкина.

triqueter (Fr.) Cke., *Inonotus Heinrichii* (Pil.) Bond et Sing., *Phaeolus Schweinitzii* (Fr.) Pat., *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond et Sing., *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst., *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst., *Armillaria mellea* Quel*. Из грибов, вызывающих стволовые гнили растущего кедра, распространен *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Pil., пихты — *Phellinus Hartigii* (Alb. et Schnab.) Bond., *Mellampsorella cerastii* (Mart.) Winter. Необходимо отметить, что в Западном Саяне пихта особенно сильно страдает от *Mellampsorellacerastii*, главным образом в высокогорных районах. Видовой состав дереворазрушающих грибов зависит также от возраста насаждения, вертикальной зональности и типов леса. При сильной зараженности перестойных кедровников плодовые тела трутовых грибов на растущих деревьях кедра встречаются очень редко и больные деревья, даже в III стадии поражения, выглядят вполне здоровыми и хорошо плодоносят.

Грибы сапрофитного характера на мертвой древесине встречаются довольно часто. На сухостое, валеже, буреломе и пнях кедра и пихты распространены следующие грибы: *Hirschioporus abietinus* (Dicks.) Donk., *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst., *Ganoderma lucidum* (Leyss. ex Fr.) Karst., *Anisomyces odoratus* (Wulf.) Pil., *Coriolellus serialis* (Fr.) Murr. На кедре, кроме этого, очень распространены *Coriolellus squalens* (Karst.) Bond. et Sing., *Hirschioporus fusco-violaceus* (Ehr.) Donk., *f. lenzitoideus* (Murr.). Гниение мертвой древесины кедра (валеж, бурелом) зависит от климатических и других, перечисленных выше факторов. Наиболее интенсивное разложение мертвой древесины наблюдается в высокотравно-папоротниковом типе леса в предгорной и среднегорной части северного мегасклона. В зеленомошной группе типов леса процессы гниения проходят гораздо медленнее, хотя видовой состав грибов-сапрофитов примерно тот же.

Подрост кедра в возрасте 10—15 лет на высоте 800—1500 м очень сильно страдает от *Cronartium ribicola* Diet. и *Cenangium abietis* (Pers.) Rehm., которые вызывают усыхание кедрового подроста до 60%.

За последние годы в кедровниках Западного Саяна наблюдается массовое заболевание хвои кедра и пихты, выражающееся в покраснении хвои. Обследование деревьев с пораженной хвоей показало, что они в различной степени были подвергнуты нападению первичных вредителей. Молодняки сильно страдают от налетов хермесов. Зараженность хермесами кедра 10—20-летнего возраста достигает 60—80%. В результате ослабленная хвоя заболевает различными болезнями, вызванными в основном сумчатыми и несовершенными грибами.

На хвое кедра наиболее распространены *Lophodermium pinastri* Chev., *Leptostroma pinastri* Desm. Встречаются также *Hypodermella sulcigena* Tubeuf, *Hypoderma pinicola* Brunch., *Hendersonia acicola* Munch. et Tubeuf, *Cytospora pinastri* Fr., *Cytodiplospora abietis* Nauw. и *Coleosporium pinicola* (Arth.) Jackson. Хвоя пихты страдает от *Phaeocryptopus abietis* Nauw., *Laestadia abietella-sibirica* Schw. et Tart. и *Phoma abietella-sibirica* Schw.

Лесные пожары, периодически возникающие в кедровниках, ослабляя древостой, в значительной степени способствуют заражению деревьев грибами, в первую очередь окаймленным трутовиком.

Высокая захламленность кедровников также способствует заражению дереворазрушающими грибами, так как сухой, валеж, бурелом являются источником постоянной инфекции.

* Названия грибов из сем. *Polyporaceae* даются по системе А. С. Бондарцева [4], грибы из других семейств и классов — по системе, принятой Л. И. Курсановым [5].

В целях улучшения фитопатологического состояния кедровников необходимо принимать профилактические меры, направленные на лучшее ведение лесного хозяйства. Для этого необходимо бороться с захламленностью лесосек в лесопромышленных зонах. В орехопромысловых зонах надо регулярно проводить санитарные рубки, удаляя старые больные стволы, усыхающие и усохшие экземпляры, запрещать пользоваться «колотом» при сборе орехов, удары которого травмируют и ослабляют деревья кедра. Необходимо систематически проводить борьбу с энтомо-вредителями путем авиаопыливания.

В небольшой статье мы не можем привести микофлору всех древесных пород, входящих в состав кедровников Западного Саяна. Ниже приводится список грибов, поселяющихся в кедровниках Западного Саяна на кедре *Pinus sibirica* (Rupr.) Maug. Приведенный список является далеко не полным.

НА ХВОЕ

Класс Ascomycetes

Порядок *Phacidiales*, сем. *Eu-Phacidaceae*: *Phacidium infestans* Karst. (на отмирающей хвое).

Порядок *Hysteriales*, сем. *Hypodermaceae*: *Lophodermium pinastri* Chev. (на ослабленной хвое), *Hypodermella sulcigena* Tubeuf. (на ослабленной хвое), *Hypoderma pinicola* Brum. (на ослабленной хвое).

Класс Basidiomycetes

Порядок *Uredinales*, сем. *Melampsoraceae*: *Coleosporium pinicola* Arth. (на здоровой хвое), *Coleosporium senecionis* (Schum.) Fr. (на здоровой хвое).

Fungi imperfecti

Порядок *Huphales*, подпорядок *Phaeosporaeae*: *Cladosporium* sp. (на ослабленной хвое), *Cercospora* sp. (на здоровой хвое).

Порядок *Melanconiales*, подпорядок *Immersae*: *Cilindrosporium* sp., *Gloeosporium* sp. (на ослабленной хвое).

Порядок *Pycnidiales*, подпорядок *Picnidiaceae*, сем. *Hyalosporaeae*: *Rhizosphaera pini* Maub., *Dothichiza pitiophila* (Cda.) Pet., *Septoria* sp. (на ослабленной хвое), *Rhizothyrium abietis* Nauw. (на усохшей хвое); сем. *Phaeosporaeae*: *Hendersonia acicola* Munch. et Tubeuf. (на ослабленной хвое).

Подпорядок *Stromaceae*, сем. *Hyalosporaeae*: *Leptostroma pinastri* Desm., *Cytospora pinastri* Fr., *Cytodiplospora abietis* N. Brunchorstia *des-truens* Eriks. (на ослабленной хвое).

НА КОРНЯХ, ВЕТВЯХ И СТВОЛЕ

Класс Ascomycetes

Порядок *Hysteriales*, сем. *Acrospermaceae*: *Lophium mytilinum* (Pers.) Fr. (на валеже).

Порядок *Dermatales*, сем. *Cenangiaceae*: *Cenangium abietis* (Pers.) Rehm. (на живых ветвях, стволе).

Порядок *Pezizales*, сем. *Helotiaceae*: *Dasyscypha fusco-sanguinea* Rehm. (на усохших ветвях, стволиках).

Класс Basidiomycetes

Порядок *Dacryomycetales*: *Dacryomyces deliquescens* Bull. (на усохших ветвях), *Dacryomyces stillatus* (Nees.) Fr. (на валеже).

Порядок *Uredinales*, сем. *Melampsoraceae*: *Cronartium ribicola* Diet. (на живых ветвях, стволах).

Порядок *Aphyllorphorales*, сем. *Thelephoraceae*: *Stereum pini* Fr. (на валеже); сем. *Merulaceae*: *Merulius molluscus* Fr. (на валеже); сем. *Polyporaceae*: *Amyloporia xantha* (Fr.) Bond et Sing. (на валеже), *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond. et Sing. (на корнях, стволах, пнях), *Tyromyces cinerascens* (Bres.) Bond. et Sing. (на корнях), *Bjerkandera adustus* (Willd. ex Fr.) Karst. (на валеже), *Gloeoporus amorphus* (Fr.) Clem. et Shear. (на сухостое, валеже, пнях), *Anisomyces odoratus* (Wulf. ex Fr.) Pil. (на валеже, пнях), *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. (на корнях, пнях, валеже), *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bond. et Sing. (на стволах, валеже), *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst. (на стволах, валеже), *Phaeolus Schweinitzii* (Fr.) Pat. (на корнях, пнях), *Inonotus Heinrichii* (Pil.) Bond. et Sing. (у основания стволов, на валеже), *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Pil. (на стволах, валеже), *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) Pil. var. *abietis* (Karst.) Pil. (на стволах, валеже), *Phellinus Hartigii* (All. et Schw.) Bond. (на стволах), *Phellinus ferrugineo-fuscus* (Karst.) Bourd. (на валеже), *Polystictus triqueter* (Fr.) Sck. (на корнях, пнях, валеже), *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Wallr.) Pat. (на стволах, валеже), *Ganoderma lucidum* (Lyss. ex Fr.) Karst. (на валеже), *Polyporus melanopus* (Schw.) Fr. (на валеже), *Coriolellus squalens* (Karst.) Bond. et Sing. (на валеже), *Coriolellus serialis* (Fr.) Murr. (на пнях, валеже), *Abortiporus borealis* (Fr.) Sing. (на валеже), *Hirschioporus abietinus* (Dicks.) Donk. (на сухостое, валеже), *Hirschioporus fusco-violaceus* (Ehrenb. ex Fr.) Donk. (на сухостое, валеже), *Hirschioporus fusco-violaceus* (Ehrenb. ex Fr.) Donk. f. *Lenzitoideus* (Murr.) Bond. (на сухостое, валеже), *Gloeophyllum sepiarium* (Wulf. ex Fr.) Karst. (на пнях, валеже).

Порядок *Agaricales*, сем. *Agaricaceae*: *Lentinus squamosus* Schrot. (на стволах, валеже), *Mucena vulgaris* Pers. (на валеже), *Mucena rimosus* Bull. (на валеже), *Armillaria mellea* Quel. (на корнях, пнях, валеже), *Pholiota mutabilis* Quel. (на корнях, пнях, валеже), *Marasmius rotula* Fr. (на пнях, валеже), *Omphalia campanella* Fr. (на пнях), *Tricholoma rutilans* Quel. (на пнях, валеже), *Huophiloma fasciculare* Fr. (на корнях, пнях, валеже).

Fungi imperfecti

Порядок *Pycnidiales*, сем. *Hyalosporaeae*: *Sclerophoma* sp., *Phomopsis* sp., *Brunchorstia destruens* Eriks. (на ветвях, стволиках).

Видовой состав грибов, поселяющихся на кедре, в кедровниках Западного Саяна аналогичен видовому составу грибов, распространенных в кедровниках Урала [6] и Алтая (Н. И. Куликова, 1960). Но в Западном Саяне широко распространены некоторые грибы, редко встречающиеся в кедровниках других мест. Например, в среднем темнохвойном подпорье на растущем кедре часто встречается *Inonotus Heinrichii*, который на Урале был найден лишь на мертвой древесине хвойных. На растущем кедре был обнаружен *Phellinus Hartigii*, обычно поражающий только пихту. Этот факт говорит о том, что в кедрово-пихтовых древостоях он может паразитировать и на кедре. *Chaetoporellus Litschaueri*,

весьма распространенный в кедровниках Урала, не был встречен в кедровниках Западного Саяна. *Fomitopsis pinicola* широко распространен на ослабленных живых, а также мертвых деревьях хвойных пород.

ВЫВОДЫ

Спелые и перестойные кедровники Западного Саяна в различной степени поражены дереворазрушающими грибами (от 50 до 90%). Здесь распространены грибы, вызывающие сердцевинные, корневые и напечные гнили. При этом половина пораженных деревьев имеет гниль I—II стадии, такую древесину можно применять во многих сортаментах.

Видовой состав дереворазрушающих грибов и зараженность ими кедровников зависят главным образом от вертикальной зональности, возраста древостоев и в меньшей степени от типов леса. Наибольшая зараженность наблюдается в среднем темнохвойном подпоясе. С возрастом деревьев зараженность увеличивается.

В кедровниках Западного Саяна широко распространены болезни хвои кедра и пихты, вызванные в основном сумчатыми и несовершенными грибами. Эти заболевания хвои связаны с ослаблением деревьев от налетов первичных вредителей.

В верхней части пояса темнохвойных лесов в разнотравных и папоротниковых типах леса происходит усыхание подроста кедра от поражения его (до 60%) *Cronartium ribicola* Dietr. и в зеленомошной группе типов леса — *Cenangium abietis* (Pers.) Rehm. Пихта всех возрастов сильно страдает здесь от *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter. (опухоль стволов, ветвей, ведьмины метла).

Грибная флора древесных пород в кедровниках Западного Саяна мало чем отличается от грибной флоры других областей (Урала, Алтая).

В целях улучшения фитопатологического состояния кедровников необходимо проводить профилактические мероприятия, направленные на лучшее ведение лесного хозяйства, систематически бороться с энтомо-вредителями.

В заключение выражаем благодарность А. С. Бондарцеву, оказавшему существенную помощь в определении трутовых грибов.

Институт леса и древесины
Сибирского отделения АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
19/VII 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. М. Мартыанов. Список паразитных грибов Минусинского края.— Тр. Об-ва естествоисл. при Казанском ун-те. Казань, 1882.
2. К. Е. Мурашкинский. Материалы по микрофлоре Алтая и Саяна.— Тр. Сибирского ин-та с. х. и лесоводства, т. 10, вып. 4. Омск, 1928.
3. Н. П. Поликарпов, Д. И. Назимова. Темнохвойные леса северной части Западного Саяна.— Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, т. 57. Красноярск, 1963.
4. А. С. Бондарцев. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.—Л., 1953.
5. Л. И. Курсанов и др. Определитель низших растений, т. 3, 4. Изд-во «Советская наука». М., 1956.
6. Н. Т. Картавенко. Грибы, вызывающие гниль древесины кедра на Урале.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 6. М.—Л., 1955.

Н. Б. ХРИСТОЛЮБОВА, А. И. КОВАЛЕНКО

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ КЛЕТОЧНЫХ ОРГАНЕЛЛ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ИНТЕРФАЗЫ В КЛЕТКАХ КОРЕШКА ЛУКА

В течение митотического цикла клетки происходит ряд последовательных событий, обеспечивающих, в частности, реализацию наследственной информации, редупликацию ДНК, подготовку к удвоению хромосом, синтез специфических белков. В этих событиях, происходящих между двумя актами деления клеток, вероятно, принимают участие все клеточные органеллы, взаимодействуя между собой и обеспечивая организацию этих процессов во времени.

Однако морфологическое изучение последовательных процессов на уровне ультраструктуры клетки до сих пор систематически не проводилось. Нами была сделана попытка изучить морфологические изменения ультраструктуры некоторых цитоплазматических органелл, а также ядерных мембран в разные периоды интерфазы.

В качестве объекта исследования были выбраны клетки меристемы корешков лука. Известно [1], что митотическая активность клеток корешка лука имеет два суточных пика — в 12 и 24 часа, т. е. в течение суток можно наблюдать две интерфазы. Корешки длиной 10—15 мм фиксировались в течение 2 ч 4%-ным раствором перманганата калия. Для фиксации использовались участки корешков на расстоянии 2—3 мм от кончика. Фиксацию проводили каждый час в течение суток; было взято, таким образом, 24 пробы. Кусочки обезвоживались спиртами и заливались в смесь метакрилатов. Ультратонкие срезы изготавливались на ультратоме «Райхерт» всегда из одного и того же участка корешка. Изучение препаратов проводилось на электронных микроскопах «Тесла» и УЭМБ-100.

Наблюдения показали, что ядерная оболочка, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть и митохондрии закономерно изменяются в ходе интерфазы. Наши предположения о циклическом образовании пор в ядерной оболочке полностью подтвердились. Отмечены два пика наибольшей суточной активности ядерной оболочки — в 9 и 20 часов. В эти сроки поры в ядерной оболочке встречаются в большем количестве, чем в другое время суток, выражены более четко, нередко можно видеть ядра, окруженные оболочкой с большими отверстиями. На рис. 1, А изображена клетка с таким ядром. Хотя в другие периоды интерфазы встречаются поры меньшей величины, четкого ритма в их появлении и исчезновении мы не наблюдали. Однако весьма вероятно, что такой ритм существует. Нам не удалось его наблюдать, поскольку в клетках корешков лука нет точной синхронизации митотического цикла.

Бува [2], например, считает, что ядерная оболочка у растительных клеток сразу после деления не имеет пор. В ядрах функционирующих

клеток молочной железы крысы имеются хорошо выраженные ядерные поры, а в покоящихся клетках их нет [3]. По представлению Фрей-Вислинга [4], между основной плазмой клетки и содержимым ядра имеются пути сообщения, обеспечивающие возможность смешения кариолимфы и плазмы.

Аппарат Гольджи обнаруживается на срезах корешков лука на протяжении всей интерфазы, за редкими исключениями, однако, как видно из наших данных, в период наибольшей активности ядерной оболочки (9 и 20 часов) аппарат Гольджи встречается значительно чаще, чем в другое время суток. В это время наблюдаются клетки с несколькими аппаратами Гольджи (рис. 1, Б). Одновременное наличие многочисленных и крупных пор в ядерной оболочке и наибольшего количества структур аппарата Гольджи в клетке в период, предшествующий началу деления, не является, видимо, случайным. Можно допустить, что аппарат Гольджи непосредственно связан с подготовкой клетки к делению и его функция заключается в накоплении и переносе каких-то веществ из одной части клетки в другую. На рис. 1, Г видно, что диктиосомы аппарата Гольджи располагаются у большой поры в ядерной оболочке и почти внедряются в само ядро. Такое же размещение аппарата Гольджи было показано для ряда секреторных клеток животных [5]. Причем в этом случае предполагается, что аппарат Гольджи транспортирует ядерные пузырьки по клетке.

Нами было замечено, что в 9 и 20 часов аппарат Гольджи находится в активном состоянии, о чем свидетельствуют сильно расширенные концы диктиосомы и отщепляющиеся от них пузырьки. В остальные моменты интерфазы аппарат Гольджи встречается на срезах гораздо реже. Сразу же после деления (1, ч 13—14 часов) он представлен расходящимися диктиосомами (рис. 1, В, фиксация в 1 час ночи). Разные стадии функционального состояния аппарата Гольджи отмечались также в клетках эпидермиса корешков кукурузы. По мере созревания клеток число и величина пузырьков по краям диктиосом увеличиваются [6]. Значение аппарата Гольджи в растительных клетках показано в ряде работ. Так Шнепфом [7] была обнаружена связь между образованием пузырьков на концах диктиосом и каплями секрета в железистых клетках растений. Секрет синтезируется и через пузырьки аппарата Гольджи выделяется наружу.

При изучении клеток внешних слоев корешка кукурузы было обнаружено, что в этих клетках вакуоли на концах диктиосом сильно увеличены. Вакуоли отрываются от диктиосом, и их содержимое сильно окрашивается марганцем. Такие вакуоли направляются к клеточной мембране, внедряются через плазмолемму в сильноконтрастированную стенку и либо включаются в нее, либо растворяются в ней. Авторы предполагают циклическую активность аппарата Гольджи, совпадающую с исчезновением липидных включений в цитоплазме [8].

Сиверсом [9] при изучении клеток кончика корневого волоска кукурузы показано, что в построении стенки верхнего кончика волоска принимают участие пузырьки Гольджи. Пузырьки отшнуровываются от краев диктиосом, их содержимое хорошо красится марганцем, они заполняют кончик корневого волоска, передавая свое содержимое растущей клеточной стенке.

По нашим наблюдениям, в построении клеточной стенки, образующейся сразу после деления ядра, участвуют не только вакуоли аппарата Гольджи, но и целые диктиосомы. На рис. 1, Д показана образующаяся клеточная оболочка. Около нее видны несколько аппаратов Гольджи и мембраны эндоплазматической сети. Небольшие отрезки мембран,

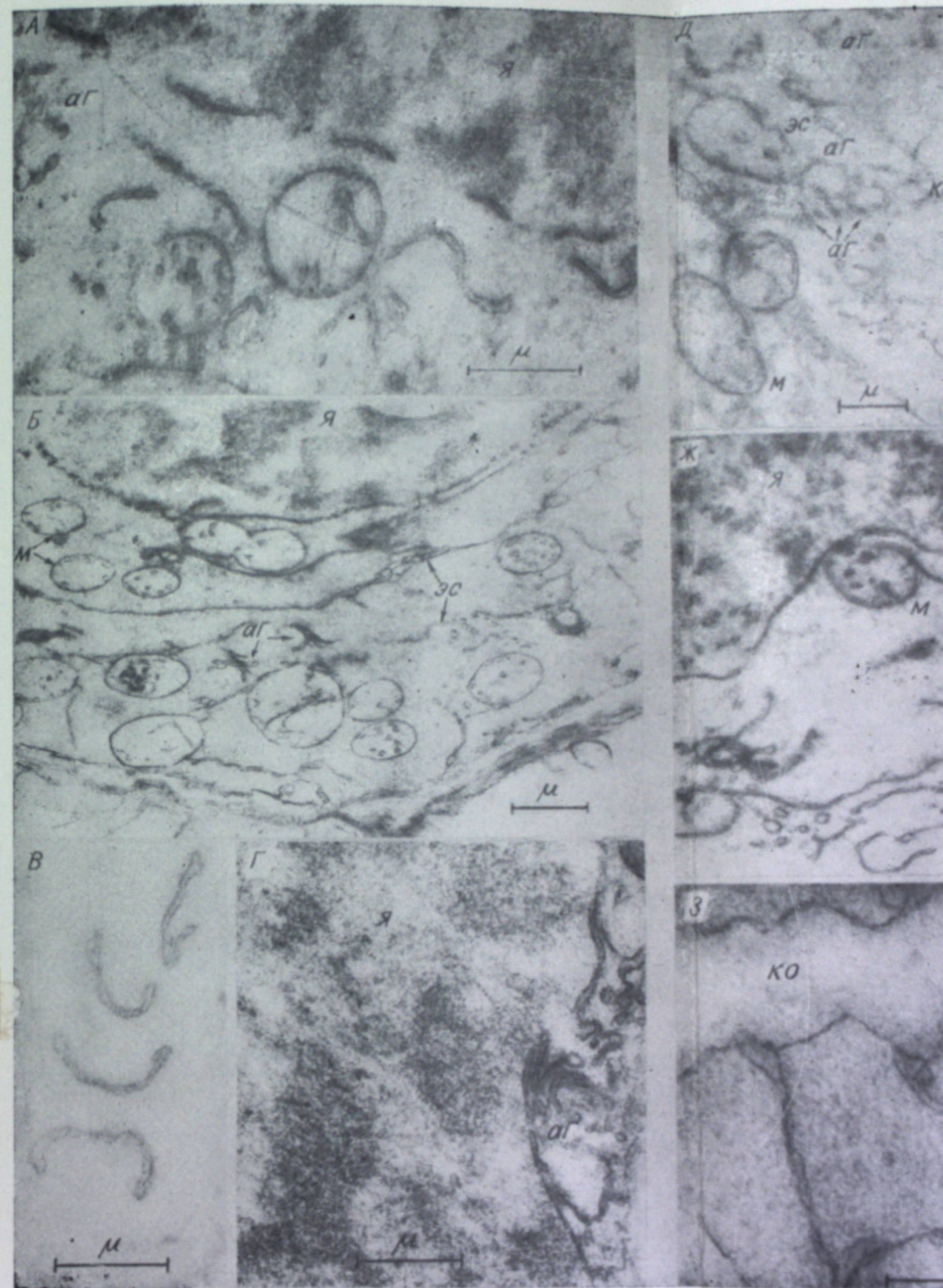


Рис. 1. Клетки корешка лука, фиксированные в разное время суток: А — ядро; м — митохондрии; аГ — аппарат Гольджи; эс — эндоплазматическая сеть; ко — клеточная оболочка. А — в 20 часов; Б — большое количество аппаратов Гольджи в цитоплазме; фиксация в 20 часов; В — расходящиеся диктиосомы; Д — формирование клеточной оболочки, видны отдельные диктиосомы аппарата Гольджи; фиксация в 24 часа; Е — в 15 часов; Ж — образование пузырьков на концах мембраны эндоплазматической сети; фиксация в 2 часа; З — связь мембран эндоплазматической сети с клеточной оболочкой, фиксация в 5 часов.

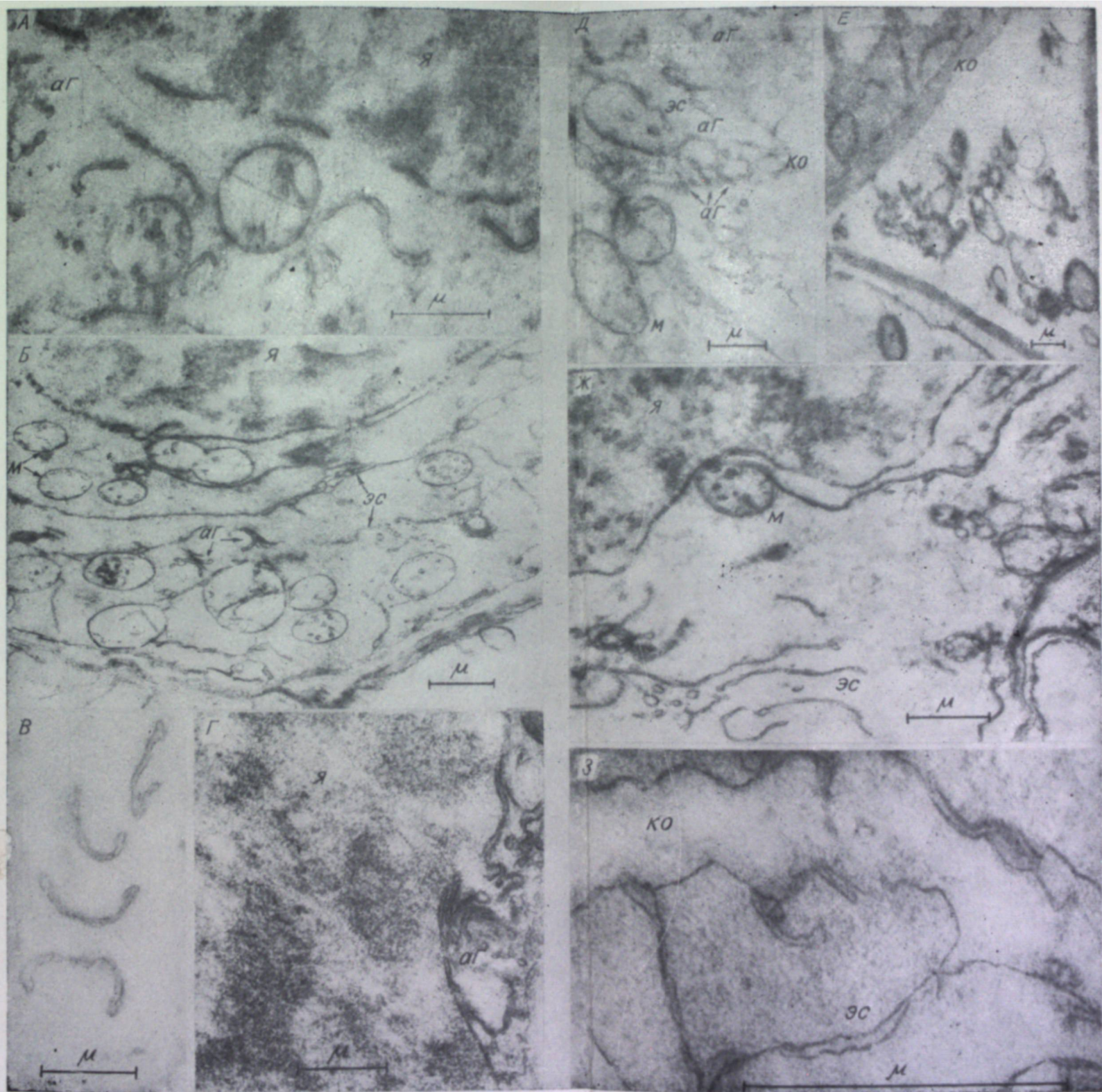


Рис. 1. Клетки корешка лука, фиксированные в разное время суток:

я — ядро; м — митохондрии; аГ — аппарат Гольджи; эс — эндоплазматическая сеть; ко — клеточная оболочка. А — крупные поры в ядерной оболочке; фиксация в 1 час; Б — большое количество аппаратов Гольджи в цитоплазме; фиксация в 20 часов; В — расходящиеся диктиосомы аппаратов Гольджи; фиксация в 1 час; Д — формирование клеточной оболочки, видны отдельные диктиосомы аппарата Гольджи; фиксация в 24 часа; Е — пузырьки и вакуоли в межклеточном пространстве; фиксация в 2 часа; Ж — образование пузырьков на концах мембран эндоплазматической сети; связь митохондрии с эндоплазматической сетью и ядром; фиксация в 15 часов; З — связь мембран эндоплазматической сети с клеточной оболочкой; фиксация в 5 часов.

клеток м
поры, а в
слинга [4]
ся пути с
фы и пла:

Аппа
тяжении
из наших
(9 и 20 ч
другое вр
аппарата
ных и кру
тур аппара
ния, не я
Гольджи
функция
ной части
та Гольд
внедряют
показано
случае пр
пузырьки

Нами
в активно
цы дикти
ты интер
Сразу же
мися дикт
функцион
клетках
число и
Значение
работ. Та
пузырько
ках расте
выделяетс

При
жено, что
ны. Ваку
шивается
не, внедр
и либо вк
гают цикл
новением

Сивер
рузы пока
нимают у
краев дик
полняют
щей клето

По на
шейся сра
Гольджи,
клеточная
мембраны

сходных с диктиосомами (на концах некоторых из них видны вакуоли), расположены между двумя клетками в виде скрепок. Около клеточной оболочки наблюдаются также отдельные мелкие вакуоли. Возможно, что такие отдельные диктиосомы или небольшие участки эндоплазматической сети служат для синтеза веществ, составляющих клеточную оболочку. По мере ее образования диктиосомы уходят в цитоплазму одной из клеток. Около вновь образующейся клеточной оболочки видны также митохондрии. Митохондрии часто вплотную прилегают к образующейся клеточной оболочке, участвуя в ее формировании. При образовании клеточной оболочки довольно трудно морфологически отличать отдельные диктиосомы от небольших отрезков мембран эндоплазматической сети. Это связано, вероятно, с тем, что диктиосомы образуются путем отщепления небольших отрезков мембран от эндоплазматической сети.

Связь аппарата Гольджи с мембранами эндоплазматической сети при изучении клеток корешков ряда растений наблюдалась многими авторами. Причем некоторые из них считают вероятным возникновение гольджиподобных образований в эндоплазматической сети [10]. Другие же полагают, что аппарат Гольджи может принимать участие в образовании мембран эндоплазматической сети [6, 11].

Сразу же после деления клетки эндоплазматическая сеть представлена в виде коротких кусков мембран. Такой характер эндоплазматической сети можно считать малодифференцированным первичным состоянием. Следующий этап развития мембран эндоплазматической сети можно наблюдать в 2 и 14 часов. В это время эндоплазматическая сеть представлена довольно длинными извитыми мембранами, на концах которых видны небольшие пузырьки. Отщепляясь с концов мембран, они нередко образуют цепочку (рис. 1, Ж). На этой же фотографии видны поры в ядерной оболочке. В 6 часов образование и отщепление пузырьков от мембран эндоплазматической сети выражено наиболее сильно. Эти пузырьки растут и превращаются в группу однослойных вакуолей. Затем в 8—10 часов и 20—22 часа однослойные вакуоли, увеличиваясь в размерах, становятся двуслойными и образуют большие замкнутые, ограниченные общей оболочкой полости, подобные тем, которые мы ранее наблюдали в клетках корешков кукурузы и нута [12]. По нашим предположениям, из таких вакуолей развиваются промитохондрии и пропластиды.

В последней трети интерфазы встречаются также длинные извитые мембраны эндоплазматической сети. В ряде случаев в это же время наблюдаются скопления концентрически расположенных мембран. По мнению Женева, в таких эндоплазматических структурах происходит активное новообразование мембранных систем [13]. Постепенное умножение количества мембран эндоплазматической сети и увеличение ее активных поверхностей в течение интерфазы свидетельствуют о постепенном повышении уровня синтеза белков.

Процессы синтеза специфических белков протекают на внешних мембранах эндоплазматической сети. По мнению Фрей-Виссинга [4], морфология и расположение полостей и каналов эндоплазматической сети указывают на то, что эта система в состоянии накапливать и распределять по клетке питательные и строительные вещества. Фрей-Виссинг считает, однако, неясным, открываются ли эндоплазматические каналы в клеточную стенку или просто проходят на большом протяжении в непосредственной близости от нее. По нашим наблюдениям, полости эндоплазматической сети, как это отчетливо видно на рис. 1, З, открываются непосредственно в межклеточное пространство и продукты синтеза мо-

гут транспортироваться не только в разные участки клетки, но и между клетками.

Отмечено, что в разных клетках корешка лука мембраны эндоплазматической сети развиты неодинаково, особенно сильно они выражены в метаксилеме [14]. Последовательное развитие и изменение морфологии мембран эндоплазматической сети связано, вероятно, с подготовкой клетки к делению, с новообразованием митохондрий, пропластид и диктиосом. По нашим предположениям, перед самым делением количества органелл в клетке достаточно не только для проведения самого деления, но и для формирования новой клеточной оболочки. В конце телофазы начинается образовываться клеточная оболочка. К месту ее формирования подходят митохондрии, аппарат Гольджи и другие органеллы. Новообразования клеточных органелл во время построения клеточной оболочки не происходит.

Во время профазы митохондрии находятся около ядра, их изогнутая форма свидетельствует об активном движении к ядру в момент фиксации. После деления клетки значительное число митохондрий вновь наблюдается около ядра. Нередко они изменяют даже его форму (рис. 1, Ж). В это же время наблюдаются более светлые митохондрии, с менее плотным внутренним содержанием. Эти митохондрии также располагаются вокруг ядра, часто контактируя с его оболочкой. Можно предполагать, что такие митохондрии уже в значительной степени израсходовали находящиеся в них ферменты и АТФ на построение ядерной оболочки или на те синтетические процессы, которые протекают в ядре, в результате чего их внутренняя мембранная структура исчезла и они стали менее плотными. Необходимо отметить, что во время интерфазы митохондрии несколько раз подходят к ядерной оболочке, однако четкого ритма таких перемещений обнаружить не удалось, может быть, в результате неполной синхронизации клеточных делений в корешках лука. Митохондрии часто контактируют с мембранами эндоплазматической сети (рис. 1, Ж). Это явление свидетельствует о том, что митохондрии непосредственно участвуют в синтезах белков, протекающих на поверхностях эндоплазматических мембран.

В межклеточных пространствах на стыках нескольких клеток нередко наблюдаются вакуоли и пузырьки как светлые, так и заполненные плотным содержимым (рис. 1, Е). Подобные же картины мы наблюдали при изучении клеток корешков кукурузы. Вероятно, при помощи этих органелл осуществляются тесные связи между соседними клетками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами обнаружена цикличность морфологических изменений клеточных органелл во время интерфазы. Результаты наблюдений приведены на рис. 2.

Из рисунка видно, что поры большого размера в ядерной оболочке наблюдаются при фиксации корешков лука в 9 и 20 ч, т. е. в периоды, когда значительное число клеток находится в последней трети интерфазы. В это же время особенно интенсивно развит и аппарат Гольджи. Сразу же после деления клетки аппарат Гольджи представлен расходящимися диктиосомами.

После деления клетки эндоплазматическая сеть наблюдается в виде коротких мембран, затем они удлиняются, на их концах отщепляются небольшие вакуольки, которые увеличиваются в размерах и образуют скопления вакуолей, ограниченных общей мембраной.

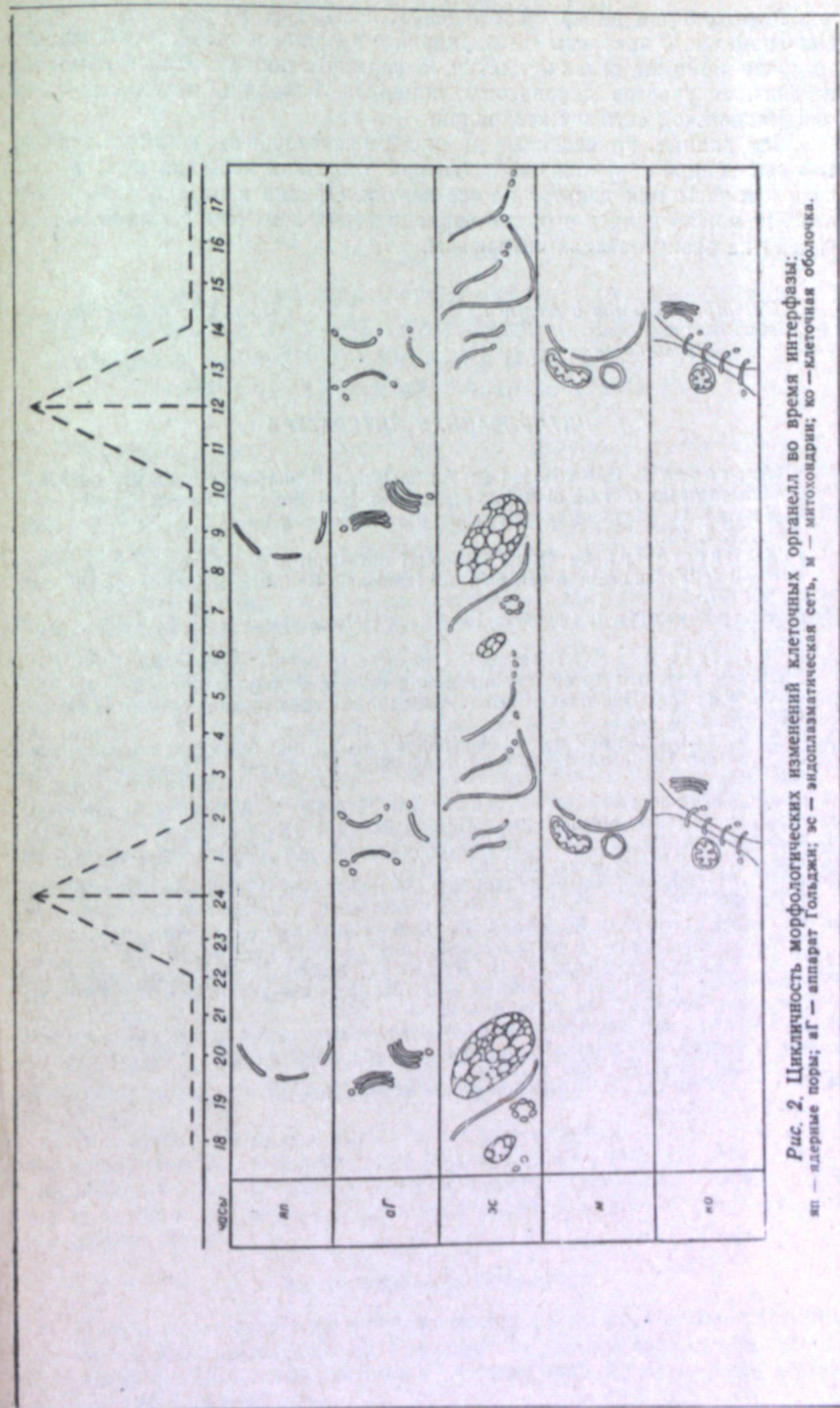


Рис. 2. Цикличность морфологических изменений клеточных органелл во время интерфазы: яп — ядерные поры; аГ — аппарат Гольджи; гс — эндоплазматическая сеть; м — митохондрии; кО — клеточная оболочка.

Митохондрии во время интерфазы несколько раз подходят к ядру. Особенно часто контакты митохондрий с ядерной оболочкой наблюдаются сразу же после деления клетки. В формировании клеточной оболочки принимают участие диктиосомы аппарата Гольджи, мембраны эндоплазматической сети и митохондрии.

Все данные, приведенные на рис. 2, в некоторой степени схематичны, так как полной синхронизации деления в клетках корешка лука не бывает и в часы пик делятся не все клетки. Однако и на основании этих данных можно судить о ритме периодических изменений клеточных оргanelл на разных этапах интерфазы.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/V 1963

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. W. A. Jensen, L. G. Kavaljian. An analysis cell morphology and the periodicity of division in the root tip of *Allium cepa*. Amer. J. of Botany, 1958, 45, 5, 365.
2. R. Buvat. Le reticulum endoplasmique des cellules vegetales. Ber. Dtsch. bot. Ges., 1961, 74, 7, 261.
3. M. G. Bucciolini. Su alcuni particolari ultrastrutturali del nucleo delle cellule epiteliali della mammella in vari momenti funzionali. Boll. Soc. ital. biol. sperim., 1961, 37, 18, 897.
4. A. Frey-Wyssling. Submikroskopische Cytologie. Nova acta Leopoldina, 1960, 147, 22, 5.
5. R. F. Zeigel, A. J. Dalton. Speculations based on the morphology of the Golgi systems in several types of protein-secreting cells. J. Cell Biol. 1962, 15, 1, 45.
6. W. G. Whaley. Dynamics of cell ultrastructure in development and growth. Science, 1959, 130, 3386, 1425.
7. E. Schnepf. Quantitative Zusammenhänge zwischen der Sekretion des Fangschleimes und den Golgi-Strukturen bei *Drosophyllum lusitanicum*. Z. Naturforsch., 1961, 16B, 605.
8. H. H. Mollenhauer, W. G. Whaley, J. H. Seech. A function of the Golgi apparatus in outer rootcap cells. J. Ultrast. Res., 1961, 5, 2, 193.
9. A. Sievers. Beteiligung des Golgi-Apparates bei der Bildung der Zellwand von Wurzelhaaren. Protoplasma, 1963, 56, 1, 188.
10. J. Hrsel. Golgi-Apparat und Golgi-ähnliche Inklusionen. Ber. Dtsch. bot. Ges., 1961, 74, 7, 257.
11. W. G. Whaley, J. E. Kephart, H. H. Mollenhauer. Developmental changes in the Golgi-apparatus of maize root cells. Amer. J. Bot., 1959, 46, 10, 743.
12. Н. Б. Христолюбова, А. И. Дятлова. Электронно-микроскопическое изучение ядерно-плазменных отношений в растительных клетках. — Изв. СО АН СССР, 1963, № 4, сер. биол.-мед. наук, вып. 1, 23.
13. L. Geneves. Sur des formations cytoplasmiques inframicroscopiques et leur rapports avec les membranes intercellulaires, dans la jeune racine d'*Allium cepa* L. (Liliacees). C. r. Acad. Sci., 1960, 251, 25, 3049.
14. H. Falk. Beiträge zur Ultrahistologie der Wurzelspitze bei *Allium cepa*. Protoplasma, 1962, 55, 2, 237.

В. С. ДАШКЕВИЧ

ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ АЛИМЕНТАРНО-ХИМИЧЕСКОГО С-АВИТАМИНОЗА НА СОДЕРЖАНИЕ ДНК В КЛЕТОЧНЫХ ЯДРАХ В СВЯЗИ С ВОЗМОЖНОСТЬЮ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЕГО НА РОСТ ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ НОВООБРАЗОВАНИЙ

Исследованиями Гольдштейна и сотрудников установлено, что аскорбиновая кислота (АК) является необходимым компонентом в синтезе дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК): при дефиците АК нарушается синтез ДНК [1—4]. Задержка синтеза ДНК, как известно, является одним из путей нарушения процессов деления клеток, роста тканей и, в частности, роста злокачественных новообразований. В связи с этим существенный интерес представляют попытки затормозить злокачественный рост путем создания в организме недостаточности АК. В этом направлении были проведены исследования, в которых использовалась способность аутооксидабельных соединений железа (натрий-железо III-тарtrat, пирокатехин+железо, пирофосфат+железо) необратимо окислять АК, резко снижать содержание ее в тканях животных [5—7]. Вызванный таким образом дефицит АК, который можно назвать химическим С-авитаминозом, задерживал у подопытных животных рост злокачественных новообразований, как перевивных, так и индуцированных химическими канцерогенами. Использование аутооксидабельных соединений железа в сочетании с рентгенотерапией оказалось эффективным в клинических условиях: такая комплексная терапия снижала радиорезистентность опухолей и позволяла уменьшать дозу облучения [8].

Установлено, что задержка роста злокачественных опухолей у морских свинок (перевивная липосаркома) может быть вызвана путем исключения АК из их рациона [9, 10]. Это воздействие сопровождалось снижением содержания ДНК в ядрах клеток подопытных животных. Выяснилось, что такой алиментарный С-авитаминоз также эффективен в сочетании с рентгенотерапией при лечении злокачественных новообразований у людей, в частности при поражениях лимфатической системы [11].

В данной работе мы пытались выяснить, можно ли, сочетая действие алиментарного и химического С-авитаминоза, вызвать более глубокий дефицит АК в организме и более резкое торможение синтеза ДНК, что позволило бы, вероятно, активнее тормозить рост злокачественных новообразований.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

Опыты проводились на морских свинках — самцах весом 350—400 г. Животные были разделены на 4 группы: I — контроль, II — химический С-авитаминоз, III — алиментарный С-авитаминоз, IV — алиментарно-химический С-авитаминоз.

В каждой группе было 10 животных. Для создания алиментарного С-авитаминоза морских свинок помещали на скорбутогенный рацион; для получения химического С-авитаминоза им вводили ежедневно аутооксидабельное комплексное соединение железа: натрий-железо III-тарtrato в водном растворе из расчета 2,5 г препарата на 1 кг веса животного; при алиментарно-химическом С-авитаминозе эти два воздействия сочетали. Скорбутогенный рацион состоял из автоклавированного сена, моркови и овса. В дополнение к этому рациону животные ежедневно получали: в I группе 20 мг АК; во II — 20 мг АК и натрий-железо III-тарtrat; в III — только скорбутогенный рацион; в IV — на фоне скорбутогенного рациона животные получали натрий-железо III-тарtrat.

Во время опыта учитывались изменения веса животных и содержания АК в крови. На 25-й день животных забивали и определяли содержание АК в тканях.

Исследовались изменения в содержании ДНК в клеточных ядрах (ядра выделяли из печени морских свинок цитратным методом Даунс [12]), содержание ДНК в них определялось по реакции с дифениламином после количественного разделения нуклеиновых кислот по Шмидту и Таннгаузеру. Количество изолированных ядер в 1 мл³ суспензии подсчитывалось в счетной камере Горяева, что позволило рассчитать содержание ДНК на одно ядро.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Одним из показателей С-авитаминоза было изменение веса подопытных животных. Как видно из рис. 1, к концу опыта алиментарно-химический С-авитаминоз вызывает падение веса животных по сравнению с исходным в среднем по группе на 30%, в то время как при алиментарном и химическом С-авитаминозе в отдельности вес тела снижался только

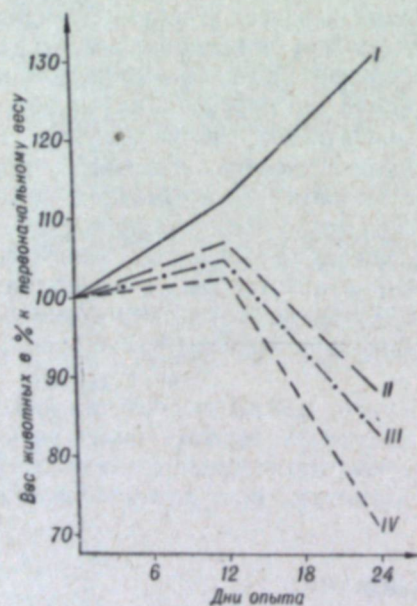


Рис. 1. Динамика веса морских свинок при различных типах экспериментального С-авитаминоза.

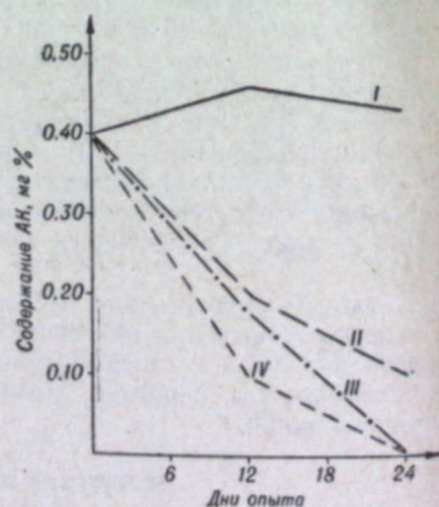


Рис. 2. Динамика содержания АК в крови морских свинок при различных типах экспериментального С-авитаминоза.

Таблица 1
Содержание АК в тканях морских свинок к концу опыта в мг %

Условия опыта	Кол-ч животных	Печень	Селезенка	Надпочечники
Контроль	10	16,17±0,09	22,89±0,70	65,64±2,50
Химический С-авитаминоз	5	10,32±0,31	19,70±0,97	35,38±0,70
Алиментарный С-авитаминоз	5	7,06±0,46	10,56±0,41	13,80±0,31
Алиментарно-химический С-авитаминоз	10	4,24±0,21	6,31±0,05	7,47±0,09

Таблица 2
Содержание ДНК в ядрах клеток печени у морских свинок при различной степени дефицита АК в организме

Условия опыта	Кол-ч животных	Содержание ДНК на 1 ядро, Г · 10 ⁻¹²	Процент к контролю
Контроль	6	13,96±0,14	100
Химический С-авитаминоз	10	11,96±0,30	85,6
Алиментарный С-авитаминоз	8	8,63±0,28	86,8
Алиментарно-химический С-авитаминоз	8	7,31±0,30	52,3

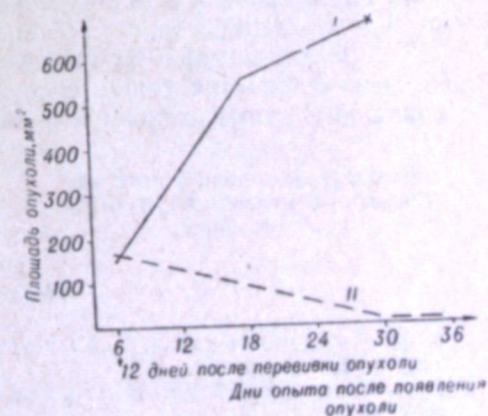
на 12 и 18% соответственно; вес же контрольных животных увеличился за время опыта на 30%.

Наиболее существенными показателями С-авитаминоза являются изменения содержания АК в крови и в тканях морских свинок. При алиментарно-химическом С-авитаминозе уже через две недели от начала опыта содержание АК в крови животных снизилось в 4 раза, при алиментарном и химическом — только в 2 раза (рис. 2). На 25-й день опыта животных забивали и определяли содержание АК в тканях (табл. 1). Полученные данные показывают, что алиментарно-химический С-авитаминоз вызывает наибольший дефицит АК в тканях животных.

Параллельно с исследованием содержания АК в тканях мы определяли количество ДНК в ядрах, изолированных из печени морских свинок (в расчете на 1 ядро). Результаты, представленные в табл. 2, показывают, что алиментарно-химический С-авитаминоз вызывает снижение содержания ДНК в ядрах почти

Рис. 3. Влияние натрий-железо III-тарtrата на рост перевивной опухоли (С-37) у мышей.

I — контроль (10 мышей; все животные в результате развития больших опухолей погибли); II — химический С-авитаминоз (10 мышей; у всех наблюдалось обратное развитие опухоли. Однако 6 животных выжили почти с полным рассасыванием опухоли, 3 погибли от интоксикации при раннем некрозе опухоли, 1 мышь пала по неизвестной причине).



на 50% по сравнению с контролем, в то время как алиментарный — на 31,2%, а химический только на 14,4%.

Аналогичные результаты были получены в наших опытах при цитометрическом определении ДНК в ядрах печени и слизистой кишечника [13]. Цитометрические данные свидетельствуют о том, что при алиментарно-химическом С-авитаминозе, по сравнению с алиментарным и химическим, происходит наибольшее снижение содержания ДНК в ядрах.

Ранее нами было показано резкое торможение митотической активности тканей морских свинок при алиментарно-химическом С-авитаминозе [13]. Мы наблюдали задерживающее действие химического С-авитаминоза (введение натрий-железо-III тартрат) на рост перевивных опухолей у мышей (рис. 3); животным давали препарат натрий-железо-III-тартрат из расчета 500 мг на 1 кг веса. Определение содержания ДНК в ядрах печени этих животных показывает, что при введении натрий-железо-III-тартрата существенно снижается количество ДНК (табл. 3).

Таблица 3
Влияние химического С-авитаминоза на содержание ДНК в ядрах клеток печени у мышей

Условия опыта	Колич. животных	Содержание ДНК на 1 ядро, $\Gamma \cdot 10^{-12}$	Процент к контролю
Контроль	4	$12,59 \pm 0,37$	100
Химический С-авитаминоз	4	$8,36 \pm 0,18$	66

Алиментарно-химический С-авитаминоз резко снижает содержание ДНК в клеточных ядрах и, вероятно, в связи с этим задерживает деление клеток, рост тканей. Поскольку и алиментарный и химический С-авитаминоз в отдельности с определенным успехом применялись для торможения роста злокачественных новообразований [8—11], вполне возможно, что сочетание их будет значительно эффективней тормозить злокачественный рост.

Выводы

1. Сочетание алиментарного (скорбутогенный рацион) и химического (введение аутооксидабельного комплекса — натрий-железо-III-тартрата) С-авитаминоза вызывает гораздо более резкое снижение содержания АК в крови и в тканях морских свинок, чем каждое из этих воздействий в отдельности.

2. При алиментарно-химическом С-авитаминозе в значительно большей мере снижается также содержание ДНК в клеточных ядрах (по сравнению с алиментарным или химическим С-авитаминозом).

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
25/1 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Б. И. Гольдштейн, Л. Г. Кондратьева, В. В. Герасимова. Биохимия, 1952, т. 17, 3, стр. 354.
2. Б. И. Гольдштейн, В. В. Герасимова, Л. Г. Кондратьева. ДАН СССР, 1952, 83, 3.

3. Б. И. Гольдштейн, В. В. Герасимова, Л. Г. Кондратьева. Биохимия, 1954, т. 19, вып. 5, стр. 531.
4. Б. И. Гольдштейн. Сб. «Витамины», 1956, т. II.
5. М. А. Магат. Сб. тр. Киевск. радио- и онколог. ин-та, 1947, т. III, стр. 56.
6. М. А. Магат, Ф. З. Таращанская. Сб. тр. Киевск. радио- и онколог. ин-та, 1947, т. III, стр. 80.
7. М. А. Магат, И. А. Абрамович. Сб. тр. Киевск. радио- и онколог. ин-та, 1947, т. III, стр. 87.
8. Б. И. Гольдштейн, Д. В. Волькензон. Сб. тр. Киевск. радио- и онколог. ин-та, 1947, т. III, стр. 92.
9. Б. И. Гузь, Б. И. Гольдштейн и др. Акушерство, гинекология, 1957, I, стр. 36.
10. T. L. Miller, W. H. Eddy. Cancer Research, 1955, 15, 3, 147—150.
11. T. L. Miller, B. Sokoloff. Am. J. of Pathology, 1955, 73, 3, 472.
12. A. L. Douce. The cell, 1959, 1, 248.
13. Л. П. Черемных, В. С. Дашкевич. I-я конференция по вопросам ЦИТО и гистохимии, 1960, стр. 12.

Т. Г. КИТАЕВА

О СВЯЗИ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ И АНТИВИРУСНОЙ
АКТИВНОСТЕЙ РИБОНУКЛЕАЗЫ

В опытах на куриных эмбрионах, хориоаллантоисных оболочках и деэмбрионированных яйцах рядом исследователей [1—3] установлено, что рибонуклеаза (РНК-аза) тормозит размножение вируса гриппа. Ле Клерк [1] было высказано предположение, что РНК-аза деполимеризует РНК, освобождаящуюся при размножении вируса. Однако имеются данные, свидетельствующие о способности РНК-азы не оказывать специфического ферментативного действия на РНК, а образовывать с ней комплексы [4—6]. Биологическая активность нуклеиновой кислоты, входящей в подобные комплексы, восстанавливается после удаления РНК-азы [5—6]. Можно допустить возникновение комплекса электростатической природы между РНК-азой и вирусом гриппа, так как изоэлектрические точки их существенно различаются (pH 8,0 и 4,8 соответственно). Подобного рода комплексы РНК-аза легко образует с вирусом табачной мозаики (ВТМ) [7, 8].

Известно, что H_2O_2 избирательно и обратимо тормозит ферментативную активность РНК-азы, не влияя на ее способность к комплексообразованию [9—10]. Под действием H_2O_2 происходит окисление сульфгидрильных групп РНК-азы, ответственных за ее ферментативную активность. Используя это свойство H_2O_2 , мы попытались в данной работе проследить связь между ферментативной и антивирусной активностями РНК-азы, проверить возможность комплексообразования при инактивации вируса гриппа РНК-азой.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

В опытах были использованы штамм PR-8 вируса гриппа типа А, адаптированный к мышам и куриным эмбрионам. Опыты проводились на 10—12-дневных куриных эмбрионах и на хориоаллантоисных оболочках (ХАО). ХАО готовили по методу Тамма в модификации Закстельской [11]. Кристаллическую РНК-азу (фирма «Chinoin», Будапешт) растворяли в 0,1 М фосфатном буфере, pH 7,0. Активность фермента до и после действия H_2O_2 определяли спектрофотометрически по накопленно кислотерастворимых продуктов гидролиза [12]. В качестве субстрата использовали полученную нами из печени крыс полимерную РНК [13].

Вирус в соответствующих разведениях инкубировали в течение 1 ч с равным количеством 0,1 М фосфатного буфера, pH 7,0 (контроль). В двух других вариантах в буфер добавляли РНК-азу активную или инактивированную H_2O_2 (в опытах на ХАО буфер содержал 4 мг фермента в 1 мл; в опытах на куриных эмбрионах — 10 мг фермента в 1 мл).

Перед инкубацией с вирусом избыток H_2O_2 разрушали каталазой (10 γ /мл), которую получали из бычьей печени по соответствующей методике [14]. Такое же количество каталазы добавляли и в контрольные варианты. В каждую пробирку с ХАО и в каждый эмбрион вводили по 0,2 мл проинкубированной смеси вируса с ферментом или буфером, т. е. в каждую пробирку с ХАО вносили 0,4 мг, в каждый эмбрион — 1 мг РНК-азы. Пробирки с ХАО инкубировали 48 ч при 37° в барабане, вращающемся со скоростью 12 об/час, эмбрионы инкубировали в термостате при 37° в течение 48 ч. Размножение вируса в культуральной жидкости с ХАО и в хориоаллантоисной жидкости куриных эмбрионов определяли по реакции гемагглютинации (РГА) с отмытыми куриными эритроцитами по общепринятой методике [15].

ПОЛУЧЕННЫЕ ДАННЫЕ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В опытах Леду [9] РНК-аза в концентрации 4,7 γ /мл инактивировалась под действием 0,3—0,9 М H_2O_2 за 6 ч. В специально поставленных опытах мы установили, что используемые в наших опытах количества РНК-азы (4—10 мг/мл) существенно инактивируются более концентрированными растворами H_2O_2 за более длительные сроки: 2—3 М растворами H_2O_2 за 24 ч (табл. 1).

Таблица 1
Изменение ферментативной активности РНК-азы после 24-часовой инкубации с H_2O_2

Условия опыта	Активность РНК-азы	
	количество γ РНК, расщепленных 1 γ РНК-азы за 1 ч	% расщепленной РНК в инкубационной среде
РНК-аза (контроль)	600	75
РНК-аза + 1М H_2O_2	512	64
РНК-аза + 1,5М H_2O_2	240	30
РНК-аза + 3М H_2O_2	96	12

Примечание. 10 мг/мл РНК-азы инкубировали 24 ч с H_2O_2 или H_2O (контроль), затем во все пробирки добавляли каталазу (10 γ /мл) и брали пробы для определения ферментативной активности: РНК-азу инкубировали с РНК 30 мин; количество РНК в инкубационной среде — 400 γ ; РНК-азы — 1 γ ; объем инкубационной среды — 1,2 мл.

В табл. 2 приведены данные типичного опыта, проведенного на ХАО. В опыте использовали растворы активной и инактивированной H_2O_2 РНК-азы.

Параллельно из тех же инкубационных пробирок мы брали пробы для определения ферментативных активностей используемых в данном опыте растворов активной и инактивированной H_2O_2 РНК-азы. Результаты представлены в табл. 3.

Как видно из табл. 3, под действием 2 М H_2O_2 происходит значительное снижение ферментативной активности РНК-азы. Чтобы найти концентрацию фермента, при которой не происходит предельного расщепления субстрата, исследовали различные разведения РНК-азы. Сопоставление данных табл. 2 и 3 дает основание считать, что РНК-аза, утратившая под действием H_2O_2 значительную часть ферментативной активности, но

Таблица 2

Условия опыта	Титры вируса в РГА после действия РНК-азы			
	Разведения вируса для опыта			
	10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	10 ⁻⁶	10 ⁻⁷
Вирус + буфер	1 : 64	1 : 64	1 : 16	0
	1 : 32	1 : 32	1 : 16	0
	1 : 16	1 : 32	1 : 4	0
	1 : 8	0	1 : 4	0
	0	0	0	0
Вирус + РНК-аза	0	0	0	0
	0	0	0	0
	1 : 2	1 : 2	0	0
		1 : 16	1 : 8	0
		1 : 8	0	0
Вирус + РНК-аза, инактивированная 2 М Н ₂ О ₂		1 : 4	0	0
		1 : 4	0	0
		0	0	0

Примечание. Концентрация РНК-азы — 4 мг фермента в 1 мл после 24-часовой инкубации с Н₂О или Н₂О₂, перед инкубацией с вирусом во все варианты добавляли 10 γ/мл каталазы.

Таблица 3

Изменение ферментативной активности РНК-азы после 24-часовой инкубации с Н₂О₂

Условия опыта	Скорость ферментативной реакции при различных концентрациях РНК-азы в инкубационной среде					
	количество γ РНК, расщепленных 1γ РНК-азы за 1 ч			% расщепленной РНК в инкубационной среде		
	0,8γ	0,4γ	0,2γ	0,8γ	0,4γ	0,2γ
РНК-аза (контроль)	765	1095	1920	76,5	54,75	48
РНК-аза + 2 М Н ₂ О ₂	445	615	900	44,5	30,75	22,5

Примечание. 4 мг/мл РНК-азы инкубировали 24 ч с Н₂О (контроль) или 2 М Н₂О₂, затем во все пробирки добавляли каталазу (10γ/мл) и брали пробы для определения ферментативной активности: указанные в таблице количества РНК-азы (0,2—0,8γ в 0,2 мл) инкубировали с РНК 30 мин; количество РНК в инкубационной среде — 400γ объем инкубационной среды — 1,2 мл.

сохраняющая, как указывалось выше, способность образовывать комплексы [9, 10], теряет свои антивирусные свойства, по крайней мере, в отношении вируса гриппа. Аналогичные данные были получены нами в опытах на куриных эмбрионах.

В опытах Хамерс-Кастермана и Джиннера с ВТМ инактивированная перекисью РНК-аза также не оказывала ингибирующего действия на размножение вируса [10]. Как и Ле Клерк, авторы считают, что инактивация вируса после введения РНК-азы происходит в результате деполимеризации вирусной РНК, освобождающейся от белковой оболочки в начальный период его размножения. Результаты, полученные нами в опытах на ХАО и куриных эмбрионах, а также прежние данные о способности вируса гриппа к РГА после действия на него РНК-азы в опытах *in vitro* [16] позволяют считать, что инактивация вируса гриппа РНК-азой происходит в результате деполимеризации вирусной РНК, а не за счет образования комплекса типа вирус+РНК-аза.

ВЫВОД

Полученные данные позволяют считать, что антивирусная активность РНК-азы связана с ее специфической ферментативной активностью, а не со способностью фермента образовывать комплекс с вирусом гриппа.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
10/VIII 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. J. Le Clerk, Nature, 1956, 177, 4508, 578—579.
2. F. M. Burnet, P. E. Lind, B. Perry. Austr. J. Exp. Biol. a. Med. Sc., 1957, 35, 6, 517—529.
3. Р. И. Салганик, Т. П. Ятель, А. Н. Мосолов, Докл. АН СССР, 1959, 129, 1, 212—215.
4. J. Brachet, N. Six. Bioch. Bioph. acta, 1959, 35, 2, 580—581.
5. H. Frenkel-Konrat, B. Singer. Fed. Proc., 1960, 19, 1, 316.
6. S. R. Kloet, R. K. Van Wermeskerken, V. V. Koningsberger. Bioch. Bioph. acta, 1961, 47, 1, 144—148.
7. H. S. Loring. J. Gen. Physiol., 1942, 25, 497—503.
8. A. Kleczkowski. Biochem. J., 1946, 40, 5, 677—687.
9. L. Ledoux. Bioch. Bioph. acta, 1954, 13, 1, 121—134.
10. C. Hamers-Casterman, R. Jeener. Virology, 1957, 3, 1, 197—206.
11. Л. Я. Закстельская. Вопросы вирусологии, 1957, 6, 373—375.
12. А. К. Белоусова. Биохимия, 1958, 23, 5, 783—790.
13. А. С. Спирич, Л. С. Мильман. Докл. АН СССР, 1960, 134, 3, 717—720.
14. N. K. Sarkar, J. B. Summer. Methods in Enzymology. Academic Press, Inc. New York, v. 2, 1955, 777.
15. А. К. Шубладзе, С. Я. Гайдамович. Краткий курс практической вирусологии, М., 1954, 92—101.
16. Т. Г. Китаева. Изв. СО АН СССР, 1962, 7, 106—108.

Г. Ф. ПРИВАЛОВ

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У СОСНЫ
В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБРАБОТКИ СЕМЯН ГАММА-ЛУЧАМИ
И КОЛХИЦИНОМ**

Экспериментальными работами по искусственному получению мутаций у растений выявлены большие потенциальные возможности расширения наследственной изменчивости многих морфологических и физиологических признаков, которые могут быть использованы в селекционном процессе [1—4]. Крупные мутации, затрагивающие некоторые систематические признаки видов, получены с помощью ионизирующих лучей у ряда лиственных деревьев и кустарников в первом поколении [5, 6].

Настоящее сообщение посвящено описанию основных морфологических изменений, полученных у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в результате обработки семян гамма-лучами и колхицином. Обработка семян гамма-лучами производилась Co^{60} дозами 15, 5 и 1 кр. В каждом варианте опыта было по 3—3,5 тыс. семян. Весной 1959 г. семена были высеяны в грунт. Наблюдения показали, что облучение семян дозой 1 кр стимулировало появление всходов. Грунтовая всхожесть семян в этом варианте была равна 31%, а в контроле — 20%. Облучение семян дозой 5 кр существенного влияния на их грунтовую всхожесть, по сравнению с контролем, не оказало. Доза 15 кр оказалась полностью летальной.

Выживаемость всходов к концу первого вегетационного периода была: при дозе облучения семян 1 кр — 22%, 5 кр — 19%, без облучения — 53%.

Таким образом, облучение семян даже относительно слабой дозой — 1 кр более чем в 2 раза снизило выживаемость растений в условиях грунтового посева. В процессе перезимовок отпад растений, выросших из облученных семян, был немного выше, чем из необлученных.

Обработка семян колхицином производилась водными растворами концентрацией 0,5, 0,25 и 0,125% в течение 2—4 ч. В вариантах опыта было по 1200—1500 семян. Грунтовая всхожесть семян, замоченных в растворах колхицина, а также выживаемость всходов были незначительно ниже, чем в контроле. Это свидетельствовало о том, что колхицин, при данных условиях обработки, существенного влияния на жизнеспособность семян и растений не оказал.

Через 2 года (весной 1961 г.) сохранившиеся растения были перенесены с грядок на постоянное место. В процессе роста и развития у растений из обработанных семян возникали различные морфологические изменения. Изменчивость растений по общей высоте, длине и ширине хвои представлена в табл. 1, а число измененных растений по различным признакам — в табл. 2.

Таблица 1
Изменчивость основных показателей роста сосны в результате обработки семян гамма-лучами и колхицином (в 4-летнем возрасте)

Виды обработки семян	Число измеренных растений	Высота растений, см			Длина хвои, см			Ширина хвои, мм		
		средняя	максимальная	минимальная	средняя	максимальная	минимальная	средняя	максимальная	минимальная
Гамма-лучи, p	5000	43,5 ± 1,4	66	21	10,6 ± 0,3	14	6	1,7 ± 0,1	3,6	1,2
	1000	45,8 ± 1,2	72	18	10,9 ± 0,2	15	5	1,8 ± 0,3	3,9	0,9
	0,5	40,1 ± 2,1	77	13	10,6 ± 0,2	14	6	1,7 ± 0,07	2,4	0,6
Колхицин, %	0,25	40,7 ± 2,2	76	14	10,6 ± 0,4	16	7	1,7 ± 0,1	4,1	1,1
	0,125	44,8 ± 3,3	67	12	10,5 ± 0,2	13	8	1,7 ± 0,1	2,8	1,2
	Контроль	46,0 ± 1,7	70	20	11,6 ± 0,2	14	9	1,8 ± 0,0,3	2,3	1,3

Данные, представленные в табл. 1, показывают, что обработка семян гамма-лучами и колхицином существенно не отразилась на росте и развитии сохранившихся растений. Средняя высота растений, а также средняя длина и ширина хвои оказались близкими к контролю. Небольшое различие этих показателей с контролем в большинстве случаев недостоверно. Однако пределы изменчивости изученных признаков у растений из обработанных семян значительно расширились почти во всех вариантах опыта. Особенно большие отклонения от нормы наблюдались у ряда растений по ширине хвои и плотности расположения ее на побегах (табл. 2).

Необходимо отметить, что по характеру морфологические изменения, возникшие в результате обработки семян колхицином и гамма-лучами, были очень близки между собой. При описании большинства изменений было очень трудно уловить специфику действия изучавшихся мутагенов по внешним морфологическим признакам.

Наиболее интересные изменения, возникшие в результате обработки семян гамма-лучами и колхицином, были следующие.

**ИЗМЕНЕНИЕ
ЧИСЛА ХВОИНОК В ПУЧКАХ**

Число хвоинок в пучках является строгим систематическим признаком, служащим для определения видов в роде *Pinus*. Сосна обыкновенная относится к так называемым 2-хвойным соснам, у которых хвоя собрана в пучки по 2 штуки. Наряду с этим имеется много генетически обособленных видов — 3-хвойных и 5-хвойных. Один вид сосны имеет в пучках по 4 хвоинки.

Облучение и колхицинирование семян 2-хвойной сосны привели к возникновению 2, 3-хвойных,

Таблица 2

Число измененных растений по количеству хвои в пучках, ширине хвои и плотности ее расположения на побегах

Варианты обработки семян	Кол-ч. растений, штук	В том числе измененных, по указанным признакам				
		2, 3-хвойные	3-хвойные	3, 4-хвойные	широкохвойные	с уплотненным расположением хвои
<i>Гамма-лучи, p</i>						
5000	48	1	1	—	4	1
1000	85	1	—	—	3	9
<i>Колхицин, %</i>						
0,5	82	4	2	—	2	10
0,25	67	2	2	1	4	8
0,125	34	2	—	—	2	2
Контроль	50	—	—	—	—	—

3-хвойных и 3, 4-хвойных форм. У растения с 3, 4-хвойными пучками единично встречались 5-хвойные пучки (рис. 1). Наблюдения показали, что у исходной формы сосны обыкновенной иногда возникают спонтанно 3-хвойные пучки, однако, они располагаются только вблизи верхушечной почки.

Мутационные же формы, полученные экспериментальным путем, имеют повышенное количество хвоинок в пучках на всем протяжении годичных приростов.

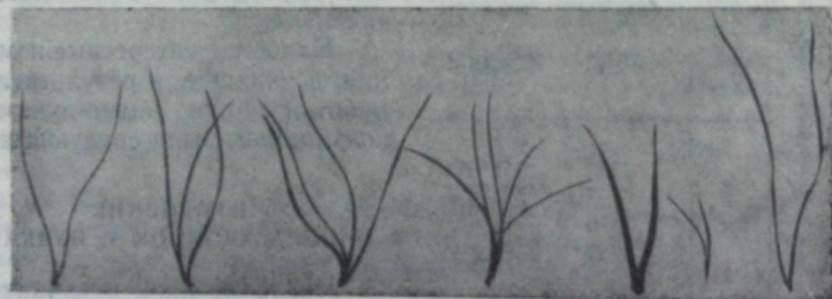


Рис. 1. Изменчивость величины и количества хвоинок в пучках у сосны (*Pinus silvestris* L.) в результате обработки семян гамма-лучами и колхицином.

Крайняя слева, парная хвоя, — от исходной формы, все остальные — от мутационных форм.

ИЗМЕНЕНИЕ ШИРИНЫ ХВОИ

Ширина хвои у растений исходных форм (в контроле) колебалась от 1,3 до 2,3 мм. Путем обработки семян гамма-лучами и колхицином получены широкохвойные формы, у которых хвоя в 1,5—2,0 раза шире, чем у исходных форм. Растения с наиболее широкой хвоей (диаметром 3,6—4,1 мм) имели изреженное, но правильное расположение хвои на побегах (рис. 2).

ИЗМЕНЕНИЕ ПЛОТНОСТИ РАСПОЛОЖЕНИЯ ХВОИ НА ПОБЕГАХ

Подсчеты показали, что у контрольных растений плотность расположения хвои равна в среднем 18 хвоинок на 5 см длины главного побега, с колебаниями от 10 до 24 штук. У измененных растений плотность расположения хвои на такой же длине побега достигала 40—50 штук (рис. 3). Число растений, у которых плотность расположения хвои выходила за пределы естественной изменчивости этого признака (т. е. больше 24 штук на 5 см длины побега), по вариантам опыта показано в таблице 2, графа 7. К числу других изменений, которые возникали зна-



Рис. 2. Широкохвойная форма сосны (ширина хвои 4 мм).



Рис. 3. Густоохвоенная форма сосны с короткой хвоей (длина хвои 6 см).

чительно реже описанных, можно отнести следующие: длинная, свешивающаяся книзу хвоя (рис. 4); хвоя, закрученная в спираль или сильно изогнутая; изредка встречающаяся одиночная хвоя; отсутствие развития хвои на значительной части побега; полное отсутствие или небольшое число (1—2) боковых почек на верхушечном побеге и др.

Из всех форм сосны, полученных в настоящем опыте, наибольший интерес представляют формы с повышенным количеством хвои в пучках (3- и 4-хвойные). Установленная в данном опыте возможность экспериментального изменения указанного признака с помощью мутагенных факторов, с одновременным сохранением других важных признаков вида, дает основание предполагать, что признак, затрагивающий порядок расположения хвои на побегах, являющийся одним из важней-



ших систематических признаков в роде *Pinus*, может быть изменен в результате единичного акта мутации в соматических клетках растений первого поколения.

Другим, не менее интересным фактом является получение идентичных мутационных изменений различными по своей природе и действию факторами — гамма-лучами и колхицином. Колхицин хорошо известен как вещество, вызывающее полиплоидизацию клеток в митозе. Являются ли описанные

Рис. 4. Форма сосны с длинной (16 см) свешивающейся хвоей.

изменения у сосны результатом полиплоидизации клеток или же они связаны с другими структурными изменениями генетического материала, покажут будущие исследования.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
21/1 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. М. И. Кулик. Экспериментальное получение мутаций у томатов. — Докл. АН СССР, 1961, т. 133, № 1.
2. П. К. Шкварников, И. В. Черный. Экспериментальные мутации у яровой пшеницы и их значение для селекции. — Радиобиология, 1961, т. 1, № 2—5.
3. В. В. Хвостова, В. Д. Турков, Л. И. Воронкова, Л. В. Невзгодина. Получение мутантов у томатов под воздействием γ -лучей и этиленмина. — Радиобиология, т. II, вып. 5.
4. Е. А. Соломко. О способах выявления индуцированных соматических мутаций у картофеля. — Радиобиология, 1962, № 4.
5. Г. Ф. Привалов. Изменчивость клена ясенелистного под влиянием x -лучей и нейтронов. — Изв. СО АН СССР, 1961, № 9.
6. Г. Ф. Привалов. Экспериментальные мутации вегетативных органов древесных растений. — Докл. АН СССР, 1963, т. 50, № 3.

С. П. КОВАЛЕНКО

НЕПРЯМОЕ ДЕЙСТВИЕ ХИМИЧЕСКИХ МУТАГЕНОВ КАК ОДИН ИЗ ВЕРОЯТНЫХ МЕХАНИЗМОВ ХИМИЧЕСКОГО МУТАГЕНЕЗА

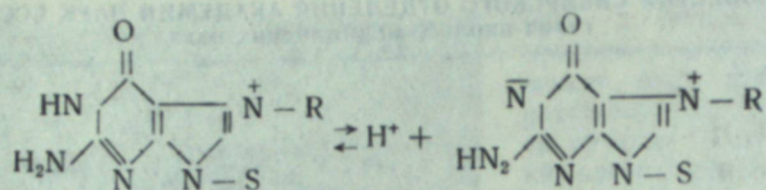
Изменение химического строения молекул ДНК, т. е. генная мутация, может происходить в результате либо непосредственного воздействия мутагенного фактора на ДНК, либо ошибки при редупликации ДНК, возникающей под его влиянием. Такие ошибки редупликации обычно вызываются особой группой химических веществ — нуклеотидных аналогов, из которых наиболее употребительным является 5-бромурацил. Весьма вероятно, что подобным эффектом могут обладать также аналоги нормальных нуклеотидов, возникающие в самой живой клетке в результате взаимодействия свободных нуклеотидов (нуклеозидов или оснований) с проникшими в клетку мутагенными факторами и способные затем, включаясь в ДНК, вызывать мутации. Поэтому исключить возможность непрямого мутагенного действия некоторых мутагенов других классов нельзя.

Наша статья посвящается анализу этой возможности на примере главным образом алкилирующих веществ.

Алкилирующие агенты (эпоксиды, этиленимины, иприты, эфиры серной и метансульфоновой кислот) обладают четко выраженным мутагенным эффектом по отношению ко всем клеточным формам жизни. Химические реакции этих веществ с нуклеиновыми кислотами и их компонентами в условиях, близких к условиям организма, довольно хорошо изучены.

Детальными исследованиями Лоули и Брукса [1—7] показано, что представители этой группы мутагенов способны алкилировать азотные атомы гетероциклов, входящих в состав ДНК. Легче всего алкилируется атом N⁷ гуанина [1—3], довольно легко — атомы N¹ аденина [1, 4, 8] и N¹ цитозина [1, 5]. Тимин с алкилирующими агентами в условиях, близких к условиям организма, не реагирует [1, 9].

Возникновение положительного заряда в гетероцикле сильно ослабляет гликозидную связь, соединяющую гетероцикл с углеводно-фосфатным каркасом цепи нуклеиновой кислоты. Поэтому гетероцикл должен легко отщепляться, обнажая альдегидную группу дезоксирибозы в молекуле ДНК, что и было экспериментально показано в случае 7-алкилгуанина [6, 9]. Впрочем, если даже 7-алкилгуанин не отщепится из молекулы ДНК, химические свойства ее должны существенно измениться благодаря усилению кислотных свойств алкилированного гуанина за счет диссоциации NH-группы в положении 1 [7]. Лоули и Брукс придают этому обстоятельству большое значение в процессе мутагенеза, так как диссоциированный гуанин, по их мнению, сходен по структуре с аденином



Кроме азотных атомов гетероциклов, алкилирующие агенты способны со скоростью примерно того же порядка взаимодействовать с фосфатными группами нуклеотидов или самой ДНК [1, 8—12].

Грифин и Риз [10] установили, что обнаруженная Бруксом и Лоули [4] при реакции адениловой кислоты с диметилсульфатом N³-метиладениловая кислота является на самом деле метиловым эфиром N¹-метиладениловой кислоты.

Виндмюллер и Каплан [8] показали, что окись этилена при нейтральной pH может этерифицировать концевую фосфатную группу АТФ, не затрагивая аденина, а при pH 2,4 этерифицирует никотин-амидаденин-динуклеотид. Позже Летт, Паркинс и Александер [12] с помощью измерения ультрафиолетовых спектров, вязкости и светорассеяния установили различное поведение разных алкилирующих веществ в их реакциях с ДНК. Окись пропилен алкилирует пуриновую часть молекулы ДНК, о чем говорит изменение спектра и деградация ДНК вследствие отщепления пуринов. Этилметансульфонат не изменяет спектра, т. е. не затрагивает гетероциклов молекулы ДНК. Деградации ДНК не происходит, но уменьшается жесткость молекулы из-за уменьшения количества отрицательно заряженных фосфатных групп. Эти изменения указывают, что мутаген реагирует только с фосфатными группами ДНК. Азотистый иприт действует аналогично, но через некоторое время спектр ДНК начинает изменяться, поэтому авторы предположили возможность миграции алкила с фосфатных групп на азот пуринов. Может быть, такая миграция, но значительно более медленная (и потому пока не обнаружена) происходит и в случае этилирования. Метилметансульфонат алкилирует как пурины, так и фосфатные группы. Подобные же различия обнаружены Рейнером и Заменгофом [9] в поведении диметилсульфата, диэтилсульфата и азотистого иприта. Такое различие в химических свойствах этих мутагенов является, по-видимому, причиной различий в мутагенном действии их в условиях непосредственного взаимодействия мутагенов с молекулами нуклеиновых кислот. Имеющиеся в настоящее время данные позволяют думать, что такое взаимодействие не всегда приводит к мутациям.

Френкель-Конратом [13] установлено, что такие эффективные на клеточных формах жизни мутагены, как иприт, окись этилена и окись пропилен, не вызывают мутаций у вируса табачной мозаики при обработке его РНК *in vitro*. Диметилсульфат обладает мутагенной активностью, но значительно менее активен, чем азотистая кислота. Мундри [14] не удалось обнаружить мутагенной активности диметилсульфата. Лавлес [15] не получил мутаций у фага Т2 при его обработке *in vitro* окисью этилена и этиленимином. Метилметансульфонат также не вызывал мутаций у фагов, тогда как этилметансульфонат (или сходный с ним этилэтансульфонат) был эффективен [15, 16].

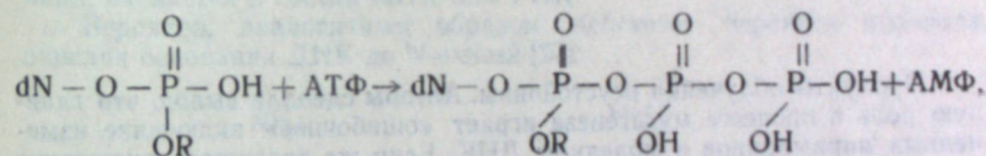
Эти факты свидетельствуют о том, что этилметансульфонат и диэтилсульфат, алкилирующие лишь фосфатные группы нуклеиновых кислот [9, 12], являются эффективными мутагенами в условиях непосредственного контакта с наследственными структурами.

В то же время вещества, алкилирующие с высокой скоростью гете-

роциклы молекул нуклеиновых кислот (иприт [2], метилметансульфонат и окись пропилен [12], окись этилена [3, 8], диметилсульфат [9]) являются плохими мутагенами на вирусах и фагах, т. е. при непосредственном взаимодействии с молекулами нуклеиновых кислот наследственных структур. Они обладают главным образом инактивирующим действием благодаря отщеплению алкилированных пуринов с последующей деполимеризацией депуринизированной нуклеиновой кислоты [17].

Иная картина наблюдается при обработке этими веществами клеточных форм жизни.

При попадании в клетку алкилирующие агенты реагируют со многими химическими веществами, входящими в состав клетки. Нас интересуют их реакции с нуклеотидами и другими предшественниками синтеза нуклеиновых кислот. Свободные нуклеотиды могут алкилироваться как по азоту гетероциклов, так и по фосфатным группам. Алкилированные по гетероциклу нуклеотиды распадаются на рибозофосфат и алкилированный гетероцикл, который не способен к дальнейшему включению в молекулы нуклеиновых кислот. Этерифицированные по фосфату нуклеотиды, напротив, вполне устойчивы, а наличие одного свободного гидроксильной группы в фосфатной группе дает возможность такому нуклеотиду фосфорилироваться с образованием нуклеозидтрифосфата.



где dN — дезоксирибонуклеозид.

Включение этерифицированного нуклеотида в молекулу ДНК равносильно прямой этерификации молекулы ДНК, что, как мы видели, происходит в случае этилметансульфоната и диэтилсульфата и вызывает мутации. Возможно, благодаря такой последовательности процессов вещества, не вызывающие мутаций у вирусов при обработке их *in vitro*, эффективны на клеточных формах жизни.

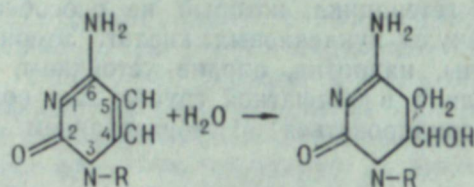
Возможность непрямого действия некоторых мутагенных факторов показана также экспериментально. К сожалению, таких работ пока немного.

Шибальским и Лоркевичем [18, 19] показано, что мутагенный эффект триэтиленмеламин (ТЭМ) на бактериях не может быть объяснен непосредственным взаимодействием его с молекулами генных ДНК. Изучая мутагенное действие продуктов взаимодействия ТЭМ с основаниями, нуклеозидами и нуклеотидами, эти исследователи нашли, что мутагенным эффектом обладают только продукты реакции ТЭМ с тимином и его производными. С пуринами и их производными ТЭМ не реагирует. Таким образом, химические свойства ТЭМ сильно отличаются от свойств других алкилирующих веществ (в результате влияния триазинового цикла). К сожалению, авторам не удалось установить химическую природу образующегося аналога тимина, поскольку при попытках выделения он разлагался.

Работы Олдерсона [20] посвящены изучению механизма мутагенного действия формальдегида. Показано, что основную роль в процессе мутагенеза играет продукт реакции между формальдегидом и адениловой кислотой, дезоксиадениловой кислотой или аденозином (но не аденином).

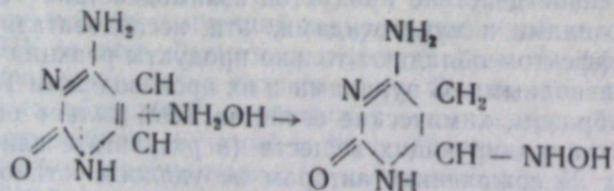
Дудни и Хаас [21, 22] изучали мутагенное действие ультрафиолетового света на бактериях. Добавление пиримидинов и их производных к питательной среде до облучения ультрафиолетовым светом увеличивало частоту мутаций, если же пиримидины добавлялись после облучения, частота мутаций сильно снижалась. Ингибирование белкового синтеза (а следовательно, и синтеза нуклеиновых кислот) после облучения также снижало частоту мутаций.

Установлено, что при ультрафиолетовом облучении пиримидинов, их нуклеотидов и нуклеозидов активируется двойная связь между атомами C⁴ и C⁵, в результате чего молекула пиримидина присоединяет молекулу воды.

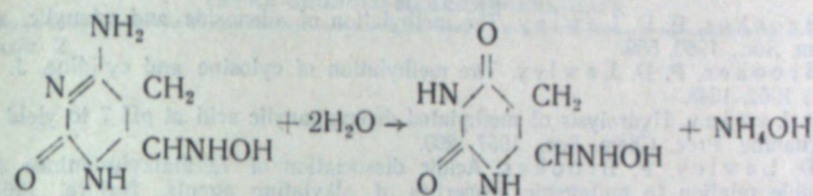


Продукты облучения неустойчивы. Авторы сделали вывод, что главную роль в процессе мутагенеза играет «ошибочное» включение измененных пиримидинов в молекулы ДНК. Если же задержать включение этих пиримидинов в ДНК, то они распадаются, вновь превращаясь в нормальные.

Перечисленные выше работы экспериментально показывают возможность непрямого действия алкилирующих агентов и ультрафиолетового света, т. е. изменения структуры ДНК не путем непосредственного взаимодействия ее с мутагенным фактором, а путем включения в молекулу ДНК аналогов нуклеотидов, образовавшихся в результате действия мутагена на нормальные нуклеотиды. Можно надеяться, что подобные же явления будут обнаружены при детальном изучении мутагенного действия продуктов реакции нуклеотидов с другими химическими мутагенами. Представляется вероятным непрямым действием гидроксиламина, реагирующего с цитозином, путем присоединения по двойной связи C⁴—C⁵ [23]:



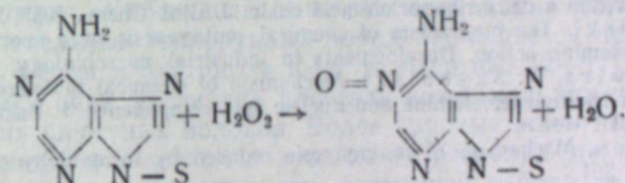
Эта реакция очень сходна с эффектом, вызываемым ультрафиолетовым светом. Мутагенный эффект такого присоединения NH₂—OH по двойной связи цитозина, вероятно, связан с ослаблением связи 6-аминогруппы с пиримидиновым кольцом, вследствие чего она может отщепляться в мягких условиях:



Образовавшийся продукт похож на урацил или тимин. Вторая стадия этого процесса (отщепление аминогруппы) может происходить уже после включения цитозина в молекулу ДНК; в результате место, обычно занимаемое цитозином, будет занято тиминоподобным основанием.

Но, разумеется, не следует думать, что все мутагены могут индуцировать мутации только благодаря непрямодействию. Наоборот, имеются мутагены, способные вызывать мутагенный эффект только при непосредственном взаимодействии с нуклеиновыми кислотами наследственных структур. К таким мутагенам можно отнести азотистую кислоту — весьма эффективный мутаген. Азотистая кислота вызывает мутации при обработке фагов, вирусов и даже чистой вирусной РНК *in vitro* [24]. Она эффективна также на бактериях [25] и бактериальной ДНК [26]. Мутагенный эффект ее обусловлен дезаминированием цитозина и аденина, входящих в состав ДНК или РНК.

Вероятно, аналогичным образом действует перекись водорода, окисляя основания ДНК до N-окисей [27]:



Подытоживая сказанное, можно утверждать, что для познания механизмов мутагенеза необходимо учитывать возможности образования аналогов нуклеотидов в результате действия мутагенов на нормальные предшественники синтеза нуклеиновых кислот и детально исследовать мутагенное действие и химическую структуру этих аналогов. До сих пор этому уделялось мало внимания. Путь к полному управлению наследственностью организмов лежит через всестороннее изучение механизмов мутаций, вызываемых различными мутагенными факторами. И среди многочисленных мутагенов имеется немало таких, чей мутагенный эффект обусловлен не непосредственным взаимодействием с генами ДНК, а изменением нормальных предшественников синтеза ДНК.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/IV 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. P. D. Lawley. The relative reactivities of deoxyribonucleotides and of the base of DNA towards alkylating agents. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1957, 26, 450.
2. P. Brookes, P. D. Lawley. The reaction of mustard gas with nucleic acids *in vitro* and *in vivo*. *Biochem. J.*, 1960, 77, N 3, 478.
3. P. Brookes, P. D. Lawley. The alkylation of guanosine and guanylic acid. *J. Chem. Soc.*, 1961, 3923.

4. P. Brookes, P. D. Lawley. The methylation of adenosine and adenylic acid. *J. Chem. Soc.*, 1960, 539.
5. P. Brookes, P. D. Lawley. The methylation of cytosine and cytidine. *J. Chem. Soc.*, 1962, 1348.
6. P. D. Lawley. Hydrolysis of methylated deoxyguanylic acid at pH 7 to yield 7-methylguanine. *Proc. Chem. Soc.*, 1957, 290.
7. P. D. Lawley, P. Brookes. Acidic dissociation of 7,9-dialkylguanines and its possible relation to mutagenic properties of alkylating agents. *Nature*, 1961, 192, N 4807, 1081.
8. H. G. Windmueller, N. O. Kaplan. The preparation and properties of N-hydroxyethyl derivatives of adenosine, adenosine triphosphate and nicotinamide adenine dinucleotide. *J. Biol. Chem.*, 1961, 236, N 10, 2716.
9. B. Reiner, S. Zamenhof. Studies on the chemically reactive groups of deoxyribonucleic acids. *J. Biol. Chem.*, 1957, 228, N 1, 475.
10. B. E. Griffin, C. B. Reese. The synthesis of N¹- and N⁶-methyladenosine-5-pyrophosphates. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1963, 68, N 2, 185—192.
11. P. Alexander, J. T. Lett, G. Parkins. Unstability of alkylated DNA in relation to mechanism of chemical mutagenesis. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1961, 48, N 2, 423—425.
12. J. Lett, G. M. Parkins, P. Alexander. Physico-chemical changes produced in DNA after alkylation. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1962, 97, N 1, 80—93.
13. H. Fraenkel-Conrat. Chemical modification of viral RNA. I. Alkylating agents. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1961, 49, N 1, 169.
14. K. W. Mundry. Цит. по (12).
15. A. Loveless. The influence of radiomimetic substances on deoxyribonucleic acid synthesis and function studied in *E. coli*/phages systems. III. Mutation of T2-bacteriophage as a consequence of alkylation in vitro: the uniqueness of ethylation. *Proc. Roy. Soc.*, 1959, B 150, 497.
16. E. Bautz, E. Freese. On the mutagenic effect of alkylating agents. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1960, 46, N 12, 1585.
17. C. Tamm, H. S. Shapiro, R. Lipshitz, E. Chargaff. Distribution density of nucleotides within a deoxyribonucleic acid chain. *J. Biol. Chem.*, 1953, 203, 673.
18. W. Szybalski. The mechanism of chemical mutagenesis with special reference to triethylenemelamine action. *Developments in industrial microbiology*, 1960, 231—241.
19. Z. Lorkiewicz, W. Szybalski. Mechanism of chemical mutagenesis. IV. Reaction between triethylenemelamine and nucleic acid components. *J. Bacteriol.*, 1961, 82, N 2, 195—201.
20. T. Alderson. Mechanism of mutagenesis induced by formaldehyde. *Nature*, 1961, 191, N 4785, 251.
21. C. O. Doudney, F. L. Haas. Mutation induction and macromolecular synthesis in bacteria. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 1959, 45, N 5, 709.
22. F. L. Haas, C. O. Doudney. Correlation of loss of photoreversibility of ultraviolet-induced mutations with deoxyribonucleic acid synthesis. *Nature*, 1960, 185, N 4713, 637.
23. H. Schuster. The reaction of tobacco mosaic virus RNA with hydroxylamine. *J. Molec. Biol.*, 1961, 3, N 4, 747.
24. K. W. Mundry, A. Gierer. Die Erzeugung von Mutationen des TMV durch chemische Behandlung seiner Nucleinsäure in vitro. *Z. Vererb.*, 1958, 89, N 4, 614.
25. F. Kaudewitz. Production of bacterial mutants with nitrous acid. *Nature*, 1959, 183, N 4678, 1829—1830.
26. E. E. Horn, R. M. Herriott. The mutagenic action of nitrous acid on singlestranded (denatured) *Hemophilus transforming DNA*. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 1962, 48, N 8, 1409.
27. H. von Euler, H. Hasselquist, D. Nomura, H. Erret. Action of H₂O₂ on ribonucleic acid and attempts to isolate reaction products. *Arkiv Kemi.*, 1960, 16, N 1—2, 187—195.

Г. А. СТАКАН, А. А. СОСКИН, Ф. Я. ВОВЧЕНКО

К ВОПРОСУ О НАСЛЕДУЕМОСТИ ЖИВОГО ВЕСА ТОНКОРУННЫХ ОВЕЦ

Живой вес тонкорунных овец имеет существенное хозяйственное и биологическое значение. Более крупные овцы создают большие возможности для увеличения в стране производства баранины. Крупные особи обладают наибольшей способностью резервировать питательные вещества в своем теле. Исследованиями В. В. Рольника установлено, что с возрастанием веса откладывается относительно больше запасов в теле животного, которые могут быть израсходованы при голодании или скудном кормлении [1].

Живой вес связан не только с мясной, но и с шерстной продуктивностью животных. Многочисленными исследованиями установлено, что в пределах отдельных тонкорунных пород наблюдается прямая зависимость между весом и настригом шерсти животных [2—11]. Очевидно, у более крупных овец увеличена площадь кожи или кожного поля для произрастания шерстных волокон. Более крупные животные в пределах стада, как правило, отличаются лучшим здоровьем, более крепкой конституцией. Поэтому при проведении племенной работы не только с мясо-шерстными, шерстно-мясными, но и с шерстными породами овец селекция на живой вес и, в частности, на максимальную скороспелость желательна.

Живой вес, как и другие хозяйственно-биологические признаки, является результатом взаимодействия наследственных особенностей и условий жизни. Установлено, что внешние факторы, особенно уровень кормления, оказывают большое влияние на индивидуальное развитие, темпы роста, живой вес и продуктивность овец. Однако недостаточно исследовано влияние уровня кормления на величину наследуемости живого веса или иначе на проявление его генотипического разнообразия в стадах тонкорунных овец. Показатель наследуемости характеризует долю генотипического разнообразия в общей фенотипической изменчивости признаков, обусловленную разнообразием генотипов спариваемых овцематок и баранов. Естественно, что большое наследственное разнообразие животных по ряду признаков, в том числе и по живому весу, обеспечивает большую эффективность отбора и результативность по этим признакам (12—16, 18—21, 24).

В отечественной литературе влияние уровня кормления на проявление наследственного разнообразия (наследуемость) живого веса в тонкорунных стадах не освещалось. А между тем такие исследования позволят установить влияние условий жизни на распределение животных по их генетическому достоинству, на характер оценок родственных особей, содержащихся в разных условиях кормления, на эффективность

отбора генетически лучших овец и др. В конечном итоге решение этих вопросов поможет более правильно оценить эффективность селекции в разных условиях среды.

В настоящей работе рассматриваются результаты изучения влияния возраста и уровня кормления на наследуемость живого веса овец алтайской породы и делается попытка осветить некоторые из перечисленных выше вопросов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выяснение влияния уровня кормления и возраста на показатели наследуемости живого веса производилось на двух группах ярок-одиночек алтайской тонкорунной породы по 37 голов в каждой в племзаводе «Страна Советов» Рубцовского района Алтайского края. Группы были подобраны в первые дни рождения ягнят в феврале 1960 г. по методу аналогов с учетом сроков рождения, живого веса, степени складчатости и характера шерстного покрова при рождении. Обе группы ярок являлись полусибсами по отцам и происходили от маток I-го класса, близких по продуктивным качествам. Это давало основание ожидать в среднем примерно одинаковый в обеих группах генотип матерей.

По общей питательности рационы ярок обеих групп отличались незначительно, но заметно отличались разным уровнем переваримого белка за счет скармливания опытной группе жмыха. Одна из групп (контрольная) кормилась по нормам, принятым в хозяйстве в 1960/61 г., и получала в день: в возрасте 3—4 месяцев по 0,85 кг кормовых единиц и 78 г переваримого белка (100%). Опытная группа соответственно получала 0,95 кг кормовых единиц и 106 г переваримого белка (135%). В зимний стойловый период первой группе в кормах давалось 0,91 кг кормовых единиц и 113 г переваримого белка, а опытным ярам — соответственно по 1,11 кг и 181 г, или на 61% больше переваримого белка. Яркие обеих групп взвешивались при рождении, в двух-, трех-, четырех-, десяти-, двенадцати- и пятнадцатимесячном возрасте. Взвешивание производилось натошак на почтовых весах, а позднее на весах грузоподъемностью в 500 кг с точностью до 100 г.

Показатели наследуемости живого веса вычислялись по методике Н. А. Плохинского путем выяснения доли, вносимой изменчивостью отцов опытных и контрольных ярок в общую фенотипическую изменчивость живого веса дочерей в дисперсионном комплексе по формуле

$$\tau^2 = \frac{C_1}{C_\phi}$$

где C_1 — генетическая дисперсия отцов;

C_ϕ — фенотипическая дисперсия живого веса дочерей. Методика вычисления коэффициентов наследуемости методом дисперсионного анализа освещена в работе Н. А. Плохинского [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Темпы роста, изменение живого веса с возрастом определяются как породными, наследственными особенностями, так и условиями кормления. Овцы алтайской тонкорунной породы относятся к шерстномысному направлению. На протяжении всей работы большое внимание уделялось отбору животных крупного размера с большим живым весом и хорошей скороспелостью [22, 23].

Таблица 1

Влияние кормления на живой вес и его наследуемость у ярок алтайской породы

Возрастные сроки	Опытная группа					Контрольная группа				
	живой вес, кг, $M \pm m$	σ	CV	lim	наследуемость живого веса $\tau^2, \%$	живой вес, кг, $M \pm m$	σ	CV	lim	наследуемость живого веса $\tau^2, \%$
При рождении.	5,53 ± 0,09	0,58	10,49	7,0—4,4	25,9	5,37 ± 0,09	0,56	10,43	7,0—4,4	27,9
1 месяц	10,43 ± 0,24	1,59	15,24	14,5—6,5	17,9	10,38 ± 0,27	1,72	16,57	15,5—6,5	14,7
2 месяца	15,07 ± 0,40	2,59	17,19	21—9	16,4	14,93 ± 0,42	2,63	17,62	21—9	17,5
3 месяца	21,10 ± 0,43	2,77	13,13	27—14	19,0	20,71 ± 0,65	3,99	19,27	29—12	13,9
4 месяца	25,81 ± 0,46	2,99	11,58	31—19	14,9	23,85 ± 0,56	3,53	14,80	32—16	7,8
10 месяцев	42,75 ± 0,57	3,59	8,40	49—33	13,7	31,63 ± 0,82	5,24	16,57	43—23	4,4
12 месяцев	46,07 ± 0,67	4,27	9,27	55—35	16,0	33,73 ± 0,79	5,07	15,03	47—25	9,2
15 месяцев	53,0 ± 0,78	4,77	9,0	68—40	15,0	36,00 ± 1,01	5,99	16,30	52—28	5,4

Возрастные изменения живого веса в связи с разным уровнем кормления опытных и контрольных ярок приводятся в табл. 1. Как видно из приведенных данных, овцы алтайской породы отличаются высокой скороспелостью. К 4-месячному возрасту живой вес ярок обеих групп, по сравнению с весом при рождении, увеличился в 4,3—4,6 раза. К годовому возрасту ярок опытной группы достигали уже 72% веса взрослых маток, а к 15-месячному возрасту — 84%. В условиях контрольной группы эти показатели были значительно ниже и составили соответственно 53 и 57%. В целом за время опыта в контрольной группе живой вес увеличился в 6—7 раз, а в опытной группе — в 9,6 раза. Яркие, выращенные в условиях полноценного кормления, весили на 47% больше, чем контрольные.

Начиная с 3-месячного возраста и до конца эксперимента, когда наметились различия в живом весе, у животных обеих групп наблюдается большая фенотипическая изменчивость этого признака в контроле: на это указывают среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации веса у овец этой группы. Однако доля наследственной обусловленности фенотипического разнообразия живого веса в разные сроки у ярок обеих групп изменялась по-разному. Наибольшее генотипическое разнообразие веса наблюдается у ягнят при рождении — показатели наследуемости у новорожденных достигают как в опыте, так и в контроле 25,9—27,9%. С увеличением возраста у животных обеих групп наследственное разнообразие живого веса снижается. Так, в 15-месячном возрасте показатель наследуемости в опыте составил 15%, а в контроле — только 5,4%. Уменьшение генотипического разнообразия с повышением возраста объясняется довольно сильным влиянием на растущий организм внешней среды, которая до некоторой степени как бы подавляет проявление генотипического разнообразия живого веса.

Хотя рост, развитие и живой вес животного обусловлены наследственной информацией, реализация живого

веса в процессе индивидуального развития организма осуществляется при взаимодействии наследственной информации с многими факторами и определяется реакцией каждого животного того или иного генотипа на условия среды. В период эмбрионального развития такой средой для плода является материнский организм, который в значительной степени ограждает эмбрион от воздействия внешних условий. В этот период создаются благоприятные условия для проявления генетических потенций развития организма, что и сказывается в повышении генотипического разнообразия живого веса у новорожденных ягнят. Конечно, и на живой вес при рождении действуют факторы внешнего порядка. Так, вес при рождении в значительной степени определяется кормлением маток в период суягности, возрастом и весом самой матери, размерами помета (одиночка или двойня). Однако в нашем опыте в условиях полноценного кормления суягных маток, о чем свидетельствует крупный размер ярок как опытной, так и контрольной групп, вес при рождении отражает наследственную сущность животного в отношении этого признака.

Лучшим кормлением объясняется, как мы полагаем, большое генотипическое разнообразие веса в последующие периоды постэмбрионального развития у ярок опытной группы по сравнению с контрольной. Если при рождении показатели наследуемости изучаемого признака у животных обеих групп были сравнительно близки и достигали $\eta^2 = 25,9-27,9\%$, то в 15-месячном возрасте в опыте этот показатель равнялся 15, а в контроле был в три раза меньше и составлял всего 5,4%.

Очевидно, выращивание молодняка с раннего возраста при обильном кормлении не только сказалось на более интенсивном росте, больших размерах и живом весе, но и создало условия для более полного проявления наследственных возможностей. Более низкий уровень питания ярок контрольной группы не обеспечил проявления всей изменчивости генотипов. Он как бы «придавил» это разнообразие. Для животных генетически более крупных, нуждающихся в большом количестве питательных веществ, не было условий для реализации потенции такого генотипа.

Поскольку установлено влияние внешних факторов на проявление наследственного разнообразия живого веса овец, естественно, возникают тесно связанные с этим вопросы о возможности оценки генотипа отдельных производителей по потомству, выращенному в разных условиях жизни, о достоверности оценки животных в разных условиях жизни и др. Для их освещения анализировались данные живого веса в потомстве производителей колхозов «Страна Советов» и «Восток». Материалом являлись те же группы баранчиков — полусибсов и ярок.

Как можно видеть из табл. 2, в группе полусибсов, выращенных при улучшенном кормлении, три производителя — № 347, 109 и 21 — по весу своего потомства обнаружили достоверное отличие от веса сыновей других баранов при весьма высокой достоверности — $P = 0,99$ и $0,999$.

Как отмечалось нами выше, коэффициент наследуемости живого веса в этой группе равнялся 12,1%. В то же время среди баранчиков-полусибсов — сыновей тех же отцов, но выращенных при обычном хозяйственном содержании, в группе которых показатель наследуемости составил всего 6,6%, не оказалось ни одного производителя, средний живой вес потомства которого бы достоверно отличался от веса сыновей остальных баранов. Аналогичная картина наблюдалась нами у ярок, у которых показатель наследуемости равнялся только 1,3. Среди всех 12 отцов исследуемых ярок не было ни одного производителя, средний вес дочерей которого превышал бы 31—33 кг. Поскольку наследственное

Таблица 2
Влияние кормления на оценку и достоверность отбора по живому весу потомства отдельных производителей (По сыновьям — сверстникам, полусибсам)

№ баранов	Улучшенное кормление			Обычное хозяйственное кормление			Разница между живым весом полусибсов-отцов групп, %
	колич. животных	средний живой вес, $M \pm m$, кг	достоверность различия по средн. d	колич. животных	средний живой вес, $M \pm m$, кг	достоверность различия по средн. d	
347	22	50,90 ± 0,90	+2,4=	48	43,96 ± 0,62	-0,1~	11,7
257	38	48,68 ± 0,83	+0,2~	53	42,91 ± 0,59	-1,1~	11,8
148	19	48,95 ± 1,32	+0,4~	38	44,46 ± 0,77	+0,5~	9,1
109	21	50,57 ± 1,29	+2,1=	24	42,25 ± 0,86	-1,7~	16,5
21	40	45,65 ± 0,65	-2,9=	62	44,19 ± 0,55	+0,2~	3,2
173	24	48,03 ± 1,32	-0,4~	14	46,86 ± 1,56	+2,9~	2,5
147	24	48,50 ± 0,78	0	26	43,69 ± 0,86	-0,3~	9,9
107	6	46,33 ± 0,65	-2,2~	20	46,00 ± 0,93	+2,0~	0,7
97	17	47,29 ± 0,66	-1,3~	23	46,00 ± 1,23	+2,0~	2,7
193	8	51,50 ± 1,35	+3,0~	20	42,30 ± 0,72	-1,7~	16,6
180	6	50,33 ± 0,16	+1,8~	29	44,07 ± 0,82	+0,1~	12,4
По группе	225	48,50 ± 0,32		358	44,00 ± 0,24		9,0

Примечание. Двумя чертами обозначена достоверность различий при степени достоверности $p = 0,99$, тремя чертами — достоверность различий при $p = 0,999$, волнистой чертой — недостоверная разница.

разнообразие ярок весьма мало и близко к нулю, отбор животных по живому весу в таких условиях невозможен. Следовательно, при скудном питании подавляется проявление наследственного разнообразия живого веса, в связи с чем достоверность отбора по этому признаку снижается или проведение его становится малоэффективным.

Вместе с этим обращает на себя внимание различная реакция потомства разных отцов на уровень кормления. Как это видно из табл. 2, сыновья баранов № 347, 257, 109, 193 и 180 (условно эту группу производителей обозначим первой группой) при выращивании в худших условиях отличались меньшими размерами и весом. Так, баранчики этой группы в среднем весили 42—43 кг, а их сверстники — сыновья производителей № 21, 173, 109 и 97 (вторая группа) в тех же условиях достигали среднего живого веса 44—46 кг. В то же время полусибсы отцов первой группы при улучшенном питании росли и развивались энергичнее, были крупнее и в среднем весили 50—51 кг, а отдельные особи — 66 кг. Следует подчеркнуть, что живой вес баранчиков этой группы был на 6—9 кг, или 12—16,6% больше, чем вес их полусибсов, выросших в худшем содержании. Что же касается баранчиков — сыновей производителей второй группы, то при повышенных рационах показатели их живого веса не только не превзошли, как мы этого ожидали, а, наоборот, были меньшими, чем в потомстве от баранов первой группы. Средний живой вес баранчиков составил 46—48 кг, и увеличение его, по сравнению с весом их полусибсов, в обычных условиях кормления составило 1,2—1,5 кг, или всего на 2,5—3,2% больше.

Таким образом, у отдельных производителей алтайской породы и их потомства обнаружилась разная реакция на одни и те же кормовые факторы. Одни из них, очевидно, отличаются способностью лучше опла-

чивать корм только при обильном кормлении, при этом надо полагать, что такие животные обладают большим аппетитом и эффективнее используют высокопитательные корма. Естественно, что в условиях недостаточного кормления генетически наиболее продуктивные особи не смогли выявить полностью своих возможностей. Они оказались в худшем положении, чем менее продуктивные животные, так как требовали для нормального развития повышенного питания. Другие производители и их потомство, наоборот, обладают лучшей способностью в менее благоприятных условиях использовать корм, лучше нагуливаться, чем первые. Это может привести селекционера к ошибочным представлениям о генетической ценности отдельных животных. В стадах, где кормление неполноценно, будут выбражированы как более мелкие животные, генетически лучшие в условиях хорошего кормления. Следовательно, есть опасность, что при недостаточном, а тем более скудном кормлении оценка по живому весу и суждение о наследственных особенностях производителей по качеству потомства приведут к ошибочным выводам. Поэтому селекция на увеличение живого веса при изменении условий среды может утрачивать свою эффективность.

Неодинаковая приспособленность животных к условиям жизни обусловлена различной генетической реактивностью и, очевидно, контролируется наследственной системой. Фолкнер, селекционируя линии лабораторных мышей на большой и низкий живой вес, при содержании как тех, так и других линий на разных по питательности рационах, полагает, что существуют различные наследственные факторы, обуславливающие рост животных; одни из них действуют при обильном, другие при пониженном кормлении [25].

Вопрос о том, каких овец следует считать наиболее ценными — хорошо растущих при обильном питании, или, наоборот, имеющих некоторое преимущество в росте при скудном кормлении, — должен решаться с учетом природных и экономических условий каждого хозяйства и зоны в отдельности. При большом количестве сочных кормов и концентратов целесообразнее разводить линии, обладающие наследственной способностью эффективнее использовать обильные высокопитательные корма. Эволюция и совершенствование таких линий, породы в целом в таких обстоятельствах смогут идти в направлении наследственного повышения живого веса, скороспелости и мясности животных.

При экстенсивном овцеводстве с его более скудным и однообразным кормлением, например при круглогодичном пастбищном содержании, естественный отбор приведет через элиминацию генетически более крупных особей и линий к снижению живого веса. Это подтверждается многолетним опытом ведения отечественного и зарубежного овцеводства. В менее благоприятных в климатическом и кормовом отношении зонах создавались и разводятся относительно более мелкие и, как правило, шерстного направления породы овец. Это не означает, что селекция на повышение живого веса и мясности в таких условиях совершенно безнадежна, но она должна вестись особыми методами, рассчитанными, в первую очередь на отбор животных, лучше оплачивающих корм.

ВЫВОДЫ

1. Проявление генотипического разнообразия в живом весе овец в значительной степени зависит от факторов внешней среды и, в частности, от уровня кормления. Если условия неблагоприятны (недокорм), то подавляется проявление всего многообразия генотипов и показатель наследуемости живого веса уменьшается.

2. При недостаточно полноценном кормлении, подавляющем проявление генотипического разнообразия живого веса, достоверность отбора по этому признаку снижается.

3. Производители, дающие более крупных сыновей при улучшенном питании, в худших условиях имели более мелкое потомство. Таким образом, у отдельных производителей и их потомства на одни и те же кормовые факторы обнаруживается разная реакция. Одни из них обладают способностью лучше оплачивать корм только при обильном кормлении. Другие производители и их потомство обладают способностью в менее благоприятных кормовых условиях лучше использовать корм, лучше нагуливаться, чем первые.

4. При недостаточно полноценном, а тем более скудном кормлении оценка по живому весу и суждение о наследственных особенностях производителей по качеству потомства могут привести к ошибочным выводам.

5. В разных условиях питания программа отбора по живому весу будет меняться. При полноценном кормлении эволюция и совершенствование тонкорунных пород в направлении повышения живого веса, скороспелости и мясности животного осуществляются в значительной мере за счет селекции на способность поедания большого количества кормов. В условиях скудного питания селекция по этим признакам эффективна лишь тогда, когда она проводится в направлении повышения оплаты корма, т. е. в направлении создания животных, лучше усваивающих питательные вещества корма.

За внимание и помощь в работе авторы приносят глубокую благодарность Д. К. Беляеву, З. С. Никоро, А. Н. Плохинскому и председателю опытно-показательного колхоза «Страна Советов» Н. И. Бухонько.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/VI 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. В. В. Рольник. Влияние экспериментального голодания птенцов северных птиц на обмен веществ.— Совещание по экологической физиологии, 1. М., 1959.
2. В. А. Айма, А. В. Пурлевский. Существует ли корреляция между живым весом и весом руна у мериносовых овец типа рамбулье.— Бюлл. зоотехн. наук опытной и плем. станции в Госзаповед. «Чапли», № 3, 1928.
3. Я. Л. Глембоцкий, Е. К. Дейхман, Г. А. Окуличев. Племенное дело в тонкорунном овцеводстве. Сельхозгиз, 1947.
4. Я. Л. Глембоцкий. Некоторые закономерности изменчивости и наследования овец и коз в зависимости от изменчивости обуславливающих его признаков.— Бюлл. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 64, (3), 1959.
5. М. И. Санников. Местные мериносы Орджоникидзенского края. 1941.
6. М. И. Санников. Опыт совершенствования тонкорунных овец. Ставрополь, 1963.
7. А. И. Панин. Корреляция и отбор в овцеводстве.— Докт. дисс., Иваново, 1942.
8. Г. Р. Литовченко. Племенная работа с овцами алтайской породы.— Сб. «Новое в тонкорунном овцеводстве», Сельхозгиз, 1955.
9. Н. А. Новикова. Пути совершенствования овец грозненской породы в зоне Кизлярского ГПР.— Бюлл. научной инф. за 1956 г., № 3. Ставрополь, 1957.
10. Г. А. Стакан. Корреляционная зависимость между длиной и тониной шерсти у прекос.— Кант. дисс. Воронеж, 1941.
11. Г. А. Стакан. К вопросу об улучшении мясных качеств тонкорунных овец.— Овцеводство, 1959, № 8.
12. Lerner. The Genetic basis of Selection. N. Y., 1958.
13. I. L. Lush. Heritability of quantitative characters in farm animals. Supplement volume Hereditas, 1949.
14. Н. А. Плохинский. Показатели наследуемости жирномолочности и обильности

- лочки крупного рогатого скота в племенных совхозах Сибири.— Тез. докл. на Межвуз. конф. по экспериментальной генетике, ч. II, 1961.
15. Н. А. Плохинский. Наследуемость по отцам. Изд. СО АН СССР, Новосибирск, 1962.
 16. Г. А. Стакан, А. А. Соскин. Наследуемость настрига шерсти и живого веса тонкорунных овец алтайской породы.— Тез. докл. на Межвуз. конф. по экспериментальной генетике, ч. II, 1961.
 17. Г. А. Стакан, А. А. Соскин. К вопросу о влиянии условий среды на наследуемость признаков.— Изв. СО АН СССР, 1962, № 12.
 18. Д. К. Беляев, В. А. Ратнер. Анализ генетических и фенотипических корреляций в связи с некоторыми проблемами селекции и эволюции.— Докл. АН СССР, 1961, № 3, т. 140.
 19. K. A. Wagner, W. O. Rollins. Heritability estimates of post weaning growth to long yearling age of range beef Heifers raised on grass. University of California, Davis, J. Animal Sci., 1959, vol. 18, N 3.
 20. J. L. Mason. Progeny testing of Dairy Bulls at different levels of management Institute of Animal Genetics, Edinburgh, 1954.
 21. G. C. Taneja. The relative importance of heredity and environment in body weight increments at different ages in Australian Merino Sheep. Austral. J. A gric. Res., 1955, 6, N 2.
 22. Г. Р. Литовченко. Методы выведения алтайской породы овец. М., Госиздат, 1950.
 23. С. С. Крымский. Новая алтайская тонкорунная порода овец. Новосибирск, 1950.
 24. М. Ф. Иванов. Развитие метисных ягнят в эмбриональный и подсосный периоды, т. I, 1949.
 25. D. S. Falconer. Selective breeding in different environments an experiment with mice grass University of California, Davis. J. Animal Sci., 1959, vol. 18, N 3.

В. Н. ТИХОНОВ, И. М. МАСЛЮКОВ, Л. Н. СОРОКИНА

ИММУНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ В СВЯЗИ С ИССЛЕДОВАНИЕМ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ И ХИМЕРИЗМА

Основной принцип разработанного нами иммуногенетического метода ускоренного определения наиболее гетерозисных сочетаний при межпородных скрещиваниях [1], по-видимому, может быть использован для исследования широкого круга вопросов, связанных с биологией размножения. Настоящая работа посвящена иммуногенетическому исследованию избирательности оплодотворения и химеризма у многоплодных животных. Для изучения этого вопроса было использовано покрытие свиноматок в одну охоту хряками разных пород с последующей иммуногенетической расшифровкой происхождения потомства. С этой целью было сформировано 6 групп из маток крупной белой, ландрасской и кемеровской пород, которых покрывали двумя и тремя хряками этих же пород в разных сочетаниях. Всего в описываемом исследовании было использовано 30 маток. Для определения происхождения их потомства применялись антисыворотки, выработанные путем внутри- и межпородной иммунизации, которые специфически реагировали с эритроцитарными антигенами, обуславливающими полиморфизм по группам крови. Были использованы 40 реагентов и сывороток с разной специфичностью, а также поливалентные сыворотки.

Из маток крупной белой породы были сформированы 4 группы, по 5—6 голов каждая. Первую группу маток случали с хряками крупной белой породы и породы шведский ландрас, вторую — с крупной белой и кемеровской, третью — с крупной белой и сибирской северной, четвертую — с крупной белой, ландрасской и кемеровской породами. Остальные две группы, состоящие из маток кемеровской породы и шведский ландрас, были покрыты одновременно хряками этих двух пород. Такой подбор пород обеспечивает реципрокное скрещивание с одновременным чистопородным контролем на том же материнском генотипе. Использование одного материнского генотипа, несомненно, во много раз повышает достоверность результатов по сравнению с обычным методом изучения эффективности скрещивания, когда сопоставляют результаты, полученные при покрытии одних маток, слученных с хряком какой-либо породы, с другими, слученными с хряком иной породы.

Все случки маток с хряками разных пород производили с интервалом 5—10 мин и для исключения влияния очередности случки с тем или иным хряком порядок подпуска хряков регулярно изменяли. Так, если первую матку в какой-либо группе сначала покрывал хряк «своей» породы, то вторую матку, наоборот, случали сначала с хряком «чужой» породы, третью — с хряком «своей» породы и т. д. В соответствии с этим

в каждой группе были две подгруппы аналогов. Кроме того, при повторной случке маток, которую производили через 12 ч после первой случки, хряка, покрывавшего матку первым, подпускали вторым, а хряка, покрывавшего матку вторым, подпускали первым.

В качестве производителей для покрытия маток использовали чистопородных хряков элитного и первого классов по развитию и экстерьеру, крепкой конституции, в возрасте от 1 до 2 лет. Для скрещивания были подобраны породы, резко различающиеся по морфологическим признакам и типу телосложения. Так, животные крупной белой, ландрасской и сибирской северной пород имеют белый цвет кожи и щетины, а кемеровские — черный или черный с белыми отметинами, ландрасы имеют свислые длинные уши, а все остальные породы — стоячие и короткие; кемеровская порода отличается густым мясосальным типом сложения и сбитостью, ландрасы — беконным типом и растянутостью, а животные крупной белой и сибирской северной пород по типу сложения и длине туловища занимают промежуточное положение.

Несмотря на значительные морфологические различия между использованными породами, при двойном покрытии маток в одну охоту хряками этих пород в большинстве случаев по внешним признакам поросят невозможно определить, от какого хряка они происходят. Указанные экстерьерные морфологические особенности свиней не могут быть использованы в качестве сигнальных признаков, или «маркеров», происхождения, поскольку наследование этих признаков имеет сложные закономерности, связанные с многофакторной обусловленностью.

Для точного определения происхождения потомства при покрытии маток двумя или тремя хряками мы использовали метод иммуногенетического контроля по группам крови. Антигены, обуславливающие группы крови, наследуются как кодоминантные качественные признаки, т. е. всегда могут наблюдаться в полной мере у родителей и у потомства, которые их имеют. Поэтому определение, от самца какой породы происходит тот или иной потомок, мы производили путем прямой иммунологической аттестации по антигенным факторам эритроцитов. Антигенные факторы определялись с помощью соответствующих антител, содержащихся в моноспецифических и поливалентных сыворотках, полученных путем иммунизации. Поскольку у потомков не бывает антигенов, которых нет у родителей, возможно определить, от каких из предполагаемых родителей фактически происходят данные животные.

Наиболее простой вариант такого определения иллюстрируется следующим примером. К матке № 768 были прикреплены в качестве основного хряка № 543, а в качестве заменяющего хряка № 297. Матка была покрыта одним хряком: или основным, или заменяющим. Из-за неточности записи в журнале случаев возникло сомнение, каким из них. Имму-

Таблица 1

Определение отцовства при двух предполагаемых отцах, когда известно, что фактическим отцом момента является один из них

Исследованные животные	Группа крови (эритроцитарные антигены)							
	A	Ea	Ea	Ee	Ef	Gb	Fa	Ka
Матка № 768	-	+	-	+	-	-	+	-
Хряк № 297	-	-	-	+	+	-	-	-
Хряк № 543	+	-	-	+	+	+	-	-
Поросянок № 1888	+	+	-	+	+	+	-	-
Поросянок № 1997	+	+	-	+	-	+	+	-
Поросянок № 1999	+	+	-	+	-	+	+	-

ногенетический анализ позволил сопоставить группы крови у матери, детей и предполагаемых отцов (табл. 1). Обнаружение в помете нескольких поросят с антигенами, которых нет ни у матери, ни у хряка № 297, но есть у хряка № 543, заставило отказаться от предположения, что хряк № 297 может явиться отцом этого помета, и было принято единственно возможное решение, что отцом помета является хряк № 543.

При заведомо известном покрытии матки двумя или несколькими хряками, как это имело место в настоящем исследовании, требуется расшифровка происхождения каждого поросенка в отдельности. Для точного позитивного иммуногенетического определения происхождения необходимо одновременно соблюдать три условия. Во-первых, должно быть различие между предполагаемыми отцами по антигену, который используется для определения происхождения. Это означает, что у одного из отцов должен быть какой-либо антиген, которого нет у другого, участвующего в случке хряка. Во-вторых, данный антиген должен отсутствовать у матери, если определяется отцовство, или у отца, если определяется материнство. В-третьих, данный антиген должен присутствовать у потомка, происхождение которого определяется.

Таблица 2

Определение отцовства поросят при покрытии матки двумя хряками

Антигены групп крови	1-й хряк	2-й хряк	Матка	Поросята от двойного спаривания						
				2431	2433	2230	2232	2234	2236	2238
A	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+
Ea	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+
Eb	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+
Ee	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Fa	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Ka	+	+	-	-	+	-	-	-	-	+
Ef	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+
Ed	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+
Ke	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Kd	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hb	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+
Mc	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-
3389/1555	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
260/1019	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
1178/284+1365	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+
1079	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
46/17+20	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
306/03+23	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
1178/1070	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
Вывод о происхождении	1-й хряк			2431	2433	-	2232	2234	-	2238
	2-й хряк			-	-	2230	-	-	2236	2238

Из табл. 2 видно, например, что антигены A, Ee, Ka, Ed, Mc 1178/1070 не могут быть использованы для определения отцовства, так как они присутствуют у обоих хряков. Антигены Eb и Ef, хотя и присутствуют только у одного из предполагаемых отцов, не могут быть использованы из-за присутствия их также у матери. Антиген 260/1019 присутствует только у одного из отцов и отсутствует у матки, но не может быть полезным для определения отцовства, так как не обнаруживается ни у одного из потомков.

При двойном и тройном покрытиях в помете рождаются поросята обычно от двух или трех хряков, причем все потомки того или другого хряка обладают антигеном — маркером, характерным для этого хряка только в тех случаях, когда он гомозиготен по данному антигену. В большинстве же случаев, когда хряк гетерозиготен, только половина его потомков, составляющих какую-то часть всего потомства матки, имеет данный антиген. Этим положением и объясняется тот часто недооцениваемый факт, что для расшифровки происхождения необходимо значительное количество реагентов, определяющих разные антигены. Это тем более важно, если учесть, что в тех случаях, когда оба хряка не имеют каких-либо антигенов, соответствующие реагенты оказываются бесполезными.

В табл. 2 показано, как с помощью 20 реагентов удалось расшифровать происхождение всех поросят в помете, полученном от двух хряков. Обнаружение у свинки № 2238 антигенов от обоих хряков свидетельствует о существовании у свиней явления эритроцитарной мозаики, или «химеризма».

Все сказанное выше о расшифровке происхождения при двойном покрытии в равной мере относится и к случаям тройного покрытия. Отцовство можно устанавливать не только позитивно, но и методом исключения, оставляя из трех хряков только одного в качестве возможного отца. Такой путь установления подлинного отца из трех предполагаемых можно продемонстрировать табл. 3.

Таблица 3

Определение отцовства поросят при покрытии матки тремя хряками по антигенам, общим для двух из них

Реагенты	1-й хряк 10403	2-й хряк 1442	3-й хряк 543	Матка № 16	Поросята от тройного спаривания											
					169	171	173	175	177	179	181	180	188	190	192	194
I _в	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+
3390//35	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+
260//81	-	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+
3390//40	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
260//79	+	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Вывод об отцовстве					543	10403	543	543	543	543	10403	543	543	543	543	543

Как видно из приведенных данных, в случаях, когда сыворотка реагирует с эритроцитами матки или эритроцитами более чем одного из предполагаемых отцов и какими-то потомками, невозможно определить, от кого из них последние получили данный антиген (исключение составляют случаи такого типа, как показано в табл. 3). В то же время можно, располагая заведомо поливалентными сложными сыворотками, создать ситуацию, когда они будут реагировать только с антигенами одного из родителей. Это достигается абсорбцией указанных сывороток эритроцитами всех других предполагаемых родителей. Абсорбированная таким образом сыворотка будет реагировать лишь с одним из хряков и только с его потомками. Метод определения происхождения с помощью соответствующим образом абсорбированных поливалентных сывороток был использован на курах Годдом [2] в 1930 г., Томсеном [3] в 1934 и 1936 гг., Бойдом и Элли [4] в 1940 г., Гортом и Грабой [5] в 1960 г., Мицумотой и

Ямада [6] в 1961 г. Рапач и Дубисский [7] в 1958 г. предложили использовать этот метод для определения происхождения у крупного рогатого скота. Определение происхождения с помощью поливалентных сывороток на многоплодных млекопитающих до сих пор в литературе не описано.

Таблица 4

Определение отцовства поросят поливалентными сыворотками при покрытии матки тремя хряками

Смеси поливалентных сывороток	1-й хряк КБ-341	2-й хряк Л-543	3-й хряк К-1442	Матка КБ-04	Поросята от тройного спаривания									
					67	69	65	80	88	82*	94	86	92	
I//04+341+543	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
II//04+341+543	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
I//04+341+1442	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
II//04+341+1442	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
I//04+543+1442	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+
II//04+543+1442	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

* Поросята № 82 в дальнейшем был определен новой моноспецифической сывороткой как потомок хряка № 341.

В табл. 4 показан результат иммуногенетического анализа двумя разными поливалентными сыворотками, абсорбированными с целью взаимоконтроля эритроцитами животных-родителей, взятых в разных сочетаниях. Метод определения происхождения поливалентными сыворотками значительно менее трудоемок, чем моноспецифическими сыворотками-реагентами, поскольку исключает необходимость сложной и длительной работы по их приготовлению. В то же время нельзя не отметить ограниченность этого метода, обусловленную тем, что при изготовлении и использовании поливалентных сывороток всегда остается неизвестным фактическое разнообразие их по антителам и титр антител. Если при окончательном изготовлении поливалентная смесь недостаточно разнообразна по наличию антител или титр их недостаточно высок, то абсорбция двумя родителями из трех (или тремя из четырех) делает ее «пустой», не реагирующей ни с одним из потомков. В табл. 4 показано определение происхождения поливалентными сыворотками.

В описываемом исследовании иммуногенетически оказалось возможным определить происхождение 195 поросят, родившихся от одновременного покрытия маток двумя и тремя хряками. Для определения были использованы полученные в иммуногенетической лаборатории Института цитологии и генетики СО АН СССР 40 реагентов и сывороток с разной специфичностью, а также поливалентная сыворотка. Из указанных сывороток 10 содержали полные антитела, реагирующие с соответствующими антигенами при постановке реакции агглютинации в солевой среде, а остальные 30 содержали неполные агглютинины, которые обнаруживались при непрямой пробе Кумбса [8] с добавлением антиглобулиновой сыворотки. Сыворотки были получены путем внутри- и межпородной иммунизации с последующими специальными абсорбциями. Всего для получения необходимых реагентов было проведено 6 серий иммунизации, в которых в качестве реципиентов использовали 100, а в качестве доноров — 24 свиноматки и хряка. Кроме того, для получения антиглобули-

новой сыворотки была проведена гетероиммунизация кроликов глобулинами сыворотки свиней по методам Прума [9] и Мильгрума [10]. Не считая иммунологической работы, потребовавшейся для получения реагентов, для определения происхождения животных в описываемом опыте было проведено более 10 тысяч серологических анализов, причем три четверти из них составляли определения антигенов неполными антителами непрямой пробой Кумбса. Результаты определения происхождения приведены в табл. 5 и 6.

Таблица 5

Избирательность оплодотворения при покрытии маток крупной белой породы хряками разных пород

Группа маток	Хряки	Количество поросят с установленным происхождением				Процент чистопородных поросят к помесным
		всего	чистопородные К. б.	помесные	химеры	
I	К. б. + Шв. л.	23	16	7	—	228,6
II	К. б. + Кем.	41	21	13	7	161,5
III	К. б. + С. с.	33	25	6	2	416,7
IV	К. б. + Шв. л. + Кем.	45	16	19/4	6	84,2/400,0

Примечания. К. б. — крупная белая порода, Шв. л. — шведский ландрас, Кем. — кемеровская порода, С. с. — сибирская северная порода. В числителе — помеси от хряка породы шведский ландрас; в знаменателе — помеси от кемеровского хряка.

Таблица 6

Избирательность оплодотворения при покрытии крупных белых, кемеровских и ландрасских маток хряками двух пород

Порода маток	Порода хряков	Количество поросят с установленным происхождением					
		всего		чистопородные		помесные	
		абс.	%	абс.	%	абс.	%
Кемеровская	Кем. + Шв. л.	28	100	1	3,57	27	96,43
Шведский ландрас	Шв. л. + Кем.	19	100	19	100	—	0
Крупная белая	К. б. + Шв. л., С. с., Кем.	88	100	62	71,26	26	29,55

Из табл. 5 видно, что при покрытии маток крупной белой породы хряком крупной белой породы одновременно с хряком породы шведский ландрас, кемеровская или сибирская северная рождается значительно больше чистопородных поросят крупной белой породы, нежели помесных. Преимущественное оплодотворение семенем «своей» породы оказалось настолько значительным, что количество чистопородных поросят при двойном покрытии крупным белым и ландрасским хряками, а также крупным белым и кемеровским хряками в 2 раза больше, чем помесных, а при двойном покрытии крупным белым и сибирским северным хряками — даже в 4 раза больше (разница статистически достоверна, при расчете методом угла ϕ , по А. Фишеру, $p < 0,05$). Эта закономерность наблюдается почти во всех пометах (исключение составляют только два помета во второй и один помет в третьей группах из 18 пометов, бывших под наблюдением).

При тройном покрытии, когда маток случали одновременно с одним хряком «своей» и двумя хряками «чужой» породы — кемеровской и ландрасом, помесей от хряка кемеровской породы было в 4 раза меньше, а от ландраса несколько больше по сравнению с чистопородными. Все же в двух пометах из шести и при таком скрещивании чистопородных поросят было больше общего количества помесных. Потомство от шведского хряка имело как бы преимущество перед потомством кемеровского хряка. Это хорошо видно из табл. 6, где показаны результаты реципрокного скрещивания кемеровских и ландрасских маток с хряками обеих пород. При скрещивании шведских ландрасских маток с хряками ландрасской и кемеровской пород все поросята оказались чистопородными ландрасами. В этом случае в еще большей степени проявилась избирательность «своей» породы, которая наблюдалась при покрытии маток крупной белой породы хряками разных пород (в том числе тем же ландрасом). Наоборот, при скрещивании кемеровских маток с хряками кемеровской и ландрасской пород подавляющее большинство поросят во всех пометах оказалось помесными, т. е. от «чужой» породы (табл. 6).

В настоящем исследовании было обнаружено очень интересное и, как оказалось, сравнительно широко распространенное явление «химеризма», или эритроцитарной мозаики, у свиней. У 21 поросенка из 195 исследованных, т. е. у 10,8% потомков, полученных при двойном и тройном покрытии маток, были найдены одновременно антигены двух хряков. Сходное явление, когда эритроциты разнояйцевых близнецов у крупного рогатого скота имели разнородный антигенный состав, было описано Р. Оуэном [11]. Одни эритроциты в этом случае соответствовали собственному генотипу данного близнеца, а другие — генотипу второго близнеца этой пары.

Эритроцитарная мозаика образуется только у близнецов, плаценты которых связаны анастомозами кровеносных сосудов. По анастомозам плацентарных сосудов кроветворные зародышевые клетки — гемоцитобласты переходят из организма одного близнеца в организм другого и приживаются в его кроветворной ткани. Эти «чужие» гемоцитобласты в течение всей жизни второго близнеца воспроизводят эритроциты с антигенным составом, свойственным генотипу первого близнеца. При определении групп крови у второго близнеца некоторыми реагентами гемолизинами происходит только неполный гемолиз. Отсутствие полного гемолиза наблюдается именно потому, что с реагентом взаимодействуют не все эритроциты данного близнеца, а только те, которые выработаны его «собственной» кроветворной системой, или, наоборот, только те, которые выработаны «чужой» кроветворной тканью, полученной в эмбриональный период от другого близнеца. Разумеется, если плаценты близнецов не связаны анастомозами кровеносных сосудов, то все эритроциты имеют одинаковый антигенный состав, соответствующий генотипу каждого близнеца.

В 1953 г. два аналогичных случая эритроцитарной мозаики в медицинской практике были описаны Бэроном [12] и Дансфордом и др. [13]. Эти наблюдения показывают, что у отдельных индивидуумов, являющихся близнецами, могут одновременно присутствовать эритроциты группы крови А и группы крови О системы групп крови АВО человека [14]. Подобное явление может наблюдаться, если один из близнецов имеет группу крови А, а второй — группу крови О и в эмбриональный период развития гемоцитобласты из организма первого попадут в организм второго или наоборот. В этих случаях в течение всей жизни близнецов могут одновременно воспроизводиться эритроциты, имеющие антиген А и не имеющие его (эритроциты группы О).

Обнаруженная в настоящем исследовании эритроцитарная мозаика, обусловленная присутствием антигенов двух отцов, расширяет представление об этом явлении и свидетельствует, по-видимому, о более широком его распространении у близнецов, особенно у многоплодных животных.

ВЫВОДЫ

1. Иммуногенетический анализ путем определения эритроцитарных антигенных факторов моноспецифическими реагентами и поливалентными сыворотками позволяет определять происхождение потомства при одновременном покрытии маток двумя и тремя самцами. Это открывает новые возможности для изучения избирательности оплодотворения (и сочетаемости) при скрещивании разных пород и заводских линий в пределах пород.

2. Точность и полнота определения происхождения потомства обуславливаются прежде всего разнообразием набора сывороток-реагентов или разнообразием антител в сыворотках, когда используются поливалентные сыворотки.

Вероятность успешного иммуногенетического определения происхождения потомства может быть значительно повышена путем специального подбора маток и самцов, при котором каждый из самцов имеет возможно больше антигенов, которых нет у матки и у другого участвующего в случке самца.

3. При одновременном покрытии маток хряками двух пород имеет место избирательность оплодотворения, которая зависит, по-видимому, от иммунологической совместимости генотипов скрещиваемых животных. Так, при покрытии маток крупной белой породы хряком крупной белой породы одновременно с хряком кемеровской, шведской ландрасской или сибирской северной пород большинство поросят рождается от «своей» породы. Такое же положение наблюдается при покрытии маток породы шведский ландрас хряками шведской ландрасской и кемеровской пород. При реципрокном скрещивании, когда кемеровских маток покрывали хряками кемеровской и шведской ландрасской пород, почти все поросята рождались от хряка «чужой» породы, т. е. помесные от оплодотворения яйцеклеток кемеровских маток сперматозоидами хряка шведский ландрас.

4. При покрытии маток двумя и тремя хряками у некоторой части потомства (около 11%) наблюдается эритроцитарная мозаика, или «химеризм», т. е. одновременное присутствие антигенов двух отцов. Указанное явление может иметь большое теоретическое и практическое значение при разработке иммуногенетических методов селекции животных.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/III 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. В. Н. Тихонов. Использование групп крови для иммуногенетического контроля в племенной работе. Животноводство, 1963, 7, 57.
2. C. H. Todd. Cellular individuality in the higher animals, with special reference to the individuality of the red blood corpuscle. Proc. Roy. Soc., 1930, B, 107.
3. O. Thomson. Untersuchungen über erbliche Blutgruppenantigene bei Hühnern. Hereditas, 1934, 19; 1936, 22.

4. W. L. Boyd, O. E. Alley. Individual blood differences in chickens. J. Heredity, 1940, 31, 135.
5. J. Hort, T. Hrabá. Demonstration of Parentage in chickens by Means of Pooled Polyvalent Antisera. Folia Biologica, 1960, 6, 116.
6. T. Mitsumote, J. Yamada. Determination of Parentage by the Use of Polyvalent Immune sera in Chickens. Poultry Science, 1961, 40, 6, 1701.
7. J. Rapacz, S. Dubiski. Serological test for determination of parentage in cattle. Nature, 1958, 182.
8. R. R. Coombs, A. E. Mourant, R. R. Race. Detection of weak and «incomplete» Rh-agglutinins: a new test. Lancet, 1945, 11.
9. H. Proom. The preparation of precipitating sera for the identification of animal species. J. Path. a. Bact., 1943, 55, 419.
10. F. Milgrom, F. Luszczyński, S. Dubiski. Preparation of Antiglobulin Sera. Nature, 1956, 177, 329.
11. R. D. Owen. Immunogenetic consequences of vascular anastomoses between bovine twins. Science, 1945, 102, 400.
12. S. Baron. A Human chimera. Brit. Med. J., 1953, 2, 286.
13. J. Dunsford, C. C. Bowley, A. M. Hutchison, J. S. Thompson, R. Sanger, R. R. Race. A Human blood group chimera. Brit. Med. J., 1953, 2, 81.
14. Ж. Доссе. Иммуногематология. М., Медгиз, 1960, стр. 34.

С. С. ШУЛЬМАН, В. Е. ЗАЙКА

КОКЦИДИИ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Кокцидии — одна из наименее изученных групп паразитов рыб. Почти все сведения о кокцидиях рыб Советского Союза ограничиваются водоемами европейской части страны. Исключения составляют работа В. А. Догеля [1], посвященная эймериям морских рыб залива Петра Великого (Японское море), и работа В. А. Догеля и А. Х. Ахмерова [2] о паразитических простейших из рыб р. Амур. Кроме того, в литературе есть указания на единичные находки не определенных до вида *Eimeria* в Обь-Иртышском бассейне и Барабинских озерах. Слабая изученность кокцидий обусловлена малыми размерами их и некоторыми специфическими свойствами, затрудняющими нахождение, обработку и определение материала. Однако известно, что кокцидии являются причиной сильнейших заболеваний рыб (например, в карповых прудовых хозяйствах ряда стран). В связи с этим необходимо их широкое изучение, в частности, при фаунистических исследованиях паразитов рыб.

Изучение паразитов рыб озера Байкал затронуло почти все группы паразитов, за исключением кровепаразитов, кокцидий и некоторых более редких групп простейших. Поэтому при паразитологических исследованиях, проводимых в настоящее время Лимнологическим институтом СО АН СССР, на эти группы обращается большое внимание. В 1959—1961 гг. на Байкале в рыбах было обнаружено несколько видов *Eimeria*. Результатам обработки этого материала посвящена настоящая работа.

Как уже говорилось, исследование кокцидий рыб весьма затруднено. Прежде всего, чтобы найти их, необходим просмотр соскобов почти со всех органов рыбы под большим увеличением. Одной из основных трудностей, возникающих при обработке уже найденных кокцидий, является отсутствие надежных способов фиксации этих паразитов. Особенно трудно сохранить форму и размеры ооцист и спор, а между тем споры служат основой при определении вида кокцидий. Поэтому очень важно производить измерение и зарисовку ооцист и спор на живом материале, желательнее при увеличениях не менее чем в 1000 раз. При этом нужно обращать внимание на такие признаки, как размеры и форма ооцист, толщина, цвет и прочность оболочки ооцист и спор, форма и размеры спор, их расположение в ооцисте, характер оболочки спор (наличие или отсутствие видимого микропиле, створок и т. д.). Важно отмечать также наличие или отсутствие остаточного тела в ооцисте и спорах, характер и размеры остаточного тела, форму (желательно и размеры) спорозоитов. Приводим описание форм кокцидий, найденных нами в рыбах Байкала.

1. *Eimeria esoci* Schulman et Zaika sp. nov. (рис. 1, а, б). Ооцисты этого вида обнаружены в стенках кишки и желчного пузыря щуки (*Esox lucius*). Ооцисты округло-овальные, размером 12—13×10—11 м. Оболоч-

ка тонкая, нежная, прозрачная. Внутри ооцисты расположены 4 параллельно лежащие в два ряда споры, занимающие почти всю полость ооцисты. Остаточное тело отсутствует. Споры удлиненно-овальные, почти цилиндрические, с одним закругленным и одним уплощенным концами. Оболочка спор тонкая, но, как и у большинства видов рыбных *Eimeria*, толще, чем оболочка ооцисты. Характерной особенностью споры является наличие на уплощенном ее конце невысокого валика, окружающего в виде оторочки микропиле. Диаметр оторочки почти равен ширине споры. Длина споры 10 м, ширина 4,2 м. Внутри споры заметны два колбасовидных спорозоида и небольшое круглое, мелкозернистое остаточное тело диаметром около 2 м. От большинства известных видов кокцидий рыб этот вид отличается наличием уплощенного валика полюса с оторочкой в виде выступающего валика. Такого рода образование встречается еще у спор *Eimeria rutili*, *E. percae*, *E. anguillae*, *E. cotti*. Однако споры рассматриваемого вида отличаются от спор трех последних большим диаметром оторочки, а от спор *E. rutili*, *E. anguillae* и *E. cotti* заметно меньшей высотой валика. Кроме того, для данного вида характерна почти цилиндрическая форма спор, своеобразное расположение их в ооцисте, овальная форма последней. Все эти обстоятельства заставляют нас считать данную форму новым для науки видом — *E. esoci* sp. nov.



Рис. 1. *Eimeria esoci* sp. nov.
а — ооциста; б — спора.



Рис. 2. *Eimeria percae* Riviere, 1914.

а, б — стадии развития ооцисты; а — ооциста со спорозоидами; в — спора; д — ооциста при небольшом плазмолитизе.

Локализация: стенка кишечника, реже стенка желчного пузыря. Хозяин: щука.

Места находок: оз. Байкал (Посольский сор).

Ооцисты этого вида были обнаружены в июне — июле у 4 из 12 исследованных щук. Все зараженные щуки были молодыми, неполовозрелыми.

2. *Eimeria percae* Riviere, 1914, emend, Schulman et Zaika (*E. percae* Riviere, 1914, *E. rivierei*? Yakimoff, 1929) (рис. 2, а — д). В стенке кишки и почках окуня обнаружены макрогаметы и ооцисты на разных стадиях созревания. Они имели форму шара диаметром 12—13 м. Зрелые ооцисты имели тонкую оболочку. Внутри ооцисты лежат тесно сближенные споры. Остаточное тело в ооцисте отсутствует. Споры овальной формы, их длина 8—9 м, ширина 5—6 м. На одном из концов споры имеется невысокая, с небольшим диаметром оторочка вокруг микропиле. Внутри зрелой споры расположены широкие и сравнительно короткие спорозоиды и относительно крупное, неправильной формы, мелкозернистое оста-

точное тело. Данный вид хорошо отличается от других видов *Eimeria*, имеющих оторочку на одном из полюсов споры, не только размерами: от *E. rutili*, *E. anguillae*, *E. cotti* невысоким валиком оторочки, от *E. esoci* и *E. rutili* заметно меньшим диаметром оторочки.

В 1914 г. Ривьер [3] описал кокцидию из стенки желудка окуня под названием *E. percae*. К сожалению, детальное описание этого вида отсутствует. Однако приведенные им диаметр макрогаметы и размеры спор совпадают с соответствующими измерениями нашей формы. В 1929 г. В. Л. Якимов [4] описал новую форму из печени окуня, которую он назвал *E. rivierei*. Это описание является, по нашему мнению, не только неполным, но и неточным, так как оно произведено на основании изучения только фиксированного материала (на мазках). Судя по рисункам, Якимов имел дело с ооцистами и спорами, деформированными благодаря плазмолизу. Ооцисты сжались, стали овальными, их оболочка уплотнилась и тесно облегает споры; сами споры тоже сжались, из-за чего приняли грушевидную форму. Именно эти признаки Якимов использовал для обоснования своего вида. Характерно, что, когда происходил плазмоллиз в нашем материале, ооцисты и споры принимали форму, описанную Якимовым для *E. rivierei*. В связи с изложенным выше, нам кажется неправомерным выделение найденной Якимовым формы в самостоятельный вид. На первый взгляд, заслуживающим внимания отличием наших форм от *E. percae* и *E. rivierei*, является наличие оторочки вокруг микропиле. Однако это очень мелкое образование, у данного вида оно трудно различимо и могло быть легко пропущено, особенно на деформированных спорах. Общность хозяев также свидетельствует в пользу нашего предположения. Таким образом, *E. percae*, по-видимому, специфичный, широко распространенный паразит окуня.

Локализация: стенка кишечника, реже почки.

Хозяин: окунь (*Perca fluviatilis*).

Места находок: оз. Байкал (Посольский сор).

Нами встречен у 6 окуней из 16 исследованных. Зараженными оказались молодые окуни.

3. *Eimeria leucisci* Schulman et Zaika sp. nov. (рис. 3, а, б). В почках и стенке желчного пузыря ельцов (*Leuciscus leuciscus baicalensis*) обнаружены крупные шаровидные ооцисты кокцидий диаметром 25—26 μ . В них довольно свободно располагаются крупные удлинено-овальные



Рис. 3. *Eimeria leucisci* sp. nov.
а — ооциста со спорами; б — спорозонт.



Рис. 4. *Eimeria carpelli* m. *cottidarum*.

споры. Остаточное тело в ооцистах отсутствует. Споры с очень тонкой оболочкой. Длина спор 16,5—18,5 μ , ширина 7—8,5 μ . В зрелой споре помещаются червеобразные спорозонты и сравнительно крупное гомогенное светопреломляющее тельце (до 5,5 μ длиной) на одном конце и оттянутый узкий кончик на другом. Длина спорозонтов 17—18,2 μ , ширина 1,5—2 μ . Данный вид похож на целую группу видов, у которых отношение длины споры к ширине равно примерно 2:1. При этом он отличается от *E. gasterostei* большими размерами ооцист, заметно меньшим размером остаточного тела споры и более закругленными концами споры, а от наиболее близких *E. cobitis* и *E. metschnikovi* — большими размерами спор и ооцист. В связи с этим мы считаем данный вид *E. leucisci* — новым для науки.

Локализация: почки, стенка желчного пузыря.

Хозяин: сибирский елец.

Места находок: оз. Байкал (Посольский сор).

Найден у двух из 18 исследованных ельцов.

4. *Eimeria carpelli* Leger et Stank., 1921? (рис. 4). В стенке кишки гольяна (*Phoxinus phoxinus*) и в различных внутренних органах песчаной широколобки (*Paracottus kessleri*), горбатой широколобки (*Asprocottus megalops*) и большоголовой широколобки (*Batrachocottus baicalensis*) обнаружены совершенно одинаковые по форме и размерам ооцисты *Eimeria*. Ооцисты круглые, с тонкой оболочкой, внутри их расположены овальные споры. Остаточного тела в ооцисте нет. У всех перечисленных хозяев ооцисты имели одинаковый диаметр — в среднем 11,2 μ , с колебаниями в пределах 1 μ . Споры с тонкой оболочкой, в ооцисте лежат тесно. В спорах расположены колбасовидные спорозонты и относительно некрупное остаточное тело мелкозернистой структуры. Споры у всех хозяев имели длину 7—8,4 μ , ширину 4—5 μ . Таким образом, ооцисты и споры из всех трех хозяев ничем друг от друга не отличаются морфологически. Не отличаются они также от паразита сазана, карася и верховки — *E. carpelli*, указанного для ряда водоемов Европы. Для *E. carpelli* установлена широкая изменчивость [5]. Судя по описанию, данному Станковичем [6, 7], *E. cyprinorum*, возможно, идентичен *E. carpelli*. Исходя из сказанного мы приходим к выводу, что *E. carpelli* — широко распространенный паразит карповых рыб, имеющий хозяев и в других семействах. В условиях Байкала, по-видимому, создалась возможность для перехода *E. carpelli* и на представителей семейства *Cottidae*, наиболее распространенного в данном водоеме. Следует иметь в виду, что среди *Eimeria* сухопутных животных известны морфологически не различимые друг от друга виды, которые по экспериментальным данным являются хорошо обособленными. Не исключена возможность наличия такого явления и у кокцидий рыб. Это заставляет нас проявлять некоторую осторожность и пока рассматривать форму из бычков Байкала как особую форму *E. carpelli* m. *cottidarum*. Окончательное решение этого вопроса может дать только экспериментальное перекрестное заражение.

Таким образом, список паразитов рыб Байкала пополняется еще четырьмя видами. Кокцидии для Байкала до сих пор не указывались вообще. Паразиты эти, по-видимому, в большей степени приурочены к молодым рыбам. Можно ожидать увеличения списка кокцидий и их хозяев в Байкале и других водоемах Сибири. Соблюдение указанных выше методических правил дает возможность более или менее надежно различать представителей *Eimeria*, паразитирующих в рыбах. Только в некоторых случаях, когда морфологических признаков оказывается недостаточно для различения видов, желательнее собрать как можно боль-

ше материала о развитии и биологии паразитов, для чего можно рекомендовать изучение пораженных органов на срезах и перекрестное экспериментальное заражение.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград,
Лимнологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
с. Лиственничное Иркутской области

Поступила в редакцию
11/11 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. В. А. Догель. Паразитические простейшие рыб залива Петра Великого.—Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27.
2. В. А. Догель, А. Х. Ахмеров. Новые виды паразитических простейших из рыб р. Амур. *Ceskosl. parasitol.*, 6 (2), 1959.
3. D. de la Rivière. Sur une Coccidie de l'estomac de la perche. *C. R. Soc. Biol.*, 1914, v. 76.
4. В. Л. Якимов. К вопросу о паразитах пресноводных рыб. Кокцидиоз у окуня.—Рус. журн. троп. мед., 1929, т. VII, № 8.
5. Е. М. Хейсин, В. Е. Заика. О видовом составе кокцидий карпа. *Вопр. ихтиол.*, 1960, т. XV.
6. S. Stankovitch. Sur quelques Coccidies nouvelles des Poissons Cyprinides. *C. R. Soc. Biol., Paris.*, 1921.
7. S. Stankovitch. Systématique et répartition des coccidies des poissons d'eau douce. *Travaux du laborat. de piscicult. de l'université de Grenoble*, 1924, Bd, 14.

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СТРЕКОЗ ПО РАЗЛИЧНЫМ ТИПАМ ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПРОФИЛАКТИКИ ПРОСТОГОНИМОЗА ПТИЦ

Стрекозы в условиях Верхнего Приобья населяют почти все водоемы. Одни виды отличаются исключительно широкой экологической валентностью, обитая в личиночной фазе в водоемах самого различного характера, другие, наоборот, довольно строго придерживаются каких-либо определенных условий. Нет сомнения, что в разных местах один и тот же вид по-разному относится к разным водоемам. Особенно это бросается в глаза при сравнении фаун более южных с более северными: южные виды предпочитают проточные водоемы, северные — непроточные. Продвигаясь к северу, южные виды теряют свою особенность и по образу жизни становятся аналогами северных, т. е. живущих в стоячих водах. Переход к обитанию из стоячих вод в проточные при движении северных видов к югу не проявляется столь четко, но тенденция к этому имеется.

Хотя в Сибири и нет специфической фауны стрекоз минерализованных вод, как это известно, например, для Флориды [1], у нас есть виды, которые лучше других приспособились к жизни в минерализованных водах.

Составление классификации водоемов (см. таблицу), оказалось делом трудным, так как не всегда было сразу ясно, что брать за основу в характеристике экологических условий. В конце концов была разработана такая схема, в основу которой были положены особенности воды: проточность, скорость течения, химизм (но отнюдь не грунт и растительность)*. Если даже и приходилось иной раз называть водоемы осоковыми, торфяными и т. д., то не потому, что тут растительность является основой, а только потому, что растительность четко характеризует целый комплекс условий, например химизм воды: ясно, что, если мы говорим о торфяных водоемах, то этим указываем и на кислую реакцию воды, и на бедность ее кислородом.

Пренебрежение растительностью в предлагаемой схеме вызывается тем, что личинки стрекоз мало связаны с ней: она нужна им только для откладки яиц и то далеко не всем видам.

С грунтом у личинок связь несколько большая, так как есть личинки, которые живут на грунте или даже зарывшись в него. Но грунтовые особенности обычно связываются с другими условиями. Так, быстро текущие реки или ручьи не бывают илистыми и уже одно упоминание о скорости течения отрицает необходимость пояснений о характере грунта.

* В составлении классификации водоемов принимал участие проф. Б. Г. Иогансен.

Если же мы сталкиваемся с исключением, то в этом случае отмечаем его сущность в примечании.

В таблице отдельно выделяются «крупные озера», которые могут иметь воду различного химизма, разный грунт и т. д. Такое объединение делается потому, что экологической основой в этих озерах является прежде всего их величина. Фауна стрекоз крупных водоемов, какого бы они типа ни были, всегда бедна количественно и качественно. Надо полагать, что неблагоприятные условия жизни тут определяются двумя моментами: волнением воды и малой кормностью для всех стадий личиночной фазы стрекоз, конечно, если эти озера не мелки и не имеют большой площади с зарослями водной растительности, которая гасит волны, создает условия затишья, пригодного для обитания и личинок стрекоз, и их жертв. Хотя возможно, что большое количество относительно крупной рыбы в больших водоемах играет не последнюю роль в создании неблагоприятных условий для обитания личинок стрекоз.

Конечно, наша классификация водоемов несовершенна с точки зрения гидробиологов, это объясняется тем, что она приспособлена для частного случая.

Естественно, что в таблице не дается исчерпывающего материала по распространению стрекоз по различным типам водоемов — это только то, чем мы располагаем в настоящее время. Нет сомнения, что списки видов для некоторых типов водоемов и в первую очередь таких, как заливы, болотистые берега рек, временно проточные водоемы и т. д., в дальнейшем значительно пополнятся найденными в этих местах видами, но практическое значение их будет невелико. Во всяком случае наша таблица вполне пригодна для решения и теоретических и практических вопросов.

Анализируя данные, приведенные в таблице, мы прежде всего должны констатировать наличие двух принципиально отличных групп стрекоз. Так, есть виды, которые встречаются только в проточной воде, к таким мы относим *Macromia sibirica* Djak., *Gomphus flavipes* Charp., *Ophiogomphus cecilia* Four., *Nihonogomphus heterostylus* Bart., *Calopteryx virgo* L., *Platycnemis pennipes* Pall., т. е. всего 6 видов.

К видам, которые живут только в замкнутых водоемах, относятся следующие: *Leucorrhinia dubia* Lind., *L. rubicunda* L., *L. pectoralis* Charp., *Orthetrum cancellatum* L., *Epithca bimaculata* Charp., *Somatochlora flavomaculata* Lind., *S. arctica* Zett., *S. graeseri* Selys, *Aeschna squamata* Mull., *Ae. subarctica* Walk., *Ae. viridis* Ever., *Lestes macrostigma* Ever., *Ischnura elegans* Lind. (?), *Agrion hylas* Trybom, *Ag. concinnum* Joh., т. е. пока 15 видов.

Остальная масса видов — в основном обитатели тоже стоячих вод: прудов, заводей, затонов и т. д., мирящиеся со слабой проточностью. Конечно, в прудах или во временно проточных водах, например, в озерах, заливаемых в половодье, или в озерах с впадающими в них ручьями условия жизни стрекоз очень близки к условиям в непроточных водах, потому мы рассматриваем все живущие тут виды как обитателей стоячих вод. К ним мы относим *Libellula quadrimaculata* L., *Leucorrhinia albifrons* Burm., *L. caudalis* Charp., *Sympetrum sanguineum* Mull., *Somatochlora alpestris* Selys, *Cordulia aenea* L., *Lestes dryas* Kirby, *L. virens* Charp., *Nehalennia speciosa* Charp., *Erythromma najas* Hans., *Agrion puel-la* L., *Ag. ecorrhutum* Selys., т. е. к обитателям замкнутых водоемов следует причислить еще 12 видов, общее количество их будет равно 27.

Следующая группа видов — это виды, обитающие преимущественно в стоячей воде, но мирящиеся и с проточной водой. Сюда можно отнести *Sympetrum flaveolum* L., *S. vulgatum* L., *S. scoticum* Dn., *Somatochlora*

metallica Lind., *Aeschna crenata* Hag., *Ae. serrata* Hag., *Ae. juncea* L., *Ae. affinis* Lind. (?), *Ae. coluberculus* Harr., *Ae. grandis* L., *Lestes sponsa* Hans., *L. barbata* Fabr., *Sympycna braueri* Bianchi, *Enallagma cyathigerum* Charp., *Agrion armatum* Charp., *Ag. hastulatum* Charp., *Ag. vernale* Hag., *Ag. pulchellum* Lind., т. е. 18 видов.

Наконец, можно выделить виды, которые, будучи преимущественно обитателями проточных вод, изредка встречаются и в непроточных или временно проточных водах. Это малочисленная группа, которая объединяет всего 3 вида: *Sympetrum pedemontanum* All., *Calopteryx splendens* Hag., *Ischnura pumilio* Lind.

Таким образом, в выделенных группах насчитывается следующее количество видов стрекоз:

1) обитающих только в непроточных водах	27
2) обитающих преимущественно в непроточных водах	18
3) обитающих преимущественно в проточных водах	3
4) обитающих только в проточных водах	6
Всего	54

Последняя группа может несколько увеличиться за счет тех *Gomphide*, которые приведены в таблице со знаком вопроса.

Наши данные характеризуют исследуемую фауну как северную, состоящую из видов первично-стоячеводных, т. е. северных, и видов вторично-стоячеводных, т. е. по происхождению южных, но перешедших на северные условия обитания. Чтобы уяснить более точно биологический облик изучаемой фауны, сравним ее с другими фаунами, которые находятся в иных экологических условиях.

Сравнивая наши данные с данными для Таджикистана [2], видим, что, если у нас обитатели непроточных вод составляют 83%, а обитатели проточных — всего 17%, то в южных условиях Таджикистана соответственно около 70 и 30%. Отличие заметное. Надо сказать, что проточные воды Таджикистана изучены еще слабо, и действительная разница будет еще больше. А. Н. Бартенев [3] для европейской части СССР приводит 43 вида, обитающих или только в непроточной, или преимущественно в непроточной воде, и 30 видов, которые обитают или только в проточной, или преимущественно в проточной воде. Следовательно, тут соотношение групп таково: первых 59% и вторых 41%. Как видно, облик фауны здесь не соответствует северному типу, столь заметному в Верхнем Приобье.

Несоответствие данных по Верхнему Приобью данным по европейской части СССР относится к ряду видов. Так, в Европе *Calopteryx splendens* Hag. принадлежит к видам исключительно проточных вод, у нас он начинает переходить на северные условия обитания. В европейской части СССР к преимущественно обитающим в проточных водах принадлежит *Sympetrum vulgatum* L., *Aeschna coluberculus* Harr., *Lestes macrostigma* Ever., *L. barbata* Fabr., *Sympycna braueri* Bianchi, *Ischnura elegans* Lind. У нас же все эти виды живут преимущественно в непроточной воде, т. е. проявляют склонность к более северному образу жизни (в слабопроточных водах встречаются очень редко). То же наблюдается и в других группах: виды, живущие преимущественно в непроточной воде в Европе, у нас встречаются только в проточной.

Интересно, что в Европе *Sympetrum pedemontanum* All., *Enallagma cyathigerum* Charp., *Agrion vernale* Hag. свойственны исключительно замкнутым водоемам. Объяснить это явление в настоящее время не представляется возможным. Но скорее всего мы располагаем более точными данными, чем имеющиеся для европейской части нашей страны.

Наиболее устойчивыми обитателями замкнутых водоемов являются виды северного рода *Leucorrhinia*, а наиболее устойчивыми обитателями проточных вод следует считать виды всех *Gomphidae*, которые совершенно не переходят на северные условия существования.

Для большей наглядности ниже приведены данные для Верхнего Приобья и европейской части СССР (в %):

	Приобье	Восточная Европа
Только проточные воды	11	12
Преимущественно проточные воды	5	29
Преимущественно стоячие воды	34	36
Только стоячие воды	50	23

Таким образом, уточнен биологический облик обеих фаун: отличие обуславливается снижением количества видов в группе, обитающих только в стоячих водах в европейской части СССР, т. е. переходящих в группу обитателей преимущественно проточных вод, минуя группу живущих преимущественно в стоячих водах.

Эти изменения закономерны, они подчеркивают значение влияния климатических условий на формирование биологического облика местных фаун стрекоз, на что обратил внимание еще А. Н. Бартенев [3], сравнивая фауны Западной и Восточной Европы. Заметим, что в Западной Европе количество видов, обитающих в проточной воде, еще возрастает.

**

На основании всего изложенного выше мы можем высказать некоторые соображения и вполне практического характера, т. е. касающиеся вопросов профилактики простогонимоза домашних птиц.

1. В настоящее время определенно можно говорить об одной закономерности: к северу уменьшается количество видов, обитающих в проточной воде, в результате исчезновения из фауны южных видов или их перехода на северные условия обитания.

2. В условиях Верхнего Приобья, т. е. приалтайских очагов простогонимоза, проточные водоемы не могут играть существенной роли в развитии эпизоотий простогонимоза, так как их фауна малочисленна в видовом отношении, а слагающие ее виды обычно не дают больших скоплений. К тому же все эти виды не зарегистрированы как промежуточные хозяева паразитических трематод.

3. Близки к проточным водоемам по своему эпизоотическому значению и крупные, глубокие озера, если они не дают мелких заливов со спокойной водой и обильной водной флорой.

4. Наиболее опасными для развития эпизоотических вспышек простогонимоза птиц являются мелкие и средние озера, расположенные на лугах, в степи и в лесу. В них концентрируется богатая по видовому составу фауна, склонная давать обилие особей.

5. Близки по своему значению к таким озерам и болота, в которых развивается фауна хотя и не столь разнообразная, но среди которой есть особи, способные давать обилие. В первую очередь это относится к видам родов *Sympetrum* и *Lestes*.

6. Пруды могут находиться в аналогичном положении с озерами средних и мелких размеров, т. е. их следует относить к наиболее опасным водоемам. Опасность их тем больше, чем эти водоемы старше.

7. Горные водоемы едва ли особенно опасны, так как, обладая относительным обилием видов, они, как правило, не дают обилия особей. И ясно, чем выше расположено озеро, тем меньше на нем будет встре-

чаться и видов, и экземпляров стрекоз. Конечно, имеет значение и тип водоема. Например, плоские и сильно зарастающие озера Чуйской степи на Алтае имеют численно очень богатую фауну стрекоз на высоте 1850 м над ур. м., но рядом почти на такой же высоте на глубоких ледникового происхождения озерах Айгулакского хребта стрекозы уже редки и практического значения не имеют.

8. Одной из мер профилактики простогонимоза для сухопутных птиц, например, кур и индеек, должно являться территориально правильное расположение ферм — вне озерных районов, вдали от прудов. Лучше всего строить фермы в лесу или в степи на берегу речки без лугов или при колодезном снабжении водой. Если расположению ферм мешают отдельные болотца или мелкие озера, то возможна борьба с промежуточными хозяевами трематоды и в первую очередь с моллюсками, но не со стрекозами, поскольку последние снова быстро заселяют очищенные водоемы. Без моллюсков в водоеме стрекозы будут стерильными. Но надо помнить, что каждый водоем (кроме болот) представляет определенную ценность и его уничтожение нежелательно.

9. Профилактика простогонимоза для водоплавающих птиц сложнее, и пока ее пути не ясны, так как изоляция этих птиц от водоемов невозможна, а истребление в водоемах всей фауны сводит на нет их значение как кормовой базы.

Восточно-Сибирский биологический институт
Сибирского отделения АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
21/VIII 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. W. H. Gross. Dragonflies in the Tallahassee region, Florida Entomologist, 1956, 39, N 1.
2. А. Н. Попова. Стрекозы (*Odonata*) Таджикистана.—Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1951, т. 9.
3. А. Н. Бартенев. Опыт биологической группировки стрекоз европейской части СССР. Русск. зоол. ж., 1930, т. X, № 4.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Л. М. ГЕВЕЛЬ, И. А. ТЕРСКОВ, И. И. ГИТЕЛЬЗОН

К ВОПРОСУ О ФЛЮОРЕСЦЕНЦИИ ВОДОРОСЛИ *CLORELLA*

Спектральные измерения флюоресценции суспензии клеток водорослей позволяют судить о состоянии и превращениях одного из основных пигментов — хлорофилла. Известно, что клетки водоросли *Clorella* независимо от длины волны возбуждающего света дают только флюоресценции хлорофилла «а». Спектр флюоресценции этих клеток состоит из двух максимумов (684 и 740 мμ).

В настоящей работе исследовалось состояние хлорофилла в клетках термофильного штамма *Clorella vulgaris* в зависимости от возраста клеток по спектрам их флюоресценции. Как для растворов хлорофилла, так и для взвеси водорослей характерно перекрытие полос поглощения и флюоресценции [1, 2, 3], что приводит к сильному искажению спектров флюоресценции вследствие реабсорбции. Чтобы разграничить возрастные изменения спектров флюоресценции клеток и изменения, обусловленные реабсорбцией, необходимо было провести специальное исследование влияния реабсорбции на спектры флюоресценции *Clorella*, полученные при определенных условиях, и построить калибровочные кривые.

Источником возбуждения флюоресценции служила ртутная лампа СВДШ-250 с фильтрами УФС-6 и СЗС-21. Возбуждающий свет посылался под углом 90° к направлению наблюдения. В качестве приемника света флюоресценции был применен ФЭУ-22, сигнал которого подавался на зеркальный гальванометр.

Пробирка с суспензией водорослей помещалась перед входной щелью спектрографа ИСП-51, который использовался как монохроматор. Измерения спектров проводились по точкам через каждые 5 мμ при комнатной температуре. Учитывалось, что при комнатной температуре под действием возбуждающего света происходят быстрые фотохимические превращения пигментов, в результате чего интенсивность флюоресценции падает [1]. Для учета выцветания флюоресценции перед каждым опытом измерялась зависимость интенсивности свечения от времени в двух точках $\lambda=684$ мμ и $\lambda=740$ мμ и при построении графиков делались соответствующие поправки.

1. Как указывалось, спектры флюоресценции водоросли искажаются вследствие реабсорбции, это приводит либо к зависимости спектров флюоресценции от толщины поглощающего слоя при одинаковой концентрации и оптической плотности, либо к зависимости их от концентрации оптической плотности при одинаковой толщине поглощающего слоя.

Для растворов хлорофилла зависимость спектров люминесценции от толщины поглощающего слоя исследовалась в работе А. А. Кравцова [4]. Для суспензии *Clorella* таких измерений не проводилось.

В отличие от растворов хлорофилла суспензия *Clorella* — рассеивающая среда. Поэтому учет влияния реабсорбции на спектры люминесценции осложняется фактором рассеяния. Для уменьшения влияния стенок кюветы при рассеянии света и увеличения потока люминесценции, регистрируемого приемником излучения, взвеси водорослей заливались в пробирку небольшого диаметра. Замена плоской кюветы на пробирку увеличивает регистрируемую интенсивность люминесценции почти в два раза.

В наших опытах бралась пробирка диаметром 8 мм, ширина возбуждающего пучка составляла 10 мм, пробирка ставилась непосредственно перед входной щелью монохроматора. В пределах небольших оптических плотностей люминесцирующий объем остается одним и тем же. При постоянном люминесцирующем объеме величина реабсорбции зависит от оптической плотности суспензии *Clorella*. Для учета влияния реабсорбции были измерены спектры флюоресценции суспензии водоросли различной оптической плотности. Оптическая плотность D определялась для $\lambda=680$ мμ на спектрофотометре СФ-10. Результаты приведены на рис. 1. Из рисунка видно, что первый макси-

мум вследствие реабсорбции сдвигается в красную сторону от 684 до 686 мμ; интенсивность свечения с увеличением оптической плотности вначале растет, а для оптических плотностей $D > 0,27$ начинает падать.

Для второго максимума, где нет реабсорбции, наблюдается нарастание интенсивности свечения с увеличением оптической плотности. На рис. 2 приведены зависимости интенсивностей свечения в первом и во втором максимумах и зависимость отношения

$\frac{I_{684}}{I_{740}}$ от оптической плотности D .

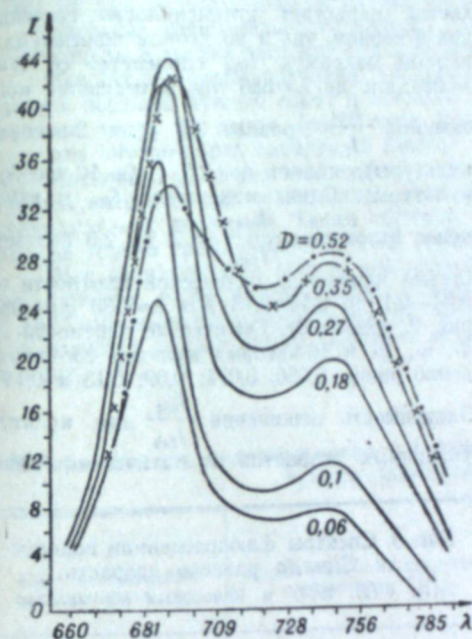


Рис. 1. Спектры флюоресценции суспензии водоросли *Clorella* различной оптической плотности.

Интенсивность свечения I взята в относительных единицах (показания гальванометра по шкале).

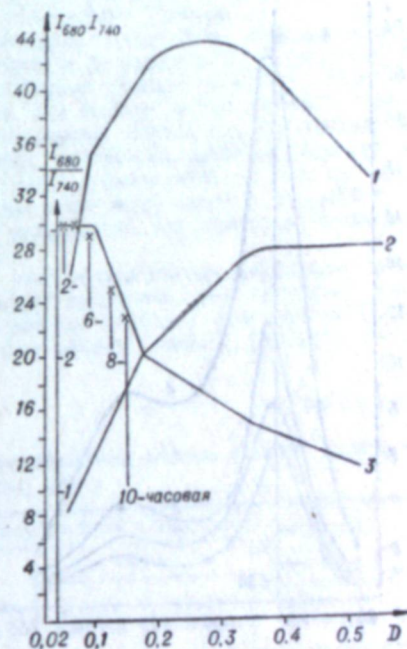


Рис. 2. Зависимость интенсивности I_{684} (1), I_{740} (2) и отношения $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ (3) от оптической плотности D_{680} водоросли *Clorella*.

Крестиками отмечены значения $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ для синхронной культуры различного возраста.

В первом максимуме (I_{684}) имеет место перекрытие полос люминесценции и поглощения. В области небольших оптических плотностей (до 0,1) самопоглощение незначительно, поэтому для данного участка I_{684} нарастает с увеличением D прямолинейно. Для оптических плотностей больше 0,1 нарастание I_{684} идет медленнее. В этой области начинает сказываться реабсорбция. Наконец, для плотностей, больших 0,2, сказывается не только реабсорбция, но и начинает уменьшаться люминесцирующий объем с соответствующим снижением доли регистрируемого света флюоресценции, I_{684} падает (кривая 1).

Во втором максимуме флюоресценции I_{740} самопоглощения нет, поэтому он нарастает прямолинейно до тех пор, пока не начинает уменьшаться люминесцирующий объем (кривая 2).

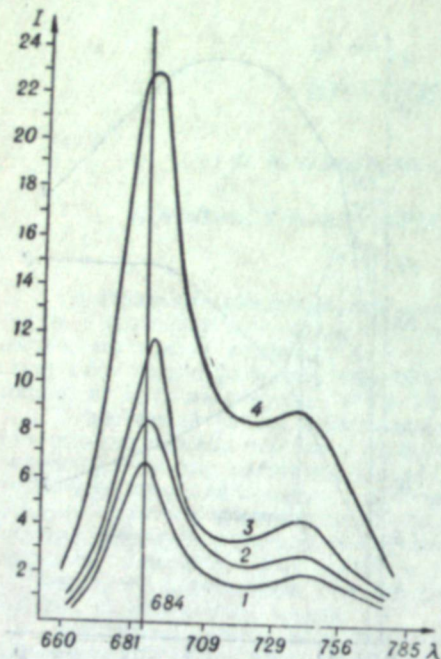
Отношение $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ для области $D < 0,1$, где I_{684} и I_{740} нарастают прямолинейно, остается постоянным. Для области, где $D > 0,1$, отношение интенсивностей в двух максимумах с увеличением D падает, так как вследствие реабсорбции первый максимум растет медленнее, чем второй (кривая 3).

Таким образом, при данных условиях для оптических плотностей, меньших 0,1, влияние реабсорбции незначительно, для $D > 0,1$ следует делать поправку на реабсорбцию.

Начиная с оптических плотностей, больших 0,2, наблюдается сильное искажение спектров флюоресценции не только за счет реабсорбции, но и в связи с уменьшением

люминесцирующего объема, что очень трудно учесть, поэтому в дальнейшем в этой области плотностей измерений не проводилось.

2. Зависимость флюоресценции клеток от возраста исследовалась на синхронной культуре. Синхронность исходных клеток составляла 95%. Синхронная культура получалась методом фракционного центрифугирования. Культура выращивалась на среде Мейерса при температуре 38°C и освещенности 8000 люкс. Время цикла развития составляло 12 ч. Спектры флюоресценции снимались в процессе роста клеток на одной и той же культуре через 2 ч. Были сняты спектры флюоресценции 2-, 6-, 8- и 10-часовых культур. Таким образом, был охвачен весь цикл развития клеток данной культуры.



Результаты приведены на рис. 3. Из рисунка видно, что по мере роста клеток нарастает интенсивность свечения как в первом, так и во втором максимумах, первый максимум I_{684} сдвигается от $\lambda = 684 \text{ м}\mu$ до $\lambda = 686 \text{ м}\mu$. Отношение максимумов $\frac{I_{684}}{I_{740}}$, равное 3,0 (для 2-часовой культуры), падает до 2,5 (для 10-часовой культуры). Сдвиг максимума I_{684} и изменение отношения $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ от 3 до 2,5 соответствуют изменению оптической плотности от 0,04—0,1 до 0,14—0,15 для $\lambda = 680 \text{ м}\mu$ (см. рис. 2, кривая 3). Оптические плотности 2-, 4-, 6-, 8- и 10-часовых культур соответственно равны 0,056; 0,074; 0,09; 0,13 и 0,149.

Зависимость отношения $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ для культур указанных возрастов от оптической плотности иллюстрируют точки, отмеченные на рис. 2 крестиками. Из рис. 2 видно, что в пределах ошибок опыта отношение $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ для синхронной культуры разного возраста совпадает с плотностной зависимостью этого отношения для несинхронной культуры. Таким образом, сдвиг максимума I_{684} и изменение отношения $\frac{I_{684}}{I_{740}}$ по мере роста клеток обусловлены реабсорбцией в результате увеличения оптической плотности. Нарастание интенсивности флюоресценции также говорит об увеличении оптической плотности. Поскольку концентрация клеток остается неизменной (4,4 мл/см³), увеличение оптической плотности обусловлено увеличением содержания хлорофилла на клетку. Отсюда можно сделать вывод, что спектр флюоресценции суспензии клеток *Clorella* не зависит от возраста клеток.

Рост клеток, увеличение их размера от 2,5 до 6,5 $\text{м}\mu$ и нарастание биомассы идут параллельно с нарастанием содержания хлорофилла в клетке.

Институт физики Сибирского
отделения АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
25/X 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. Рабинович. Фотосинтез, т. 2, М., Изд-во АН СССР, 1958.
2. А. А. Кравцов, Н. П. Иванов. Инж. физ., 1958, т. 2, 45.
3. F. P. Zscheile, D. Q. Haggis. J. Phys. Chem., 1943, 47, 623.
4. А. А. Кравцов. Изв. АН СССР, серия физ., 1959, 23, № 1.

О. К. МИРЮТА

ОБ ИЗБИРАТЕЛЬНОМ ОПОЛОДТВОРЕНИИ У ШПИНАТА

Вопрос об избирательности оплодотворения у растений давно интересовал биологов. В работах Джонса [1], М. И. Хаджинова [2], Б. П. Соколова [3] показано, что кукуруза при опылении смесью пыльцы своего и чужих сортов предпочитает оплодотворение пыльцой своего сорта. Кроме того, Г. А. Бабаджаниян [4], А. А. Авакян [5], А. М. Плотников [6] и многие другие исследователи заметили, что кукуруза, рожь, подсолнечник и другие перекрестноопыляющиеся культуры устойчиво сохраняют материнский тип при посеве семенами из многократных поликросных посевов.

Изучение избирательности пыльцы своего растения в сравнении с избирательностью пыльцы с других растений сорта впервые проведено на кукурузе Ю. П. Мирюта [7].

Его исследования показали, что кукуруза избирает пыльцу своего растения из смеси с пыльцой чужого сорта в большей степени, чем пыльцу других растений своего сорта из такой же смеси. Результаты опыта противоречат сложившемуся представлению, что внутри сорта избирается пыльца растений, генетически наиболее отличных от материнского. Тем самым поддерживается в некоторой степени гетерозис, так как всем хорошо известно, что перекрестное оплодотворение чаще всего ведет к гетерозису, а инбридинг — к депрессии. Таким образом, было установлено, что кукуруза размножается не только кроссбридингом, но и инбридингом.

Нас заинтересовал вопрос, как относятся к родственной пыльце двудомные растения, которые более приспособлены к перекрестному опылению, чем кукуруза, рожь и др. Самоопыление у двудомных растений исключено, наиболее родственной пыльцой является пыльца брата. Объектом исследования выбрали шпинат (*Spinacia oleracea* L.).

Таблица I

Избирательность оплодотворения у шпината при опылении смесью пыльцы своего и чужого (колючеплодного) сорта

Сорт материнского растения	Смесь пыльцы в весовом соотношении 1:1	Женских растений в потомстве		% растений от оплодотворения пыльцой своего сорта	P	
		всего	из них с глад. плодами с колюч. плодами			
K-437	K-437+K-57	32	21	11	65,60	0,90
	K-437+K-57	68	46	22	67,75	0,99
	K-437+K-150	31	27	4	87,10	0,99
	K-437+K-150	24	14	10	58,33	0,50
	K-63+K-57	46	28	18	60,90	0,82
	K-63+K-57	42	29	13	69,05	0,99
	K-63+K-57	32	19	13	60,00	0,52
	K-63+K-57	60	52	8	86,67	0,99
	K-63+K-57	54	42	12	77,70	0,99
	Вирофле + K-448	106	86	20	81,10	0,99
K-63	Вирофле + K-448	202	168	34	83,18	0,99
	Вирофле + K-150	146	94	52	64,39	0,99
	Вирофле + K-150	33	24	9	72,72	0,99
	Вирофле + K-150	40	28	12	70,00	0,98
	Вирофле + K-150	32	27	5	84,37	0,99
	Вирофле + K-150	16	13	3	81,25	0,98
	Вирофле + K-150	57	12	45	21,06	0,99
	Вирофле + K-150	61	40	21	65,57	0,98
	Вирофле + K-57	59	40	19	67,80	0,99
	Вирофле + K-57	66	42	24	63,60	0,96
Вирофле	Вирофле + K-57	104	62	42	60,00	0,95
	Вирофле + K-57	100	66	34	66,00	0,99
	Вирофле + K-57	51	9	42	17,60	0,99
	Вирофле + K-57	42	9	33	27,30	0,99
	Вирофле + K-57	63	—	63	100,00	—
	Вирофле + K-57	63	—	63	100,00	—
	Вирофле + K-57	78	—	78	100,00	—
	K-437 (контроль)	—	—	—	—	—
	K-63 (контроль)	—	—	—	—	—
	Вирофле (контроль)	K-57	113	—	113	100,00

Для опыта были взяты шесть сортов шпината — три с гладкими плодами и три с колючими плодами. Сигнальным признаком послужили шипы на плодах, так как установлено, что этот признак доминирует над признаком гладких плодов. Опыт проводился весной 1962 г. в условиях теплицы при строгой изоляции женских растений — мужские растения выносились в другую секцию теплицы задолго до цветения, как только становилось возможным их распознать. Хорошо зацветшие нормально развитые женские растения гладкоплодных сортов опылялись смесью свежесобранной пыльцы из растений своего сорта с пылью какого-либо колючеплодного сорта в весовом отношении 1 : 1. Перед тем, как опылять, пыльцу тщательно перемешивали.

Избирательность оплодотворения определялась по потомству. Поскольку шипы на плодах — доминантный признак, в потомстве гладкоплодных растений, опыленных смесью пыльцы, растения с шипами на плодах являются гибридными; гладкоплодные же потомки этих растений — негибридными, или полученными от оплодотворения пылью своего сорта. Следовательно, по проценту негибридных растений в потомстве от таких опылений можно судить об отношении материнских растений к пыльце своего сорта.

Всего смесью пыльцы было опылено 24 растения круглоплодных сортов К-437, К-63 и Вирофле (табл. 1). Когда было проведено испытание потомства этих растений, то оказалось, что 21 из них избирает пыльцу своего сорта в среднем на 71,5%. Другими словами, 71,5% потомков от этих растений оказались негибридными, тогда как при отсутствии избирательности гибридные и негибридные растения должны были составлять в потомстве по 50%. Три растения избрали при оплодотворении пыльцу чужого сорта.

Одновременно были заложены линии на круглоплодных сортах, а затем было проведено изучение отношения растений к пыльце своего брата. Весной 1962 г. сестринские растения опылялись смесью пыльцы брата и чужого (колючеплодного) сорта. Потомства этих растений были испытаны, и в результате установлено, что сестринские растения избирают из смеси пыльцу брата не только не меньше, но даже больше на 8%, чем пыльцу своего сорта (табл. 2).

Таблица 2

Избирательность оплодотворения у шпината при опылении смесью пыльцы брата и чужого (колючеплодного) сорта

Линия из сорта	Смесь пыльцы в весовом соотношении 1 : 1	Женских растений в потомстве			% растений от оплодотворения пылью брата	p
		всего	из них			
			с глад. плодами	с колюч. плодами		
К-437	Брата + К-57	55	46	9	83,60	0,99
	Брата + К-150	56	46	10	82,14	0,99
	Брата + К-150	64	56	8	87,50	0,99
	Брата + К-150	19	14	5	73,70	0,95
К-63	Брата + К-57	63	47	16	74,60	0,99
	Брата + К-57	29	19	10	65,50	0,90
	Брата + К-57	39	24	15	61,50	0,82
	Брата + К-57	60	49	11	81,70	0,99
	Брата + К-150	74	64	10	86,50	0,95

В среднем 79,5% потомков от опыления сестринских растений смесью пыльцы брата и чужого сорта оказались негибридными, т. е. полученными от оплодотворения пылью брата, и только 20,5% было гибридных потомков.

Итак, результаты опыта показали, что шпинат, несмотря на такое совершенное приспособление к перекрестному опылению, как двудомность, предпочитает оплодотворение пылью своего сорта при опылении смесью с пылью чужого сорта. Более того, избирательность пыльцы брата из смеси с пылью чужого сорта выше, чем избирательность пыльцы своего сорта.

Таким образом, можно сказать, что шпинат, как и кукуруза, естественно, размножается не только кроссбридингом, но и инбридингом.

Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/VI 1963

ЛИТЕРАТУРА

1. D. F. Jones. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 1924, 10, 218.
2. М. И. Хаджинов. Докл. АН СССР, 1940, т. XXIX, № 5—6, стр. 408.
3. Б. П. Соколов. Гибриды кукурузы. М., Сельхозгиз, 1955.
4. Г. А. Бабаджанян. Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений, 1947.
5. А. А. Авакян, Н. И. Фейгинсон. Агробиология, 1946, № 3.
6. А. М. Плотников. Яровизация, 1940, № 2 [29].
7. Ю. П. Мирюта. Бюлл. Укр. н.-и. ин-та раст., селекции и генетики, 1958, № 3.

А. А. КОЛЕН, И. Е. МИХАЙЛОВСКАЯ, Р. И. САЛГАНИК

ПРИМЕНЕНИЕ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕАЗЫ
ДЛЯ ЛЕЧЕНИЯ ВИРУСНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ ГЛАЗ

Исследованиями, проведенными в последние годы в лаборатории нуклеиновых кислот Института цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, установлена способность нуклеаз-ферментов, деполимеризующих нуклеиновые кислоты, задерживать размножение ряда патогенных вирусов [1—5]. Авторы этих работ исходили из представлений о ведущей роли нуклеиновых кислот в размножении вирусов. Было установлено, что вирусы чувствительны к действию нуклеаз в период размножения, т. е. на том этапе, когда отделяется, очевидно, их белковая оболочка и происходит репродукция полимеров вирусных нуклеиновых кислот.

В работе Р. И. Салганика и А. А. Трухачева [4] было показано, что дезоксирибонуклеаза (ДНК-аза) тормозит размножение такого ДНК-содержащего вируса, как аденовирус. Эти данные послужили основанием для испытаний лечебного действия ДНК-азы при аденовирусных заболеваниях. Клинические испытания показали высокую эффективность ДНК-азы при аденовирусных конъюнктивитах и кератитах [6]. В связи с этим ДНК-аза была разрешена в 1962 г. Фармакологическим Комитетом МЗ СССР для применения в медицинской практике.

В настоящей работе, проведенной по предложению Р. И. Салганика, исследована клиническая эффективность ДНК-азы при поражениях роговицы, вызванных таким ДНК-содержащим вирусом, как вирус герпеса, и при некоторых иных заболеваниях глаз, предположительно вирусной этиологии.

Наблюдения проведены на 70 больных следующими вирусными заболеваниями: герпетический кератит — 48, герпес зостер — 2, аденовирусный конъюнктивит — 2, трахомоподобный конъюнктивит — 1; заболевания предположительно вирусной этиологии, увеиты — 12, конъюнктивиты — 3, симпатическая офтальмия — 2.

Использовалась ДНК-аза, выпускаемая опытным производством Новосибирского института органической химии СО АН СССР, с активностью 5000—7000 ЕА, по Кунитцу.

ДНК-аза применялась нами в виде 0,1%-ного раствора на 0,03%-ном растворе сернокислого магния путем частых инстилляций раствора в конъюнктивальную полость и подкожноконъюнктивальных инъекций того же раствора по 0,5 мл ежедневно. Внутримышечное применение ДНК-азы, испробованное нами при заболевании глаз, менее эффективно, чем субконъюнктивальное введение. Во всех случаях болевые ощущения быстро снимались ДНК-азой (после 2—3 инъекций). Лечебный эффект при герпетических кератитах был весьма убедительным: почти во всех случаях на протяжении 3—4 недель наступало выздоровление. Большинство этих больных поступало в клинику после длительного (от 1 до 4 месяцев) безуспешного лечения разнообразными известными до сих пор средствами. У многих больных процесс рецидивировал на протяжении ряда лет. В результате лечения больных герпетическими кератитами ДНК-азой острота зрения повышалась в среднем на 0,5 (0,01—0,1). Среди этих случаев были особенно интересные. Например, у больного Г. в течение последних 12 лет процесс постоянно рецидивировал. Больной 12 раз лежал в различных глазных стационарах по поводу герпетического кератита. После лечения ДНК-азой глаз совершенно успокоился, острота зрения поднялась от 0,01 до 0,6. В течение года после выписки из клиники рецидивов не было.

Весьма благоприятные результаты получены при лечении герпес зостер, симпатической офтальмии, паратрахомного конъюнктивита и аденовирусных конъюнктивитов. При увеитах предположительно вирусной этиологии результаты лечения были также

хорошими. Положительный эффект от применения ДНК-азы отмечен во всех случаях. Только в одном из них, где у убойной, кроме увеита, был диагностирован менингоэнцефалит, через 6 месяцев после излечения наступил рецидив увеита, после повторного курса лечения успешно ликвидированный. После такого тяжелого заболевания, как увеиты, острота зрения в результате лечения почти всегда сохранялась выше 0,3. В одном случае в результате лечения тяжелого серозного увеита, протекавшего с повышенным давлением, была достигнута не только полная ликвидация процесса, но и нормализация внутриглазного давления.

Таким образом, наши наблюдения позволяют утверждать, что ДНК-аза является новым эффективным терапевтическим средством при лечении ряда заболеваний глаз вирусной этиологии, не имевших до сих пор действенных методов лечения.

Новосибирский медицинский Институт,
Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/IV 1964

ЛИТЕРАТУРА

1. Р. И. Салганик, Г. П. Ятель, А. Н. Мосолов. Докл. АН СССР, 1959, 129, 212.
2. Р. И. Салганик, А. Н. Мосолов, Т. Г. Китаева. В кн.: «Нуклеиновые кислоты и нуклеопротенды». М., 1961, стр. 304.
3. Р. И. Салганик, В. П. Томсонс, Л. К. Протас. Изв. СО АН СССР, 1962, № 12, 78.
4. Р. И. Салганик, А. А. Трухачев. Изв. СО АН СССР, 1963, № 8, вып. 2, 99.
5. Р. И. Салганик. Вестн. АН СССР, 1963, № 11, 75.
6. Н. И. Морозкин, Р. Я. Херсонская. Изв. СО АН СССР, 1963, № 8, вып. 2, 102.

Ю. Г. ЦЕЛЛАРИУС

ВЛИЯНИЕ ТИРЕОИДИНА И 6-МЕТИЛТИОУРАЦИЛА НА РАЗВИТИЕ МЕЖКЛЕТОЧНОГО ВЕЩЕСТВА СОЕДИНИТЕЛЬНОЙ ТКАНИ ПРИ ЗАЖИВЛЕНИИ КОЖНЫХ РАН

Многими исследователями показано влияние гормонов щитовидной железы на заживление ран. Таубенхауз [1] отметил, что тироксин стимулирует образование грануляций. Делались попытки применять тиреоидин для ускорения регенерации ран [2, 3]. Заживление ран в условиях гипер- и гипотиреоза было исследовано в работах Г. В. Хомулло [4, 5], однако при гистологическом анализе автор не уделил внимания изменениям основного вещества в процессе регенерации.

Между тем известно, что нарушение функций щитовидной железы часто сопровождается изменениями в основном веществе соединительной ткани (микседема, претибальный отек и т. д.). Бенасси [6] показал, что влияние тиреоидина на рост головок связано с изменениями в распределении кислых мукополисахаридов. Дель-Конте, Делла-Сала и Стукс [7] наблюдали увеличение количества кислых мукополисахаридов в коже тиреоид-эктомированных крыс, а также у крыс, получавших тиомочевину.

В наших предыдущих работах [8, 9] были описаны изменения основного вещества, в частности, его мукополисахаридного компонента, при регенераторных и воспалительных процессах у человека и некоторых животных.

Целью настоящей работы было исследование влияния гормонов щитовидной железы на процессе образования межклеточных структур в заживающей ране.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыт был поставлен на 72 молодых самцах белых крыс весом от 110 до 140 г. Крысы первой группы получали ежедневно по 0,01 г тиреоидина, крысы второй группы — по 0,02 г 6-метилтиоурацила. Третья группа животных была контрольной.

Через 7 дней после начала опыта животным наносилась рана диаметром 0,5 см на кожу спины. Животные забивались в различные сроки с момента нанесения раны — от 1 до 30 суток.

Участки кожи на месте раны подвергались специальному гистологическому и гистохимическому исследованию. Кусочки фиксировались 48 ч в 20%-ном водном растворе нейтрального формалина и в 20%-ном растворе нейтрального формалина в 96%-ном спирте, затем заливались в парафин. Срезы окрашивались гематоксилин-эозином, пикрофуксином по Ван-Гизону, резорцин-фуксином на эластик, методом АЗАН по Гейденгайну; аргирофильные волокна импрегнировались по Гемери, мукополисахариды выявлялись толуидиновым синим по Лизону, альциановым синим, реакцией Хэла с коллоидным железом и ШИК-реакцией, по Мак-Манусу. Часть срезов предварительно обрабатывалась тестиккулярной гиалуронидазой. Для дифференцирования мукополисахаридов производилось метилирование с последующим омылением, по Спейсеру, и сульфирование, по Крамеру и Виндруму. Часть препаратов окрашивалась на фибрин, по Вейгерту и Шуенинову, железо выявлялось по Перлсу.

Результаты исследований

В течение первых суток у животных всех трех групп в краях и дне раны наблюдалось расширение сосудов и пропитывание тканей экссудатом, содержащим лейкоциты. На поверхности раны свернувшаяся кровь и экссудат образовали корку.

У контрольных животных под коркой лежит слой некротизированной ткани, дающей выраженную ШИК-реакцию. В подкожной клетчатке наружный слой, пропитанный фибрином, также дает ШИК-реакцию, а более глубокие участки обнаруживают лишь явления отека.

У животных, получавших тиреоидин, лейкоцитарная инфильтрация вокруг сосудов и на границе некротического слоя более интенсивна, более выражены инфильтративные явления.

У животных, получавших 6-метилтиоурацил, уже в кусочке кожи, удаленном при нанесении раны, при окрашивании толуидиновым синим отмечалась слабая диффузная метахромазия соединительной ткани, отсутствующая у нормальных крыс. В дне раны, некротическом слое и в зоне фибринозного пропитывания у этих животных отмечается слабая метахромазия. Напротив, метахромазия стенок сосудов в глубине тканей, составляющих дно раны, и в краях раны меньше выражена, чем в группе животных, получавших тиреоидин. Пролiferативные явления у животных, получавших 6-метилтиоурацил, через сутки после нанесения раны не заметны.

На вторые-третьи сутки в ране начинают преобладать пролиферативные процессы, происходит новообразование капилляров, которые из глубокой части подкожной клетчатки прорастают в зону фибринозного пропитывания, образуя грануляционную ткань, в которой появляются первые аргирофильные волокна. У животных, получавших тиреоидин, пролиферативные процессы более интенсивны, чем в контроле. В группе животных, получавших 6-метилтиоурацил, развитие пролиферативных процессов замедлено.

В эпителии у краев раны отмечается пролиферация, затем начинается рост его в виде полоски, отделяющей некротический слой от поверхности образующейся грануляционной ткани. У животных, получавших тиреоидин, этот процесс начинается уже на вторые сутки, а на третьи сутки пласт эпителия становится довольно толстым. В краях раны в регенерации кожного эпителия принимают участие остатки волосяных фолликулов и сальных желез.

На третьи сутки у животных, получавших 6-метилтиоурацил, отмечаются лишь начальные явления пролиферации эпителия в краях раны, тогда как в соответствующей контрольной группе отмечается прорастание узкой полоски эпителия. Кислые мукополисахариды в начальных стадиях пролиферации эпителия в непосредственной близости от него не обнаруживаются ни в одной из применявшихся реакций.

У животных, получавших тиреоидин, в глубоких слоях грануляционной ткани появляется метахромазия. В контрольной группе метахромазия едва заметна, а у животных, получавших 6-метилтиоурацил, метахромазия в соответствующих участках появляется лишь на четвертые сутки. Количество тучных клеток, окрашивающихся толуидиновым синим, в течение вторых-третьих суток значительно уменьшается. В образующейся грануляционной ткани появляются клетки, протоплазма которых обнаруживает ярко положительную ШИК-реакцию. Толуидиновым синим эти клетки не окрашиваются. В более поздние сроки в грануляционной ткани количество тучных клеток с зернистостью клеток уменьшается и постепенно нарастает количество тучных клеток с зернистостью, окрашивающейся толуидиновым синим.

В последующие дни метахромазия распространяется на всю грануляционную ткань, появляется положительная реакция при окрашивании альциановым синим и по методу Хэла. Реакции на кислые мукополисахариды подавляются метилированием и в

очень незначительной степени восстанавливаются после омыления. Сульфирование не много усиливает эти реакции.

Однако следует отметить, что у животных, получавших тиреоидин, количество свободных кислых мукополисахаридов в основном веществе нарастает быстрее, чем в контроле, только в течение первых трех-четырёх суток. Затем отмечается постепенное уменьшение количества свободных кислых мукополисахаридов. У животных, получавших 6-метилтиоурацил, нарастание количества свободных кислых мукополисахаридов происходит вначале медленнее, чем в контроле и у животных, получавших тиреоидин, но нарастание продолжается до 12—15 суток и высокое содержание кислых мукополисахаридов отмечается до конца опыта. В контроле максимальное количество свободных кислых мукополисахаридов наблюдается в период от 6 до 12 суток. В это время концентрация их выше, чем у животных, получавших тиреоидин, но значительно ниже, чем у животных, получавших 6-метилтиоурацил.

Вслед за метахромазией начинают появляться признаки коллагенизации аргирофильных волокон в грануляционной ткани.

Дальнейшее развитие и созревание грануляционной ткани происходит различно у животных различных групп. У животных, получавших тиреоидин, хромотропная субстанция не накапливается в значительном количестве и грануляционная ткань кажется относительно более богатой клеточными элементами и сосудами. Коллагенизация аргирофильных волокон у этих животных происходит быстрее, образующиеся волокна оказываются более тонкими, чем в контроле. Общая толщина слоя грануляционной ткани меньшая, чем в контрольной группе, и процесс эпителизации раны происходит быстрее, завершаясь на 9—10-й день, после чего остается нежный, тонковолокнистый рубец, относительно богатый клеточными элементами и сосудами. Метахромазия в рубце, незначительная вначале, скоро совсем исчезает.

В контрольной группе эпителизация раны заканчивается на 12—13-й день.

У животных, получавших 6-метилтиоурацил, в грануляционной ткани происходит значительное накопление аморфного вещества, обнаруживающего яркую метахромазию. Накапливающееся в избытке хромотропное вещество создает впечатление относительной бедности ткани клеточными элементами и сосудами. Эпителизация раны заканчивается лишь на 16—20-й день. Общая толщина грануляционной ткани и образующегося рубца превышает толщину соответствующих образований контрольных животных приблизительно в 2 раза, а животных, получавших тиреоидин, — в 3 раза. Образующиеся грубые пучки коллагеновых волокон отличаются расплывчатостью контуров и выглядят как бы гиалинизированными. Рубцовая ткань бедна клетками и в пределах всего срока наблюдений сохраняет способность к метахроматическому окрашиванию толуидиновым синим.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные подтверждают, что тиреоидин ускоряет заживление раны, а 6-метилтиоурацил его замедляет.

Ускорение регенерации в условиях гипертиреоза связано с более ранним началом пролиферативных процессов. Появление свободных кислых мукополисахаридов не предшествует пролиферативным процессам, а является последующей фазой в развитии грануляционной ткани.

В. С. Песчанский [10] высказал предположение, что кислые мукополисахариды возникают из экссудата, пропитывающего рану, т. е. по-видимому, из нейтральных мукопротеидов плазмы. Однако кислые мукополисахариды впервые появляются в глубоких слоях развивающейся грануляционной ткани, там, где не было пропитывания ШИК-положительным экссудатом.

Еще в 1952 г. при изучении кислых мукополисахаридов в опухолях нами было отвергнуто мнение о стимулирующем действии кислых мукополисахаридов на пролиферативные процессы (А. И. Абрикосов и А. И. Струков [11], Е. И. Серебренникова [12], С. А. Виноградов [13, 14] и др.) и указано на связь появления «хромотропной субстанции» с процессами коллагеногенеза [15]. В данной работе эта связь выступает особенно отчетливо.

В опытах с гипер- и гипотиреозом наиболее интенсивная пролиферация клеток происходит у животных, получавших тиреоидин, у которых накопление кислых мукополисахаридов бывает наименьшим. И напротив, обильное скопление мукополисахаридов у животных, получавших 6-метилтиоурацил, сопровождается замедленной пролиферацией клеток. То же касается и эпителия — рост его начинается, когда мукополисахариды в подлежащей ткани еще отсутствуют, последующее накопление кислых мукополисахаридов сопровождается замедлением роста эпителия.

Мы не нашли связи между тучными клетками и появлением свободных кислых мукополисахаридов в тканях. Кислые мукополисахариды впервые обнаруживаются в глубоких слоях образующейся грануляционной ткани, где тучных клеток мало.

При гипертиреозе процесс коллагенизации происходит ускоренно, мукополисахариды быстро связываются с белковыми компонентами коллагена и перестают обнаруживать метахромазию. Образуется нежный, тонковолокнистый рубец, а в дальнейшем происходит полное восстановление структур кожи. В условиях гипотиреоза последняя стадия коллагеногенеза, по-видимому, тормозится и в тканях происходит значительное накопление мукоидных веществ, что в дальнейшем приводит к образованию грубого, гиалинизированного рубца и замедлению восстановления дериватов эпидермиса.

Отдел экспериментальной биологии и патологии
Института цитологии и генетики
Сибирского отделения АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/VII 1962

ЛИТЕРАТУРА

1. Taubenhau. Further studies of the hormonal regulation of granulation tissue formation. Rev. Canad. biol., 1953, N 2, 199—204.
2. Р. И. Белкин. Применение тиреоидина при наложении на раны мягких тканей вторичных швов. — Докл. АН СССР, 1946.
3. А. С. Муллина, З. Н. Головенкова. Применение тиреоидина в комплексном лечении вяло заживающих ран. — Тр. каф. общей биол. Казах. мед. ин-та, 1952, вып. 1.
4. Г. В. Хомулло. Процесс заживления ран в условиях разной концентрации гормона щитовидной железы. Тр. каф. общей биол. Казах. мед. ин-та, Алма-Ата, 1952.
5. Г. В. Хомулло. Формообразование в коже при регенерации в условиях различного уровня обмена веществ. — Докл. АН СССР, 1953, 90, 313.
6. G. Benassi. Effetto della somministrazione di ormone tiroideo sulla distribuzione del mucopolisaccharidi nel girino di Rana esculenta, 1954.
7. E. del Conte, I. Della, Sala, M. Stux. Effect of thyroidectomy, thiourea and iodine on the dermal acid mucopolysaccharides and the mast cells in rats. Acta endocrinol., 1955, 20, 4, 343—350.
8. Ю. Г. Целлариус. О значении появления так называемой хромотропной субстанции при патологических процессах. — Тр. Крымск. мед. ин-та, 1957, т. 18.
9. Ю. Г. Целлариус. О роли кислых мукополисахаридов в основном веществе соединительной ткани в условиях воспаления и регенерации. — В кн. «Вопросы патологии и регенерации органов кровообращения и дыхания». Изд. СО АН СССР, 1961.
10. В. С. Песчанский. К вопросу о значении так называемой хромотропной субстанции в процессе заживления кожных ран. — Архив патологии, 1955, 3, 21—28.
11. А. И. Абрикосов, А. И. Струков. О склерозах внутренних органов. — В кн. «Современные вопросы медицинской науки». М., 1951.
12. Е. М. Серебренникова. О роли хромотропной субстанции в патогенезе кардиосклероза. — Архив патологии, 1949, 2, 3—9.
13. С. А. Виноградов. О поражении миокарда при жировой эмболии легких. — Архив патологии, 1950, 2, 47—60.
14. С. А. Виноградов. Основное вещество сердца в условиях экспериментальной аноксии и функциональной нагрузки. — Сб. тр. Крымск. мед. ин-та, 1953, т. 15, 123—132.
15. Ю. Г. Целлариус, В. С. Пашкова. О хромотропной субстанции в строме опухолей. — Тр. Крымск. мед. ин-та, 1952.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

НОВАЯ МОНОГРАФИЯ О ПРИРОДЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ*

Институт географии АН СССР с участием периферийных научных учреждений предпринял издание многотомной серии монографий, характеризующих природные условия и естественные ресурсы СССР. Из пятнадцати намеченных томов выпущен первый, посвященный Западной Сибири. Текст подкреплен многочисленными фотографиями, схемами и картами. Кроме того, приложением к тому даны две многоцветные карты почв и растительности.

Книга разделена на две части. В первой части приведены основные особенности природы, рельеф и геологическое строение, климат, воды, почвы, растительность. Отдельно охарактеризованы болота и торфяные ресурсы, а затем животный мир с выделением подразделов о промысловых рыбах, насекомых — вредителях лесного и сельского хозяйства, животных как источниках болезней.

Во второй части книги дана схема природного районирования, а затем приведены комплексные характеристики Западно-Сибирской равнины с подразделением на зоны тундры, лесотундры, лесов, лесостепи, степей. Затем дано описание прилегающих к равнине Урала и Алтайско-Саянского нагорья. Книга заканчивается кратким заключением о перспективах использования природных ресурсов и задачах дальнейшего их изучения, охраны и воспроизводства (написанным М. И. Помусом и Л. С. Абрамовым). Приводится довольно обстоятельный список литературы о Западной Сибири, русско-латинский указатель названий растений и указатель важнейших географических названий.

Уже беглое знакомство с книгой показывает, что в ней обобщены новейшие научные материалы и она явится ценным руководством для всех интересующихся этим богатейшим и перспективным по разнообразию природных богатств экономическим районом страны. Вместе с тем, учитывая, что это первый том из серии задуманных монографий, и, как пишут составители, в нем «еще не полностью решены все задачи, поставленные редколлегией, особенно относящиеся к характеристике естественных ресурсов и методике построения регионального раздела», полезно кратко отметить и отрицательные стороны этой монографии.

Остановимся на характеристике почв, растительности и животных.

Огромная территория Западной Сибири, принимаемая в границах экономического деления в 2427200 км², или 10,8% от всей площади СССР (стр. 9), неоднородна по внутреннему строению, характеру рельефа, почвам, растительности и т. д. Поэтому вполне уместна схема строения рельефа, составленная Г. Д. Рихтером (стр. 24), из которой видно, что Западно-Сибирская равнина не является идеальной, как предполагали ранее, а представляет собой систему чередования отдельных увалов и поднятий («возвышенностей»), между которыми располагаются пониженные территории («котловины»).

Раздел «Почвы» (авторы И. П. Герасимов, Н. Н. Розов и А. И. Ромашкевич) знакомит читателя с особенностями почвенного покрова и спецификой почвенных процессов и эволюции почв, а также с земельными ресурсами по природным зонам. Особенности почв даются в плане природных зон равнины Западной Сибири и отдельно освещены почвы горных территорий.

При безусловно положительном значении этого раздела необходимо обратить внимание на ряд досадных упущений. Нельзя согласиться с тем, что черноземы в Западной Сибири продолжают быть «основным объектом изучения сибирского почвоведения» (стр. 158). Это неправильное ориентирование читателя и специалистов. Фактически в Сибири уже ведутся значительные исследования лесных почв. Большое вни-

мание уделено изучению засоленных и солонцовых почв, широко освоенных в пашню. Начаты исследования заболоченных почв.

Серые лесные почвы равнины и тем более грив по своему генезису являются осолоделыми, а не оподзоленными, но об этом в тексте не упоминается. Осолоделость серых лесных почв авторы ошибочно увязывают только с типом серых лесных глеевых почв. Это вольная трактовка. Не типичное, довольно редкое явление развития лугово-болотно-осолоделых почв под березовыми колками в полосе обыкновенных черноземов приводится как закономерное, тогда как в этих условиях обычно развиты солоды.

Дезориентирует читателя и утверждение, что лугово-черноземные почвы — синоним солонцеватых почв, описываемых К. П. Горшениным. Характеризуя почвы южно-таежной подзоны, авторы указывают, что дерново-подзолистые почвы отличаются слаббокислой реакцией (рН 6,0—6,5), тогда как слабкислые почвы с таким рН — явление редкое и не типичное. Рассматривая таежную зону, авторы не отметили, что там в пашню широко вовлечены почвы поймы и высоких террас и не остановились на особенностях почв этих территорий.

Из описания лиственничной зоны серых лесных почв очень трудно понять, о какой территории идет речь. В подстрочном примечании (стр. 171) указывается, что это переходная зона, которую «некоторые исследователи рассматривают как северную подзону лесостепи». Но если это северная лесостепь, то состав почвенного покрова ее совершенно не таков, как представляют авторы. Во всяком случае в приречных территориях обязательно развиты черноземы, а водораздельные слагаются из сложных комплексов заболоченных, засоленных, солонцовых почв. Не точен и вывод о том, что пашни в этой зоне располагаются преимущественно на серых лесных почвах.

Приводимые в таблице данные химического состава лугово-черноземных почв (стр. 172) совершенно не типичны. Показано, что в слое 0,5 см содержится 16% гумуса а в слое 5—10 см — 3%. Луговость здесь налицо, а черноземность проблематична.

Нельзя признать доказательным, что солонцы лесостепной зоны только содовые. Фактически по типу засоления они очень разнообразны, в частности, имеется много хлоридно-сульфатных солонцов. Неточно характеризуется использование лугово-солонцеватых почв степной зоны. Авторы отмечают, что в пашню вовлечены слабосолонцеватые почвы, а сильносолонцеватые используются как сенокосы. Фактически же все сильносолонцеватые почвы с перегибным горизонтом А₁ больше 15 см распаханы. Сомнение вызывают горные черноземы Салаирского кряжа. Читатель остается в недоумении от примечания редакции в начале раздела (стр. 158), в котором указывается, что текст первоначально был написан проф. К. П. Горшениным, а потом переработан А. И. Ромашкевич в направлении уточнения номенклатуры почв и генетической трактовки. Но почему-то автор текста главы не значит, что в Сибири, было бы важно знать те принципиальные расхождения в номенклатуре и генетической классификации почв между работниками Почвенного института и проф. К. П. Горшениным, тем более, что работы последнего пользуются широкой известностью.

Более интересным и поучительным является подраздел о земельных ресурсах, особенно приведенные в нем данные о составе почвенного покрова и современном использовании его по зонам (стр. 186—194). Сделанный анализ позволяет наметить пути дальнейшего рационального сельскохозяйственного освоения территории и разработать направления повышения производительности сельского хозяйства в зонально-типологическом аспекте.

Раздел «Растительность» написан крупнейшим ботаником Сибири В. В. Ревердатто с участием А. В. Куминовой и Л. Н. Соболева. После краткой ботанико-географической характеристики и небольшого подраздела по истории развития растительного покрова в нем приведено зональное (для равнины) и поясное (для горных районов) описание растительности. При характеристике лесотундры и лесной зоны приведены данные о площадях отдельных подзон, запасах древесины и продуктивности (по классам бонитета) наиболее распространенных лесных формаций и групп типов леса. Описывая подзону лиственных (осиново-березовых) лесов, В. В. Ревердатто подчеркивает, что леса здесь «первичные» или коренные и эта зона соответствует зонам широколиственных и хвойно-широколиственных лесов европейской части СССР. Растительность лесостепной зоны рассматривается в разделе двух подзон: дернисто-луговой и луговых степей (по Е. М. Лавренко). Хотя автор и пишет о наличии в первой подзоне «займищно-лугово-солончаковой полосы», которую вполне правомерно считать самостоятельной подзоной, он не уделяет ей в описании достаточного внимания. Степная зона, как и предыдущая, разделена по Е. М. Лавренко, на две подзоны: разнотравно-дерновинно-злаковых степей и дерновинно-злаковых степей.

Недостатком описания растительности лесостепной и степной зон является отсутствие сведений о продуктивности естественных степей и лугов, а также о сельскохозяйственной производительности этих территорий, которые являются основным фондом целинных земель. После распахки здесь большей части площади эти подзоны стали основной территорией, где получают значительные количества пшеницы, кукурузы,

* Западная Сибирь. Институт географии АН СССР. М. 1963, отв. ред. Г. Д. Рихтер. 30,5 печ. листов + 4 вкл., тираж 2000 экз.

картофеля, сахарной свеклы, масличных культур и т. д. Как видно из справки, приведенной в другом разделе книги (на стр. 15), здесь производится около 14 млн. т зерна, а также выращиваются многие технические культуры. Этот недостаток менее выражен при характеристике горных лугов и частично восполнен во второй части книги. Но было бы методически правильнее, характеризуя растительные ресурсы, здесь же давать оценку их использования и перспектив восстановления.

Раздел «Болота», написанный профессорами Н. Я. Кацем и М. И. Нейштадтом, благодаря большому распространению в Западной Сибири этого типа растительности вполне закономерно выделен в самостоятельный. Общая предполагаемая площадь торфяных болот здесь оценивается в 40 млн. га с запасом торфа около 90 млрд. т (в воздушно-сухом состоянии). Это составляет почти 60% всех запасов торфа в СССР. Поэтому зональная характеристика болот, составленная одним из старейших болотоведов страны Н. Я. Кацем, представляет большой научный и практический интерес. Не менее важны приводимые М. И. Нейштадтом данные о торфяных ресурсах, степени их изучения, химическом составе торфа и перспективах использования.

В разделе «Животный мир» (авторы раздела проф. А. Н. Формозов и Ю. А. Исаков) приведена краткая характеристика животного населения Западной Сибири в географическом аспекте. Авторам удалось представить целостную картину животного населения этого района. На основе новейших палеонтологических, ареалогических, морфолого-экологических и других данных авторы в схематической форме излагают картину формирования современной фауны Западной Сибири и объясняют ее смешанный характер условиями формирования в послеледниковый период за счет притока элементов, расселяющихся из Европы, Восточной Сибири и Казахстана. Описание промысловых видов животных, населяющих Западно-Сибирскую низменность, позволяет составить представление о животных ресурсах края, их изменении по территории и во времени, причинах, их вызывающих, и о степени использования в народном хозяйстве. Характеристика животного населения и условий существования в разных природных областях дает представление об особенностях расширения наиболее важных и характерных видов животных тундры, лесотундры, лесной, лесостепной, степной зон и горных поясов. В очерках о животном населении разных природных зон мысль о сильном сокращении численности многих видов охотпромысловых животных, особенно водоплавающей птицы, и о необходимости действенной охраны и разработки рациональных приемов использования животных ресурсов.

Подробно охарактеризованы рыбные ресурсы разных районов Западной Сибири, проанализированы материалы по рыбохозяйственному районированию территории, обсуждаются причины, вызвавшие сокращение уловов и намечаются пути их преодоления. В конспективном виде приведены материалы о важнейших вредителях сельского и лесного хозяйства, переносчиках природно-очаговых заболеваний.

Раздел «Животный мир» написан на высоком научном уровне. Авторы широко использовали новейшие литературные сведения и ведомственные материалы. Из недостатков этого раздела следует отметить следующие. Специфика отдельных природных зон охарактеризована схематично. На наш взгляд, недостаточно заострено внимание на проблеме сокращения численности водоплавающих птиц. В настоящее время численность водоплавающих птиц в Западной Сибири и многих других районах страны катастрофически сокращается, требуются срочные меры, вплоть до заключения международных конвенций, по охране птиц на зимовках и рациональному использованию имеющихся запасов. В той же мере это положение относится и ко многим ценным промысловым видам рыб наших внутренних водоемов с той лишь разницей, что здесь решение вопросов, связанных с воспроизводством и использованием ценных пород, целиком зависит от нашей практической деятельности и, в частности, от характера гидротехнического строительства. В описании животного мира тайги авторы много внимания уделяют жизни ондатры, ее промыслу и роли в заготовках. В то же время о лосе, характерном лесном виде, играющем серьезную роль в жизни коренного населения лесных районов, упоминается лишь вскользь. Напротив, при описании охотпромысловой фауны лесостепи об ондатре, акклиматизация которой в этой зоне дала наиболее ощутимый эффект, сказано незаслуженно мало. Нельзя согласиться с мнением авторов, категорически причисляющих медведя к хищникам, подлежащим истреблению (стр. 276). Имеется ряд неточностей и неправильных указаний. Так, на стр. 287 в перечне зимоспящих степных видов не указаны хомяк обыкновенный и степной сурик. На стр. 288 недооценивается промысловое значение алтайского сурка, численность которого в Южном Алтае значительна. Из фразы на стр. 293 «все в Западной Сибири известно 69 видов и подвидов рыб...» не ясно, каким же числом видов представлена ихтиофауна Западной Сибири. В тексте встречаются повторения, например, дважды разъясняется, что такое «соры» (на стр. 278 и 195). Неверно категоричное утверждение авторов, что периодичность массовых размножений водяной полевки (водяной крысы) в лесостепной зоне обусловлена колебаниями уровня воды в водоемах. Непонятно, почему авторы раздела не использовали монографию о водяной крысе и борьбе с ней в Западной Сибири, изданную в Новосибирске в 1959 г.

Оставляют желать лучшего иллюстрации этого раздела. Некоторые фотографии вообще неуместны (рис. 79, 81).

Вторая часть книги — региональная характеристика — написана с уклоном использования почвенных, растительных и животных ресурсов. В начале помещен краткий текст о природном районировании и дана анонимная схема природного районирования (рис. 91 на стр. 316). Несмотря на то, что в ней использованы границы природных зон и подзон, составленные Г. В. Крыловым, об этом ни в тексте, ни на схеме ничего не сказано.

Зоны тундры и лесотундры описаны В. С. Говорухиным. В конце подразделов приведены сжатые сведения о продуктивности и ценности растительного покрова с точки зрения его кормовой базы для животноводства. Меньше внимания уделено здесь потенциальным ресурсам пушиного и другим видам животного сырья.

Характеристика зоны лесов дана В. И. Орловым. В ней приведены сведения о лесных площадях, запасах и о состоянии использования отдельных видов лесных ресурсов — ореха, ягод, грибов, лекарственного технического сырья, а также луговых угодий. Затем даны краткие сведения об отдельных «географических провинциях», довольно мелких и неоднородных по площади. По сути дела эти «провинции» относятся к более низким подразделениям природного районирования (округам, подпровинциям).

В аналогичной последовательности дана характеристика зоны лесостепи и степи, написанная Н. М. Ступиной. Здесь, в отличие от первой части книги, приведены данные об использовании природных ресурсов, хотя нельзя сказать, чтобы они были достаточно полными.

Приводя отмеченные недостатки, мы полагаем, что большинство их можно было избежать при широком обсуждении рукописи.

С учетом сделанных замечаний изданная монография о Западной Сибири явится полезным руководством для многих лиц, работающих в научных учреждениях, плановых организациях, совнархозах, вузах, сельскохозяйственных институтах, университетах и т. д. Она может послужить основой для последующего составления более детальных исследовательских работ, а также руководством для преподавателей средней школы и студентов вузов. Эту книгу прочтет с интересом краевед, любитель природы.

Г. В. Крылов, Н. Д. Градобоев, Б. С. Юдин

КНИГА О РАСТИТЕЛЬНОСТИ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ*

Большинство работ о Курильских островах, вышедших за последнее время, касалось общей природной характеристики или описания флоры этих островов.

Растительный покров Курильских островов в литературе почти не освещен. Д. П. Воробьев одним из первых на основании своих исследований сообщил о нем важные сведения.

В рецензируемой книге четыре раздела. В первом дана краткая физико-географическая характеристика островов, а в следующих трех приведен оригинальный материал с большим количеством фактов, примеров и сравнений.

Во втором разделе рассматривается ботанико-географическое районирование растительности, вертикальная поясность последней и общий состав флоры Курильских островов. Исходя из существующих схем геоботанического районирования СССР автор считает, что растительный покров Курильских островов можно отнести к двум подобластям: Дальневосточной хвойно-широколиственной лесной и Северо-Тихоокеанской луговой (точнее, лугово-лесной). Для первой подобласти Д. П. Воробьев выделяет Южно-Курильский район с 4 подрайонами (Южный Немуро-Кунаширский, Центральный Кунаширо-Итурупский, Северный Итурупо-Урупский и Мало-Курильский), а для второй — два округа (Южно-Камчатский и Средне-Курильский).

В вертикальной поясности растительности автором установлено 6 поясов, но нам представляется, что им пропущен пояс светлохвойных (лиственничных) лесов, который должен лежать между поясом широколиственных и темнохвойных лесов. Правда, лиственничные леса из курильской лиственницы представлены только на о. Итурупе (в центральной его части) и в какой-то степени фрагментарно. Но на Сахалине и Камчатке

* Д. П. Воробьев. Растительность Курильских островов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963, 92 стр. Тираж 800 экз., цена 42 коп.

они играют заметную роль, в данном же случае некоторое пространственное ограничение их обусловлено главным образом геологическими причинами.

Видовой состав флоры Курильских островов к настоящему времени определен в 1171 вид высших растений. В расширении и уточнении его большая заслуга принадлежит Д. П. Воробьеву — детально изучившему в 1946 и 1956 гг. флористический состав почти всех островов. Автор указывает, что более половины видов приходится на восточноазиатские (622 вида 53%), а остальные — циркумполярные (173), евразийские (169), северо-тихоокеанские (121) составляют соответственно 15,2, 14,5, 10,3%. Довольно высок процент эндемичных видов — 34 (2,9%) и заносных, сорных растений — 47 (4%).

Важно отметить, что автор, говоря об особенностях курильской флоры, показал ее тесную связь с флорой Сахалина, Камчатки, Приморья, Северной Японии и даже Северной Америки. Очень интересны сведения автора о широтных границах распространения отдельных видов, что крайне важно для решения ботанико-географических вопросов Северо-Восточной Азии и для правильного понимания истории происхождения и развития флоры и, следовательно, растительного покрова.

Область Курильских островов — своеобразная арена, где и поныне происходят глубокие изменения среды, вызванные активной деятельностью многочисленных действующих вулканов и тесно связанных с ними землетрясений и даже цунами, что отражается на сохранении и развитии животного и растительного мира.

Интересна попытка автора показать встречаемость, обилие и фитоценологическую роль видов флоры, в результате чего выявляется эдификаторная и доминантная роль характерных видов в сложении фитоценозов по каждому острову в отдельности. Такого анализа флоры, насколько нам известно, не проводил еще ни один исследователь растительного покрова стран бассейна Тихого Океана.

Наконец, в последнем разделе автор приводит общую, но достаточно полную характеристику почти всех типов растительного покрова. Несмотря на лаконичность изложения, автору удалось показать весь набор важнейших типов растительного покрова.

Таково общее содержание рассматриваемой книги, значительно обогатившей наши знания об оригинальных особенностях флоры и растительного мира Курильских островов.

В то же время нельзя не пожалеть, что автор не привел в своей работе иллюстраций. Большинство типов растительного покрова Курильских островов почти не имеет аналогов в других районах, а особенности курильской растительности, развивающейся бок о бок с действующими вулканами, заслуживают широкого показа в фотографиях, фильмах, картинах, среди широких слоев населения и особенно молодежи, осваивающей природные богатства этого района.

Досадно, что к работе не приложена обзорная географическая карта Курильских островов.

Наконец, нельзя не высказать упрека Издательству АН СССР (ныне Издательству «Наука»), выпустившему эту интересную книгу в количестве всего 800 экземпляров. Хотя книга подписана к печати недавно — 5 октября 1963 г., сейчас ее уже нет в продаже. Необходимо поставить вопрос о переиздании этой работы с включением в нее фотографий, карт и других материалов.

Н. Е. Кабанов

ХРОНИКА

ТРЕТЬЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЗООГЕОГРАФИИ СУШИ

С 23 по 26 сентября 1963 г. в Ташкенте состоялось Третье Всесоюзное совещание по зоогеографии суши. Организаторами его были Зоологический и Географический институты АН СССР, географический и биолого-почвенный факультеты и Зоологический музей Московского университета, Институт зоологии АН УзССР и Ташкентский университет. Совещание созывалось с целью обсуждения зоогеографических работ, выполненных за последние три года. Основной задачей совещания были обобщение и координация научных исследований в области зоогеографии суши в свете решений XXII съезда КПСС и последующих постановлений партии и правительства о развитии биологической науки. В тематике совещания значительное место занимали вопросы зоогеографии Сибири и Дальнего Востока.

В совещании принимали участие зоологи научно-исследовательских учреждений, высших учебных заведений и производственных организаций почти всех республик СССР, в качестве гостей присутствовали научные работники Чехословакии, Польши, ГДР, Югославии и Индии.

Пленарные заседания были посвящены первостепенным теоретическим вопросам зоогеографии и современному состоянию работ в этой области. На секциях обсуждались оригинальные исследования научного и практического значения: методика общих и региональных исследований, изучение ареала, зоогеографические исследования по вопросам сельского и охотничьего хозяйства, медицины и ветеринарии.

Отмечены положительные результаты деятельности зоогеографов за время между вторым и третьим совещаниями. Успешная разработка теоретических вопросов (структура и история ареала, закономерности распространения видов животных и фаунистических комплексов, принципы районирования) позволила создать научные основы деятельности ряда производственных учреждений медицинского профиля. Более широкий, чем прежде, охват зоогеографическими исследованиями территории нашей страны и экспедиционные работы советских зоологов в Центральной и Южной Азии привели к накоплению материалов для существенных теоретических обобщений общебиологического значения. Достижения региональной зоогеографии позволили применить ее принципы при решении некоторых вопросов охотничьего хозяйства (размещение по стране государственных охотничье-промысловых хозяйств, установление рациональных сроков промысла и др.). Завершение ряда специальных исследований дало возможность составить и опубликовать зоогеографические карты, предназначенные для научных, производственных и учебных целей.

Наряду с достижениями, отмечались и недостатки. Из них самый существенный — отставание зоогеографии от возрастающих темпов развития народного хозяйства страны. Для ликвидации разрыва потребуются дальнейшее расширение и углубление этой отрасли знаний.

Совещание признало необходимым развивать все основные направления современной зоогеографии — фаунистическое, сравнительное, экологическое и историческое, чтобы создать основу для разработки углубленного комплексного подхода к решению сложных зоогеографических проблем. В качестве конкретных первоочередных задач зоогеографов намечены следующие: а) подведение итогов фактическим материалам, характеризующим состояние и размещение ресурсов полезных и вредных животных; б) дальнейшая разработка учения об ареалах, принципов зоогеографического районирования, проблемы вида в географическом аспекте; в) развитие работ по биологической продуктивности природных комплексов; г) изучение процессов изменения животного мира под влиянием деятельности человека с целью изыскания путей управления ими.

Совещание обратило внимание зоологов на необходимость расширения фаунистических исследований: из-за недостатка современных литературных данных и коллекционных материалов по многим регионам нашей страны нет объективных зоогеографических обобщений, что тормозит разработку теоретических проблем зоогеографии.

Совещание рекомендовало разрабатывать и шире применять при зоогеографических исследованиях количественные методы (абсолютные оценки численности, продуктивности и средообразующей деятельности животных) и признало необходимым проведение работ по составлению серий специальных карт и атласов распространения животных, а также монографий по различным регионам Советского Союза.

Участники совещания ознакомились с фаунистическими комплексами и растительными ассоциациями некоторых пустынных ландшафтов Средней Азии, совершив трехдневную автомобильную экскурсию по маршруту: Ташкент — Янги-Ер — Самарканд — Ташкент. Следующее (четвертое) Всесоюзное совещание по зоогеографии суши намечено провести в 1966 г.

К. Т. Юрлов

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

Представляемые в журнал статьи должны излагать новые, еще не опубликованные результаты научных исследований, в конце работы должны содержаться краткие выводы.

Редакция просит авторов при подготовке статей руководствоваться изложенными ниже правилами. Статьи, оформленные без соблюдения этих правил, редколлегией не рассматриваются.

1. На публикацию представляемых в редакцию материалов требуется письменное разрешение руководства организации, на средства которой проводились работы.

2. Размер статей, включая иллюстративный материал и библиографию, не должен превышать 15 стр. машинописи для работ проблемного характера и 10 стр. для научных сообщений, посвященных частным вопросам. Для кратких сообщений максимальный объем установлен 5 стр. машинописи.

3. Статья должна быть напечатана на пишущей машинке, без рукописных вставок и помарок, на одной стороне стандартного листа. Как основной текст, так и подстрочные примечания, подрисовочные подписи, список литературы и т. д. обязательно печатаются через два интервала.

4. Рукописи и иллюстративный материал к ним представляются в двух экземплярах. Рукопись должна быть вычитана и подписана автором. Математические и структурные формулы должны быть тщательно вписаны в оба экземпляра рукописи.

5. Цитируемая в статье литература должна быть оформлена в виде общего списка, который помещается в конце статьи, в порядке цитирования; в тексте ссылка на литературу отмечается порядковой цифрой в квадратных скобках, например [1].

6. Литература должна быть оформлена в следующем порядке: а) литература в списке дается на тех языках, на которых она издана; б) библиографические данные приводятся по титульному листу издания, все элементы библиографического перечня отделяются друг от друга запятыми; в) цифры, обозначающие том, выпуск, издание, страницы, ставятся после сокращенного слова, например, т. III, вып. 8, изд. 2.

Схема перечня библиографических данных

для книг: инициалы и фамилия автора, название книги, место издания, название издательства, год издания;

для журналов: инициалы и фамилия автора, название статьи, название журнала, год, том, выпуск (т. III, вып. 7), номер. В работах по химии в соответствии с порядком, принятым в специализированных химических журналах, допускаются ссылки на работы, опубликованные в журналах, без названия статей.

7. Формулы, латинские, греческие и т. п. выражения следует давать только в случаях необходимости, вписывая их на машинке или от руки (темными чернилами или тушью) четко и ровно, чтобы не было никаких сомнений при чтении каждого знака.

Во избежание недоразумений нужно делать ясное различие между одинаковыми по начертанию заглавными и строчными буквами в формулах, подчеркивая заглавные буквы двумя черточками снизу. Греческие буквы обводятся красным карандашом.

8. Тоновые иллюстрации (фото) должны быть сделаны с хорошего негатива контрастной печатью. Штриховые же должны быть выполнены ровно наложенной тушью на кальке, допускается также плотная белая бумага. На абсциссе и ординате графиков должны быть указаны откладываемые величины и единицы их измерения.

Не рекомендуется рисунки и чертежи загромождать надписями, лучше детали рисунка пронумеровать и дать расшифровку номеров в подрисовочной подписи.

Все иллюстрации к статье должны иметь сквозную нумерацию. Номера эти проставляются простым карандашом на каждом рисунке или чертеже, а также в рукописи на левом поле странички, против соответствующего места в тексте (включать иллюстрации в текст рукописи нельзя). Кроме того, на обороте каждого рисунка ставится название статьи и фамилия автора. В рукопись должна быть вложена опись иллюстраций (в 2 экземплярах) согласно их порядковой нумерации.

9. Авторы должны избегать повторения одних и тех же данных в таблицах, графиках и тексте статей.

10. Корректурa дается авторам лишь для контроля. Стилистическая правка, дополнения и сокращения в корректуре не допускаются. Иногородним авторам корректурa не высылается.

11. После опубликования статьи автор получает 25 оттисков.

Статьи направляются по адресу: Новосибирск, ул. Советская, 20, комн. 401.

Редактор Т. Б. Мелкозерова

Художественный редактор В. Г. Бурыкин

Технический редактор Е. М. Елистратова

Корректоры В. Г. Прохорова, Г. П. Савинова

Подписано к печати 16 сентября 1964 г. МН 00625. Бумага 70×108/16 9,75 печ. л., 13,4 усл. печ. л. + 1 вкл. 14,7 уч.-изд. л. Тираж 1500 экз.

Редакционно-издательский отдел Сибирского отделения Академии наук СССР. Новосибирск. Советская, 20. Заказ № 29. Типография № 1. Новосибирск, Красный проспект, 20. Цена 70 коп.

ПРОВОДИТСЯ ПОДПИСКА

на научный журнал

ИЗВЕСТИЯ**СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

В 1964 г. журнал выходит четырьмя сериями (общественные науки, техническая, химическая, биолого-медицинская), в течение года в каждой серии выйдет три номера объемом по 10 печ. л. Подписка принимается как по сериям, так и на журнал в целом.

В серии общественных наук будут публиковаться статьи по вопросам экономики комплексного развития и размещения народного хозяйства Сибири и Дальнего Востока, рационального использования трудовых ресурсов, региональных особенностей организации труда и применения техники, экономики освоения новых предприятий и т. д., по вопросам истории, археологии и этнографии Сибири и Дальнего Востока; по вопросам филологии, в частности по проблемам языков народов Сибири.

В технической серии будут освещаться итоги научно-теоретических и экспериментальных исследований в области прикладной и теоретической механики, горного дела, энергетики в электротехнике, металлургии, гидрофизики, радиоэлектроники, автоматике и электрометрии и др.

Серия химическая предназначена для публикации работ, выполненных в химических институтах СО АН СССР, по неорганической, органической и физической химии, за исключением областей, обеспечиваемых специальными журналами СО АН СССР «Структурная химия», «Кинетика и катализ».

Серия биолого-медицинская будет освещать результаты новейших исследований по ботанике, лесоведению, зоологии, почвоведению, цитологии и генетике, по вопросам экспериментальной медицины (имеющим общебиологическое значение).

В журнале будут печататься также статьи методического и обзорного характера, критико-библиографические материалы.

Читатель найдет в журнале разностороннюю информацию о жизни научных учреждений Сибири и Дальнего Востока.

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА ЖУРНАЛА

Серия общественных наук (3 номера в год)	— 2 р. 10 к.
Серия техническая	„ „ „
Серия химическая	„ „ „
Серия биолого-медицинская	„ „ „
Цена полного комплекта журнала (12 номеров в год)	— 8 р. 40 к.

Цена отдельного номера 70 коп.

Подписка принимается всеми отделениями Союзпочты и агентствами связи, а также магазинами «Академкнига».

Отдельные номера журнала могут быть высланы наложенным платежом. Заказы направлять в редакцию журнала (Новосибирск, Советская, 20, комн. 401).