

11-16 5/2

ИЗВЕСТИЯ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК  
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1978

№ 10

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
НОВОСИБИРСК

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

## СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957  
Год основания серии 1963

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

№ 10 (300)  
вып. 2

Август  
1978

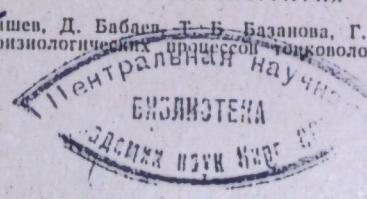
## СОДЕРЖАНИЕ

К. А. Соболевская. Интродукция растений в Сибири за 60 лет Советской власти . . . . .	3
А. И. Бузыкин. Основные итоги исследований лесов Сибири . . . . .	14
В. Б. Ильин. Микроэлементы в почвах Зауральской лесостепи . . . . .	20
Л. С. Шугалей, Г. И. Яшихин. О связи давления почвенной влаги с почвенно-гидрологическими константами . . . . .	29
Р. А. Степень, В. А. Конев, Б. А. Хребтов. Некоторые компоненты летучих фитоорганических продуцентов лесных массивов . . . . .	34
В. Л. Морозов. Структура ассимиляционного аппарата доминантов камчатского крупнотравья	36
В. Л. Морозов. Фотосинтетическая деятельность крупнотравных сообществ на Камчатке	42
М. В. Волгин, В. Д. Жданов. К биологии размножения телецкого сиага . . . . .	49
Т. К. Кальвиш. Действие фитонцидов некоторых растений на мускардиновые грибы . . . . .	54
И. Г. Коломиц, Д. А. Богданова. Фенология короеда-дendроктона на юге Западной Сибири	57
И. Б. Кноп, И. А. Тибатина. Экология лугового мотылька ( <i>Loxostege sticticalis</i> L.) в Западной Сибири . . . . .	62
И. Д. Беляев, Е. Е. Горбунова, О. А. Мамасева, Л. С. Сандахчиев. Микрониэкции экзогенных матричных молекул в ацетабулярно и анализ новосинтезированных продуктов	68
А. И. Сидоров. Псевдосовместимость у озимой ржи ( <i>Secale cereale</i> L.) . . . . .	72
Н. Н. Войтенко, Л. И. Трут, И. К. Попова. Серотонин и 5-оксипиндолуксусная кислота мозга доместицируемых серебристо-черных лисиц в эстральном цикле . . . . .	74
Л. В. Осадчук, П. М. Красн, Л. И. Трут, Л. И. Иванова. Эндокринная функция гонад у самцов серебристо-черных лисиц с различными наследственно детерминированными формами оборонительного поведения . . . . .	79
Н. С. Логвиненко, П. М. Красн. Влияние световых режимов на онтогенез гормональной функции половых желез у серебристо-черных лисиц двух генетически детерминированных типов поведения . . . . .	86
Н. А. Дударева, В. С. Дащекевич. Влияние методов очистки и фрагментации ДНК с различной транскрипционной активностью на характер их денатурации . . . . .	89
В. А. Кратасюк, А. С. Райт, В. К. Райт, Р. И. Салганик. Исследование фосфоролиза высокополимерных РНК водорасторимым и иммобилизованным препаратами полинуклеотидфосфорилазы <i>Escherichia coli</i> . . . . .	93
Т. П. Илекрасова. Партеноспермия и партенокония у пихты сибирской . . . . .	100
В. П. Амельченко. О недоразвитии семянок полыни . . . . .	103
В. А. Соколов, Т. Ю. Иванькина. Изучение некоторых ферментов у пшеницы, пырея и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов при действии низких температур . . . . .	111
Г. И. Гирс, О. И. Зубарева. Изменение активности хлорофиллазы в хвое сосны обыкновенной под действием высоких температур . . . . .	116
В. И. Габеев. Влияние почвенной засухи на рост и состояние культур сосны обыкновенной . . . . .	119
Т. А. Кузнецова. Возрастные изменения активности каталазы эритроцитов крови пороссят . . . . .	124
М. П. Паплова, А. С. Лапик. Экспериментальная оценка эмбриотропной активности 3, 3', 4, 4'-тетрааминодифенилового эфира . . . . .	127
И. И. Дыгало. Влияние преанатального воздействия гидрокортизоном на реактивность взрослых крыс в условиях эмоционального стресса . . . . .	130
И. В. Багинская. Влияние ранней постнатальной стимуляции на формирование реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы у крыс разных линий . . . . .	133
Б. Ф. Белишев, А. Ю. Харитонов. О двух ископаемых стрекозах ( <i>Insecta, Odonata</i> ) с верховий р. Васюган . . . . .	139
И. Л. Клевенская. Метод определения численности в почвах аэробных азотфикссирующих микроорганизмов . . . . .	—

## КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Н. Ф. Альтергот, Д. Агаишев, Д. Бабаев, Т. Б. Базанова, Г. И. Коваленко. Стимуляция и торможение физиологических процессов токсикологического хлопчатника . . . . .

142



## CONTENTS

V. B. Ilyin.	Micronutrients in soils of transural woodea steppe . . . . .
L. S. Shugalei, G. I. Yashichin.	On the correlation of the soil-moisture potential with soil-hydrological constants . . . . .
R. A. Stepen, V. A. Konev, B. A. Khreblov.	Some components of volatile fitoorganic products of forest . . . . .
V. L. Morozov.	The structure of assimilatory apparatus of tall herb dominants in Kamchatka . . . . .
V. L. Morozov.	Photosynthetic activity of tall herb communities in Kamchatka . . . . .
M. V. Volgin, V. D. Zdanov.	To reproductive biology of the sig of lake Telezkoye . . . . .
T. K. Kalvish.	The effect of phytocides of some plants on the growth of muscardine fungi . . . . .
N. G. Kolomiets, D. A. Bogdanova.	Phenology of the european bark beetle in the South of Western Siberia . . . . .
I. B. Knor, I. A. Tibatina.	Ecology of the meadow butterfly ( <i>Loxostege sticticalis</i> L.) in western Siberia . . . . .
N. D. Beluaev, E. E. Gorbunova, O. A. Mamaeva, L. S. Sandakhchiev.	Microinjection of exogenous macromolecules into acetabularia and method of the new-synthesized products assay . . . . .
A. N. Sidorov.	Pseudoincompatibility in winter rye ( <i>S. cecalia</i> L.) . . . . .
S. N. Voitenko, L. N. Trut, N. K. Popova.	Serotonin and 5-oxyindolacetic acid content in the brain of domesticated silver foxes in different phases of estrous cycle . . . . .
L. V. Osadchuk, P. M. Krass, L. N. Trut, L. N. Ivanova.	Gonadal endocrine function in male silver foxes with different hereditary determined forms of defensive behavior . . . . .
N. S. Logvinenko, P. M. Krass.	Light regimens effects on the ontogenesis of the gonad hormone function in silver foxes of two genetically determined types of the behavior . . . . .
N. A. Dudareva, V. S. Dashkevich.	The influence of purification and fragmentation of DNA fractions different in transcriptional activity on its renaturation properties . . . . .
V. A. Krataslyk, A. S. Rytie, V. C. Rytie, R. I. Salganik.	Investigation of phosphorolysis of high polymer RNA by free and immobilized polynucleotide phosphorylase from <i>Escherichia coli</i> . . . . .
T. P. Nekrasova.	Parthenospermy and parthenocarpy in siberian fir . . . . .
V. P. Amelchenko.	On the underdevelopment of the achenes of wormwoods in connection with taxonomy . . . . .
V. A. Sokolov, T. U. Ivan'kina.	Study on the activity of some enzymes in wheat, agropyrons and wheat agropyrons incomplete amphidiploids under the effect of low temperature . . . . .
G. I. Girs, O. N. Zubareva.	Chlorophyllase change activity in pine's needle by effect of high temperature . . . . .
V. N. Gabayev.	Influence of the soil drought on the growth and state of usual pine cultures . . . . .
T. A. Kuznetsova.	Age changes in catalase kinetic activity of blood erythrocytes in sucking-pigs . . . . .
M. P. Pavlova, A. S. Lapic.	Experimental estimation of embryotrophic activity of 3,3',4,4'-tetraaminodiphenyl ether . . . . .
N. N. Digalo.	Influence of the prenatal hydrocortisone treatment on the reactivity of the adult rats under the conditions of the emotional stress . . . . .
N. Y. Baginskaya.	Interrelationship of infantile stimulation and the genotype in determination of adrenal reactivity in rats . . . . .
B. F. Belyshev, A. Yu. Haritonov.	On two fossil dragonflies ( <i>Insecta, Odonata</i> ) from upper reaches of the Vasyugan . . . . .
I. L. Klevenskaya.	Determination of number of soil aerobic nitrogen-fixing microorganisms . . . . .

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 10, вып. 2

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1978

УДК 581.522.4.(571.6)

К. А. СОБОЛЕВСКАЯ

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В СИБИРИ  
ЗА 60 ЛЕТ СОВЕТСКОЙ ВЛАСТИ

XXV съезд Коммунистической партии Советского Союза принял программу долгосрочного природопользования, включающую освоение, сохранение и воспроизводство растительных ресурсов. Одним из наиболее эффективных средств воспроизводства природных ресурсов является интродукция растений природной флоры.

Совет ботанических садов СССР следующим образом определил содержание термина «интродукция растений», долгое время являющееся дискуссионным: «Интродукция растений — это стремленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественно-историческом районе растений (родов, видов, подвидов, сортов и форм), ранее в нем не произрастающих, или перенос их в культуру из местной флоры»\*. Такое определение полностью отражает масштабы и глубину деятельности человека в области познания растительного мира.

История интродукции растений в Сибири тесно связана с развитием производительных сил этого края, с плановым преобразованием народного хозяйства, со становлением социалистической Сибири.

Поистине знаменательным событием молодой Советской республики и ее восточной окраины явилось проведение в 1926 г. в Новосибирске Первого сибирского краевого научно-исследовательского съезда. Ученые, выступавшие на этом съезде, четко определили роль науки в области изучения и мобилизации природных богатств Сибири — ее недр, растительного и животного мира, развития сельского и лесного хозяйства. В своих докладах П. Н. Крылов, Б. К. Шишkin, В. В. Ревердатто, К. Е. Мурашкинский, Н. Н. Лавров, А. Н. Иваницкий, Н. Ф. Штанин не только поднимали теоретические вопросы изучения флоры Сибири, но и говорили о необходимости мобилизации, освоения лекарственных, кормовых, плодовых и ягодных растений [1]. Н. Ф. Штанин в докладе о развитии сибирского плодоводства и интродукции декоративных деревьев и кустарников от первых любительских посадок и до научно обоснованной интродукционной работы таких известных ученых, как Н. Ф. Кащенко, Н. А. Иваницкий, В. М. Крутовский и другие, сказал: «Глухая Сибирь, место бывшей ссылки, страна слез, все же видела у себя культурных людей, заброшенных злой судьбой на радость и славу их новой родины. Эти культурные люди всегда несли с собой и стремление украсить свой дом, печальное место изгнания, ягодными кустами, плодовым деревом» [1, с. 204].

Целенаправленный отбор интродуцентов в Сибири в дореволюционное время был тесно связан с освоением этого богатейшего края. Начиная с опытов частных лиц, в числе которых были и декабристы, по выявлению растений, главным образом плодовых, ягодных, декоративных и особенно лекарственных, в различных местах Сибири начали

создаваться сады типа аптекарских огородов. Так, развитие интродукционного дела на Алтае в конце XVIII века было связано с именем геолога и ботаника П. И. Шангина и его брата врача С. И. Шангина. В Барнауле при госпитале они создали ботанический сад. Уже в начале XIX столетия при госпиталях Барнаульского, Павловского и Змеиногорского рудников были созданы сады декоративного значения. Большая роль в развитии интродукции растений принадлежит С. И. Гуляеву, который не только широко сам изучал богатую сибирскую флору и имел связь с Санкт-Петербургским ботаническим садом, но через своих корреспондентов Н. М. Марьянова в Минусинске, И. Я. Славцова в Омске и др. получал в Барнаул богатый материал для интродукции.

К концу XIX столетия интродукционная работа в Сибири получила значительный размах. Этот успех был связан, в частности, с деятельностью П. С. Комиссарова и В. М. Крутовского. П. С. Комиссаров создал близ Омска большой дендрологический сад, в котором было представлено до ста видов деревьев и кустарников, В. М. Крутовский провел в Красноярске опыт интродукции дальневосточных (орешника, шиповника, жимолости и других) в европейских (вяза, клена, сирени) видах. Подобную работу проводили И. А. Иваницкий в Томске, М. Г. Никифоров в Минусинске [2, 3].

Выдающуюся роль в становлении интродукции растений в Сибири в дореволюционное время сыграл основатель Гербария и ботанического сада Томского университета проф. Порфирий Никитич Крылов. Сразу по приезде из Казани в середине 80-х годов прошлого столетия П. Н. Крылов принимается за планомерное, скрупулезное исследование флоры Алтая, а затем и всей Западной Сибири. Уже осенью 1885 года П. Н. Крылов на площади 6 га закладывает дендрологический парк — «Университетская роща». В 1889 г. в организованном им ботаническом саду создается арборетум с размещением в нем видов деревьев и кустарников по системе Энглера. Ранее для выращивания посадочного материала создаются питомник и школа, начинается проведение систематических фенологических наблюдений. К 1919 г. в арборетуме представлено было уже 90 видов деревьев и кустарников [4].

Глубоко понимая значение использования в народном хозяйстве полезных растений Сибири и обогащение ее флоры новыми видами растений, П. Н. Крылов создает в ботаническом саду интродукционный питомник лекарственных, а затем и эфирномасличных растений. Л. А. Уткин, Л. П. Сергиевская, Б. К. Шишkin и В. В. Ревердатто, ученики и ближайшие соратники П. Н. Крылова, продолжили и значительно развили начатое им дело по изучению и освоению растительных ресурсов Сибири.

После Великой Октябрьской социалистической революции начинается плановое изучение и использование природных ресурсов, построенное на глубоко научной основе. Один за другим на востоке страны создаются штабы науки — филиалы Академии наук СССР, высшие учебные заведения, опытные станции. В плановом освоении и обогащении природных растительных богатств Сибири интродукция играет одну из ведущих ролей. Ее развитию способствовали организация опытных станций и укрепление существовавших на Алтае, в Томске, Новосибирске, Красноярске, Минусинске. Но решающим явилось создание специальных интродукционных центров — ботанических садов в системе филиалов АН СССР и при учебных заведениях. В 1927 г. создается ботанический сад при Омском сельскохозяйственном институте. В 1935 г. начала работать опытная станция в Барнауле, выросшая затем в крупнейший в Сибири институт садоводства им. М. А. Лисавенко. В 1939 г. организован ботанический сад при Иркутском университете, а в 1946 г. при Западно-Сибирском филиале АН СССР создается Центральный сибирский ботанический сад. При Якутском филиале АН СССР, в Якут-

ске, на базе Чучур-Муранской опытной станции в 1962 г. организуется самый северный Якутский ботанический сад. В Новосибирске в 1952 г. создается учебный сад при сельскохозяйственном институте, в 1959 г. в составе плодово-ягодной станции — дендрологический сад. Самым молодым в Сибири является коллекционный дендрологический участок — Погорельский стационар Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, созданный в 1966 г. в 40 км от Красноярска. В настоящее время в Сибирском отделении ВАСХНИЛ начата мобилизация живого материала для дендрария, а в будущем, надо думать, здесь будет еще один интродукционный центр. Все эти интродукционные центры Сибири объединяются региональным Советом ботанических садов Сибири и Дальнего Востока, который входит в Совет ботанических садов СССР, учрежденный АН СССР в 1953 г. [5] в качестве постоянно действующей комиссии.

В настоящей статье мы не ставим задачу показать работу ботанических садов в области интродукции и акклиматизации культурных растений. Укажем лишь, что часть садов Сибири возникла на базе опытных станций или участков плодовых и других культурных растений.

Н. Ф. Кащенко, М. А. Лисавенко, И. М. Леонов, А. Д. Тяжельников, М. Н. Саламатов, Н. Н. Тихонов, В. Н. Васильева, А. А. Христо, Л. Л. Еременко, Л. П. Тропина, Д. А. Андрейченко и многие другие сибирские ученые создали богатейшие коллекции плодовых, ягодных, овощных и других растений, значительная часть которых экспонировалась на ВДНХ и других выставках.

В первые годы деятельность всех интродукционных центров Сибири была направлена на мобилизацию живых коллекций растений и разработку методов исследований. Исходные коллекции — это золотой фонд, обладающий значительным потенциалом интродукционных возможностей и являющийся объектом научных исследований ботанических садов. Сейчас общая численность коллекций во всех ботанических садах и дендропарках Сибири значительна и представлена большим

Живые коллекции интродукционных центров Сибири (на 1976 г.)

Ботанический сад, дендрарий, станция	Год создания	Общая численность коллекций	В том числе		
			видов	экотипов	сортов и форм
Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР, Новосибирск	1946	7468	2588	1200	3680
Ботанический сад Якутского филиала СО АН СССР	1962	2586	1594	—	992
Сибирский ботанический сад Томского госуниверситета	1885	4203	3187	65	951
Ботанический сад Иркутского госуниверситета	1939	1516	1324	—	192
Ботанический сад Омского сельскохозяйственного института *	1927	500	500	—	220
Дендрологический сад Новосибирского сельхозинститута	1952	543	160	—	383
Науч.-исслед. ин-т садоводства Сибири им. М. А. Лисавенко, Барнаул	1935	3630	1493	—	2137
Дендрологический сад Новосибирской плодово-ягодной станции им. И. В. Мичурина	1959	1150	706	—	444
Бурятская плодово-ягодная опытная станция им. И. В. Мичурина	1949	1361	270	106	985
Дендрологический участок Института леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, Красноярск (Погорельский стационар)	1966	282	282	—	—

\* Омский ботанический сад располагал значительно большим числом коллекций, а именно около 2000 видов и сортов. Резкое сокращение коллекций связано с переносом сада на новую территорию.

числом видов, сортов и форм растений (см. таблицу). Естественно в различных садах некоторые виды растений повторяются, но если учесть географию ботанических садов Сибири от Якутска до Барнаула и от Омска до Улан-Удэ, то можно представить себе диапазон экологической пластичности интродуцентов и все разнообразие природно-климатических факторов, в которых проводится интродукционный эксперимент. Необходимо учесть и то, что этот генофонд растений представлен как аборигенными сибирскими видами, так и видами, интродуцированными из районов Дальнего Востока, европейской части СССР, Средней Азии, Северной Америки, Канады, Европы, Китая, Кореи, Японии и других стран. Подбор материала осуществляется не стихийно, а осознанно, целенаправленно. В основе подбора исходного материала лежит или полезный признак вида с целью его практического использования (кормовые, лекарственные достоинства растений, декоративные особенности и т. д.), или мобилизация редких и исчезающих видов с целью их сохранения, или, наконец, прогнозированный поиск в филогенетически близких видах, отличающихся содержанием родственных групп соединений.

В проблемной записке Совета ботанических садов СССР так определялись задачи исследовательской работы по интродукции и акклиматизации растений: «Главное направление развития интродукции и акклиматизации растений лежит в плоскости познания закономерностей формо- и видеообразования, изменчивости и наследственности, физиологии, биофизики и биохимии интродуцируемых и акклиматизируемых растений как в онтогенетическом, так и в филогенетическом аспекте. Вся сумма научной информации необходима для оценки практической значимости интродуцентов... для разработки проблемы сохранения генетического фонда растений и вместе с тем для прогноза исхода самого интродукционного процесса, в целях создания научной основы первичного прогнозированного поиска»\*.

Исследовательская работа ботанических садов региона за истекшие 60 лет претерпела значительные качественные изменения.

Интродукция растений природной флоры в Сибири развивалась на основе учения Н. И. Вавилова о подборе исходного материала, в основе которого лежит метод дифференциального ботанико-географического изучения растений [6]. Ботанические сады региона широко использовали капитальные исследования В. Л. Комарова [7], Е. В. Вульфа [8, 9], М. Г. Попова [10], А. И. Толмачева [11], известные методы Ф. Н. Русанова [12, 13], М. В. Культиасова [14], А. М. Кормилицина [15, 16] и общетеоретические положения Н. В. Цицина [17], П. И. Лапина [18, 19], С. Я. Соколова [20]. Сибирские ученые З. И. Лучник, А. В. Скворцова, И. Ю. Коропачинский, К. А. Соболевская разрабатывали вопросы теории интродукции растений, в основу которых были положены или многолетние наблюдения за зимними повреждениями растений [3], или филогенетический [21, 22] и ботанико-географический принципы [23] подбора и анализа исходных коллекций, представленных в ботанических садах.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР, являющегося садом регионального значения, эти направления прочно вошли в цикл исследовательских работ уже в начале пятидесятых годов. В этих работах ставится цель — раскрыть сущность и диапазон адаптационных возможностей растительного организма в новых для него условиях, что дает основание для прогнозирования исхода всего процесса интродукции. Уделяется особое внимание экспериментальному изучению интродуцентов и с этой целью создаются лаборатории физиологии, биохимии, микробиологии. В лаборатории биохимии за истекшие

годы исследовано значительное число видов сибирской флоры, выявлено содержание в них физиологически ценных соединений в динамике в природе и в культуре. В лаборатории микробиологии выясняется сущность взаимоотношений высшего растения с микроорганизмами в процессе интродукции. Под руководством В. Ф. Альтергота проведен большой цикл исследований по физиологии устойчивости растений при акклиматизации в новых условиях среды. Сравнительное изучение физиологии растений в годичном цикле доказало, что морфофизиологическая периодичность является наследственно закрепленным свойством, сформировавшимся в условиях климатических ритмов родины и, как правило, в новых условиях сохраняется. Были исследованы механизмы адаптации растений при интродукции. Уделено особое внимание методам поверхностного воздействия на растения, что получило значительный выход в практику. Позднее подобные исследования проведены также в Якутском и Томском ботанических садах, Сибирском институте садоводства и в других интродукционных учреждениях Сибири [24].

Древесные и травянистые растения наряду с некоторыми общими чертами имеют свои специфические методы интродукции как исторически сложившиеся биоморфы растительного мира. Поэтому в ботанических садах исследования дендрофлоры и флоры травянистых растений ведут специалисты, занимающиеся той или иной группой растений.

Дендрофлора Сибири в связи с интродукцией сейчас уже достаточно хорошо изучена. Интересной является капитальная работа И. Ю. Коропачинского, посвященная обзору дендрофлоры Алтайско-Саянской горной области [23]. Используя собственные материалы и данные других ботаников, автор дает описание 268 видов деревьев и кустарников, относящихся к 90 родам и входящих в 32 семейства. Для всех видов приведены точечные ареалы, сведения по экологии, особенностям размещения в горах, биологии, дополнительные сведения к систематике критических видов, наконец, в монографии освещены основные пути формирования дендрофлоры горных районов южной Сибири. Для интродукции на равнину или в предгорья представителей дендрофлоры Алтая, Саян, Салайра, Кузнецкого Алатау и Тувы монография И. Ю. Коропачинского содержит исчерпывающие сведения.

Еще ранее И. Ю. Коропачинским и А. В. Скворцовой дан обзор дендрофлоры Тувинской АССР [25], выявлены и описаны 145 видов деревьев и кустарников из 57 родов, входящих в 24 семейства.

В Новосибирске ботаническим садом создано два дендрария — на городской территории и на новой территории ботанического сада в Академгородке. В настоящее время дендрологическая коллекция здесь представлена 579 видами.

Значительные работы по интродукции древесных растений в Алтайском крае с 1937 г. проводятся одним из крупнейших дендрологов страны З. И. Лучник. Итоги неустанный, целеустремленной работы автора изложены в ее капитальной монографии [3]. С 1950 г. работа проводится в Барнауле. Здесь создан дендрарий, в коллекции которого сосредоточено 950 видов и межвидовых гибридов, относящихся к 149 родам и 51 семейству, 543 разновидности, формы и сорта, всего 1493 наименования. Особое внимание при изучении поведения растений из различных ботанико-географических районов СССР и зарубежных стран уделяется зимостойкости и засухоустойчивости растений, энергии роста, детальному исследованию типов зимних повреждений и их связи с погодными условиями. Здесь проводится селекционная работа с отборными формами дуба черешчатого, дуба монгольского, клена остролистного и ели сибирской.

Результаты интродукции древесных растений в лесостепной зоне Сибири и в предгорьях Алтая, полученные ЦСБС СО АН СССР и Институтом садоводства им. М. А. Лисавенко, имеют не только местное

\*СБС СССР. Проблемная записка. М., 1977.

значение. Интересны подобные же исследования Якутского и Томского ботанических садов, проводимые в специфических природных условиях.

В Якутии интродуценты попадают в крайне суровые условия: растения подвергаются перегреву и повышенной солнечной инсоляции летом, переохлаждению в зимнее время. Кроме того, они попадают в условия многолетней (вечной) мерзлоты и повышенного содержания солей в почве. Якутским ботаническим садом во главе с З. Е. Кротовой получены многолетние данные о сдвигах ритмов развития и фенологических фаз древесных растений. Как установлено интродукторами, в условиях Якутии совпадение феноритмов с местными условиями наблюдается у растений из северных, северо-восточных, высокогорных и среднеазиатских районов страны. Прохождение растениями фенофаз можно в какой-то мере регулировать агротехническими мероприятиями. Ботаническим садом в г. Якутске и в других городах Центральной Якутии в опыте интродукции исследовано более 500 видов и разновидностей растений местной и инорайонной флоры [26].

Обширные исследования по интродукции древесных растений проведены Сибирским ботаническим садом Томского университета. Значительно, что опыт интродукции здесь имеет весьма продолжительный период, а именно с первых посадок, произведенных еще в 1885 г. П. Н. Крыловым. В настоящее время эта работа возглавляется В. А. Морякиной. Коллекция интродуцентов дендрофлоры определяется 402 видами, 46 декоративными формами и 12 сортами деревьев и кустарников. Эколого-биологическое изучение интродуцентов, их географический анализ привел к следующему теоретическому обобщению: при интродукции инорайонных видов в лесную зону Западной Сибири «самыми зимостойкими видами, биологически устойчивыми в онтогенезе и в последующих поколениях, являются растения мезофильной природы равнинно-лесной (древесные растения) или переходной горно-равнинно-лесной (кустарники) группы ареалов» [27, с. 14—15].

Логическое завершение исследования дендрофлоры в целях интродукции, как правило, находят в зеленом строительстве. Поэтому они и выполняются в комплексе с работами по интродукции травянистых декоративных растений. Показательным в этом отношении является составленный в ЦСБС под руководством Т. Н. Кормачевой генеральный план озеленения Академгородка в Новосибирске. В эту работу вложен значительный труд цветоводов Л. П. Зубкус, Е. Я. Мирошниченко, Е. Л. Кузьминой-Медовой, Л. И. Пятицкой, А. М. Агаповой и др. В настоящее время во главе с И. В. Тараном ведется цикл работ, целью которого является выяснение долговечности парковых насаждений в условиях повышенной рекреационной нагрузки [28]. Многие годы специалисты ЦСБС посвятили разработке научных основ озеленения г. Новосибирска [29] и городов Кузбасса [30]. Наряду с культурными сортами цветочных растений в ассортимент озеленения вовлекаются и декоративные растения природной флоры [31]. Особенно большое внимание этой сложной группе декоративных растений уделяли З. И. Лучник [32] и И. В. Верещагина [33], а в последние годы значительные исследования по выявлению аномиктических форм растений для создания газонов провела Е. Я. Мирошниченко [34].

Значительный вклад в зеленое строительство городов Сибири сделан и другими интродукционными центрами в соответствующих природно-климатических условиях. При этом учитывались весь накопленный опыт и деление Сибири на озеленительные районы [35]. На основании теории и практики зеленого строительства в Средней Сибири [36] разработаны рекомендации по озеленению городов и рабочих поселков данного региона. Институтом садоводства им. М. А. Лисавенко создан ассортимент древесно-кустарниковых растений (в количестве 200 видов и форм) для Алтайского края. В специально созданных пи-

томниках выращивается ежегодно 60—80 тыс. саженцев. Значительная работа проводится на Бурятской плодово-ягодной опытной станции им. И. В. Мичурина, где З. Г. Шунковой собраны коллекции дендрофлоры и цветочно-декоративных культурных сортов и представителей природной флоры Забайкалья [37]. Сибирским ботаническим садом передано для озеленения Томской и отчасти Кемеровской областей 260 видов и форм деревьев и кустарников. Б. Ф. Сухих [38] подведены итоги мобилизации представителей дендрофлоры для комплексного озеленения Омска, Г. В. Балаболиной [39] — для Иркутска. Ботанические сады и опытные станции не ограничиваются передачей посадочного материала. В результате многолетнего изучения феноритмов, биоэкологии, физиологии устойчивости и других особенностей интродуцентов определяется ассортимент для создания долговечных высокохудожественных композиций декоративных растений применительно к различным природно-климатическим зонам Сибири.

Травянистые растения природной флоры Сибири благодаря чрезвычайному разнообразию условий произрастания представляют собой буквально неисчерпаемый потенциальный фонд исходного материала для интродукции. Эти растения, как ботанические виды, сформировавшиеся в суровых, нередко экстремальных условиях среды, являются источником биологически активных и других ценных веществ. Экотипы этих видов и их популяции все более становятся предметом изучения с целью интродукции.

Видовой состав флоры Сибири известен благодаря капитальным трудам П. Н. Крылова, М. Н. Караваева, М. Г. Попова [40—43]. В последние годы важнейшей задачей являлась инвентаризация полезных растений, без чего нельзя было приступить к интродукции наиболее ценных видов. Используя материалы В. И. Верещагина, Л. А. Уткина [44], Н. А. Плотникова, В. С. Алгазина [45] и других по изучению полезных растений, В. И. Верещагин, К. А. Соболевская и А. И. Якубова составили первую сводку «Полезные растения Западной Сибири», включающую более тысячи видов растений по группам их хозяйственного использования [46]. Значительно позже, уже имея богатый материал по поведению интродуцируемых растений в ботаническом саду и располагая показателями их биохимической изменчивости, коллективом ученых ЦСБС публикуется вторая монография [47]. В монографии использован обширный материал по изысканию лекарственных растений Сибири, полученный в годы Великой Отечественной войны Н. В. Вершинным, В. В. Ревердатто и Д. Д. Яблоковым [48], а также указания А. А. Федорова, Л. И. Малышева, А. В. Кушиновой, И. М. Красноборова и др. о полезных свойствах представителей природной флоры Центрального и Восточного Саяна и Тувы, Алтая и Западного Саяна [49—53]. Сейчас благодаря работам В. Г. Миниевой, А. В. Положий, Г. В. Крылова, В. В. Телятьева и многих других ботаников наиболее изученным является видовой состав лекарственных растений [54—57]. Но все ботанические сады проделали уже значительную работу и по интродукции кормовых, эфиромасличных, пищевых [58—61] и других растений природной флоры.

Интродукция растений, являющаяся одной из дисциплин объединяемых ботаническим ресурсоведением, в настоящее время призвана решать важную задачу воспроизводства полезных растений. Встал вопрос об определении стратегии поиска исходного материала, поиска прогнозированного, который бы сокращал во времени интродукционный процесс и позволял бы исследовать сразу ряд видов, филогенетически связанных между собой и характеризующихся сходной суммой признаков. Естественно, методом поиска был избран метод родовых комплексов Ф. Н. Русанова [12]. Эколого-исторический и флогогенетический методы, получившие дальнейшее развитие в трудах М. В. Культиасова [14],

А. М. Кормилицина [15, 16], К. А. Соболевской [21, 22], позволяют правильно интерпретировать полученный результат, вскрывать эколого-генетическую природу вида и прогнозировать исход окультуривания дикого растения.

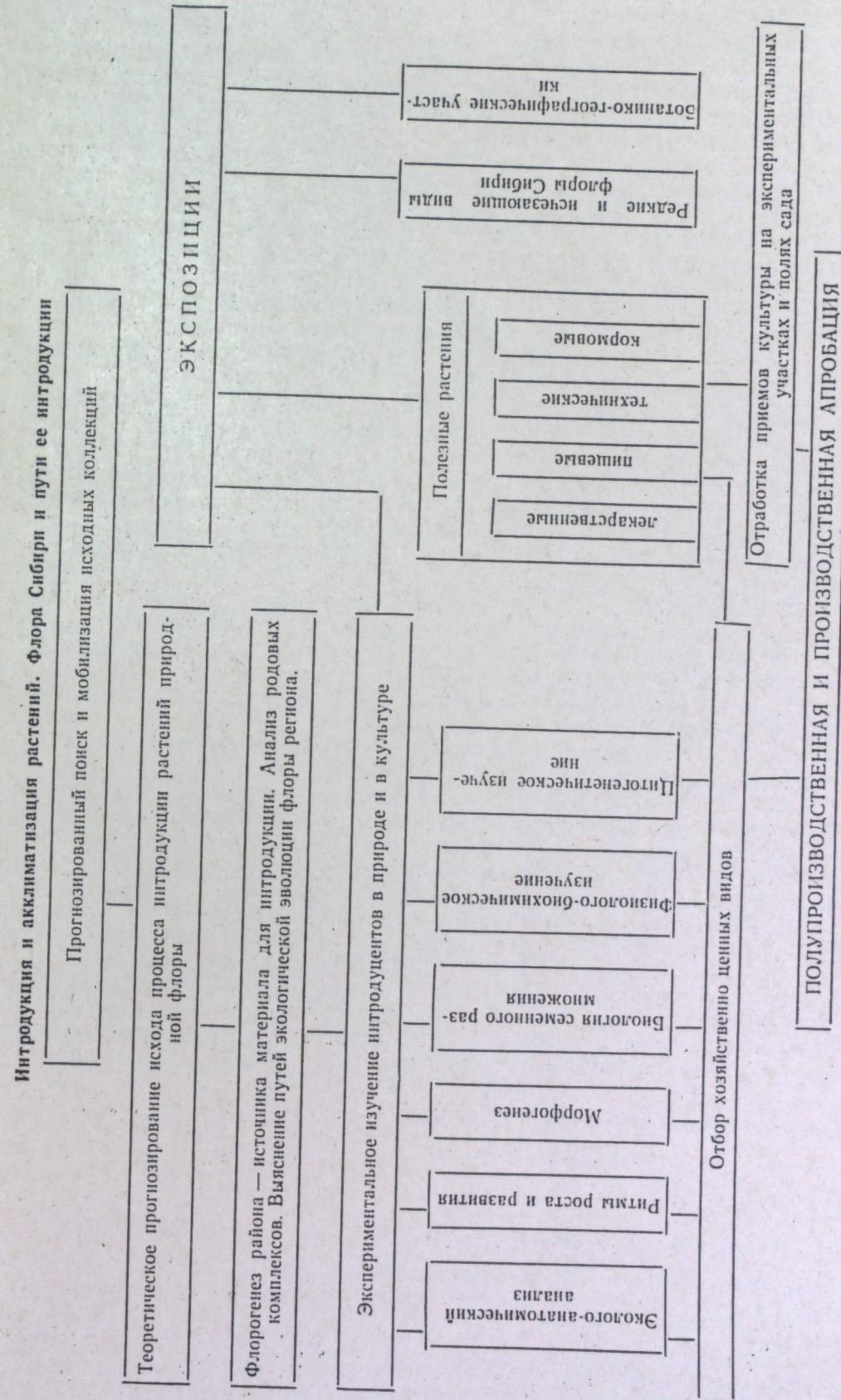
В лаборатории растительных ресурсов и интродукции растений природной флоры Центрального сибирского ботанического сада эти методы разрабатывались на сибирском материале, представляющем собой сложную флористическую мозаику. Биоморфология интродуцируемых видов, приверженность к конкретным экологическим нишам, наконец, их география являются выражением специфики исторического развития видов, их эволюции. Именно эти черты чаще всего определяют характер реакции вида на условия культуры. Поэтому на протяжении многих лет в лаборатории отрабатывалась система мобилизации и изучения интродукционного материала, позволяющая предвидеть исход окультуривания дикого вида растений. Эта система складывалась из выяснения основных тенденций эволюции климата, геологической истории и флогогенеза региона исследования и экспериментального изучения интродуцируемых видов (анатомии листового аппарата, биоморфологии, особенностей семенного размножения и т. д.).

К настоящему времени в ботанических садах Сибири уже накоплен коллекционный материал по многим родам ценнейших растений. Так, в Омском ботаническом саду изучаются рода семейства *Crassulaceae* — толстянковых и виды солодки, в ботаническом саду Томского государственного университета — *Paeonia*, *Rhodiola* и др., в ЦСБС — более 15 родов, среди которых *Bupleurum*, *Peucedanum*, *Libanotis*, *Ribes*, *Salix*, *Gentiana* и многие другие. Важнейшей особенностью этих исследований является биохимическая оценка растений как источника лекарственного сырья и кормового белка. Но во всех случаях, параллельно — в природе и в культуре, исследуются биоморфология интродуцентов: морфогенез, ритмы роста и развития, семенное и вегетативное возобновление растений, как показатели адаптации их в условиях среды в процессе эволюции. Сейчас опубликован значительный материал, полученный в ботанических садах, в том числе монографии Р. М. Малышевой [59] по пионам, Р. Я. Пленник [60] по бобовым, Е. В. Тюриной, И. Н. Гуськовой, А. Г. Валуцкой [61] по зонтичным.

В последние годы в ботанических садах идет большая работа над совершенствованием методов исследования глубоко гетерогенного материала, над отработкой этапов интродукционного процесса и внедрения в производство законченных работ. Ботанические сады Сибири на основе изучения природной флоры своего региона теоретически доказали возможность создания местной сырьевой базы для легкой и пищевой промышленности, получения высокоактивного лекарственного сырья и высокобелковых кормовых трав для сельского хозяйства. Флора Сибири изобилует декоративными растениями. Генофонд флоры Сибири является богатейшим источником исходных форм для селекции.

Законченные работы ботанических садов и опытных станций широко внедряются в народное хозяйство Сибири. Это высокоактивные препараты для медицины и интродуцированные лекарственные растения природной флоры, научно обоснованные рекомендации по использованию сибирских растений как источников сырья для пищевой, фармацевтической, дубильно-экстрактной промышленности. Значительное число высокобелковых видов сибирской флоры, изученных в садах, передано для селекционной доработки. Огромная работа проведена сибирскими учеными по созданию устойчивого ассортимента декоративных растений.

На схеме представлен интродукционный процесс применительно к травянистым растениям, где природа — наука — производство являются взаимосвязанными между собой как звенья единой системы. Сейчас



углубление исследований в ботанических садах идет в сторону разработки эколого-эволюционных аспектов мобилизации природных ресурсов на основе выявления филогенетических связей составляющих их видов, познания механизмов биосинтеза ценных соединений и хемотаксономии полезных растений, механизмов физиологии адаптации, цитогенетического исследования интродуцентов. Обширная информация подвергается статистической обработке.

Ботанические сады в своей работе тесно связаны со многими научно-исследовательскими и производственными учреждениями нашей страны. На территориях ботанических садов живые коллекции растений представляются в экспозициях, отражающих «почерк», специфику деятельности каждого сада и общие задачи всех ботанических садов — научные исследования и пропаганду ботанических знаний. Во многих садах созданы семенотеки, а в некоторых формируются гербарии. Расширению интродукционного эксперимента способствуют обширные связи, в частности, обмен семенами через делектусы со всеми садами СССР и садами многих стран мира.

Агропромышленная интеграция Сибири и вызванное ею всевозрастающее воздействие антропогенного фактора на природную флору внесло в деятельность ботанических садов региона новый, природоохраненный аспект. Оптимизация процесса воздействия человека на природу с целью долгосрочного и эффективного ее пользования и роль ботанических садов в этом процессе были широко обсуждены на сессии Международной ассоциации ботанических садов, состоявшейся в Москве в 1975 г. [62].

В соответствии с решением сессии ботанические сады региона последние годы занимались выявлением редких и исчезающих видов природной флоры, созданием экспозиций этих видов и углубленной работой по введению в культуру растений, которым грозит исчезновение или истребление [63, 64]. В ботанических садах Омска, Томска, в ЦСБС культивируются виды, находящиеся в наиболее критическом состоянии, в частности родиола розовая, виды пиона, каньдик сибирский, купальница азиатская, маралий корень и другие.

На сессии Международной ассоциации ботанических садов, на XII Международном ботаническом конгрессе и на Всесоюзном семинаре по обмену опытом по охране редких видов при ВДНХ ученые ботанических садов Сибири доложили о своих, пока еще скромных, результатах в этом аспекте работы и о планах на будущее.

На специальной сессии регионального совета ботанических садов Сибири и Дальнего Востока в июле 1976 г., посвященной обсуждению задач ботанических садов в свете решений XXV съезда КПСС, было отмечено, что усилия всех учреждений Сибири, работающих в области интродукции растений, должны быть направлены на раскрытие потенциальных ресурсов природной флоры, ее обогащение и воспроизводство в интересах дальнейшего развития народного хозяйства этого края.

Центральный сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
25/X 1977

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Первый сибирский научно-исследовательский съезд. 1927. Новосибирск. 318 с.
2. Крылов Г. В., Салатова Н. Г. 1969. История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, «Наука». 274 с.
3. Лучник З. И. 1970. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М., «Колос». 656 с.
4. Морякина В. А. 1970. История и основные этапы интродукции древесных растений в Томске. — «Бюлл. Сиб. бот. сада», вып. 7. Томск, с. 3—18.
5. Цицин Н. В. 1974. Ботанические сады СССР. М., «Наука». 191 с.
6. Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Л., 248 с.
7. Комаров В. Л. 1909. Введение к флорам Китая и Монголии. Критический обзор видов рода *Caragana Lam.* — Тр. Сиб. бот. сада, XXIX, вып. II, с. 179—388.
8. Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую географию растений. М.—Л., Сельхозгиз, 412 с.
9. Вульф Е. В. 1941. Понятие о реликте в ботанической географии. Матер по ист. флоры и растит. СССР, вып. I. М., Изд-во АН СССР, с. 28—60.
10. Попов М. Г. 1963. Основы флорогенетики. М.—Л., Изд-во АН СССР. 135 с.
11. Толмачев А. Н. 1974. Введение в географию растений. Л., Изд-во ЛГУ, 244 с.
12. Русанов Ф. Н. 1950. Новые методы интродукции растений. — Бюлл. ГБС, вып. 7. М.—Л., с. 27—36.
13. Русанов Ф. Н. 1967. Академические ботанические сады, их проблемы, задачи и взаимоотношения с ботаническими институтами. — Бюлл. ГБС, вып. 66. М., с. 107—111.
14. Культинов М. В. 1953. Эколого-исторический метод в интродукции растений. — Бюлл. ГБС, вып. 15. М., с. 24—39.
15. Кормилицин А. М. 1969. Генетическое родство флор как основа подбора древесных растений для их интродукции. — Тр. Никит. бот. сада, 40. Ялта, с. 145—164.
16. Кормилицин А. М. 1977. Методические рекомендации по подбору деревьев и кустарников для интродукции на юге СССР. Ялта. 29 с.
17. Цицин Н. В. 1972. О развитии поиска, испытания и введения в культуру хозяйственное ценных растений природной флоры. — Бюлл. ГБС, вып. 83. М., с. 3—9.
18. Лапин П. И. 1972. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений. — Там же, с. 10—18.
19. Лапин П. И. 1974. Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР. Докл. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук, Л., 135 с.
20. Соколов С. Я. 1969. К теории интродукции растений. — В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, с. 4—23.
21. Соболевская К. А. 1973. Эколого-исторические спектры флоры Алтая и их значение в интродукции. — В кн.: Успехи интродукции растений. М., с. 43—65.
22. Соболевская К. А. 1976. Значение познания генезиса флоры Сибири для целей интродукции. — В кн.: Растит. богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», с. 41—48.
23. Коропачинский И. Ю. 1975. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск, «Наука». 290 с.
24. Альтергот В. Ф. 1973. Исследование физиологии устойчивости и интродукция растений в Западной Сибири. — В кн.: Успехи интродукции растений. М., «Наука», с. 243—256.
25. Коропачинский И. Ю., Скворцова А. В. 1966. Деревья и кустарники Тувинской АССР. Новосибирск, «Наука». 184 с.
26. Кротова З. Е. 1976. Интродукция растений в Якутском ботаническом саду. — В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», с. 26—35.
27. Морякина В. А. 1976. Направление интродукционной работы в ботаническом саду. — Там же, с. 13—25.
28. Спиридов В. Н., Таран И. В. 1976. Повышение устойчивости естественных насаждений в селитебной зоне Академгородка. — Там же, с. 90—98.
29. Зубкус Л. П., Скворцова А. В., Кормачева Т. Н. 1963. Озеленение Новосибирска. Новосибирск. 340 с.
30. Озеленение городов Кузбасса. 1963. Кемерово. 141 с.
31. Декоративные растения для Сибири. 1975. Новосибирск, «Наука». 175 с.
32. Лучник З. И. 1951. Декоративные растения Горного Алтая. М., 224 с.
33. Верещагина И. В. 1976. Агробиологическое обоснование культуры цветочных растений на юго-востоке Западной Сибири. — В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», с. 98—104.
34. Мирошинченко Е. Я. 1968. Апомиксис и интродукция. — В кн.: Тез. докл. 2-го совещ. по проблемам апомиксиса у растений и животных. Новосибирск, «Наука», с. 41—50.
35. Крылов Г. В., Салатова Н. Г. 1955. Озеленение городов и рабочих поселков Западной Сибири. Новосибирск. 56 с.
36. Протопопова Е. Н. 1972. Рекомендации по озеленению городов и рабочих поселков Средней Сибири. Красноярск. 148 с.
37. Шункова З. Г. 1968. В помощь озеленителям городов и сел Бурятии. Улан-Удэ. 117 с.
38. Сухих Б. Ф. 1971. Деревья и кустарники в садах и парках г. Омска. — Тр. Омск. с.-х. ин-та, 91, 81 с.
39. Балаболина Г. В. 1966. Опыт интродукции декоративных деревьев и кустарников в Предбайкалье. Автореф. канд. дис. Иркутск. 21 с.
40. Крылов П. Н. 1927—1964. Флора Западной Сибири. В 12-ти т. Т. I—XII, Томск.
41. Караваев М. Н. 1958. Конспект флоры Якутии. Якутск. 190 с.
42. Попов М. Г. 1957. Флора Средней Сибири. Т. 1. Иркутск. 555 с.
43. Попов М. Г. 1959. Флора Средней Сибири. Т. 2. Иркутск. 368 с.
44. Уткин Л. А. 1931. Народные лекарственные растения Сибири. М.—Л., 135 с.
45. Алгазин В. С. 1950. Полезные растения. Новосибирск. 174 с.

46. Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. 1958. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л.; 348 с.
47. Соболевская К. А., Якубова А. И., Пленик Р. Я., Тюрина Е.В. и др. 1972. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск, «Наука», 380 с.
48. Ревердатто В. В. 1949. Материалы к изучению перспективных лекарственных растений флоры Сибири.—В кн.: Новые лечебные препараты, вып. 3. Новосибирск, с. 3—13.
49. Растительность и полезные растения Центральных Саян. 1961. В кн.: Растительное сырье, вып. 9. М.—Л. 398 с.
50. Малышев Л. И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., «Наука». 367 с.
51. Соболевская К. А. 1950. Растительность Тувы. Новосибирск. 140 с.
52. Куминова А. В. 1969. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с.
53. Красноборов И. М. 1976. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, «Наука». 378 с.
54. Минаева В. Г. 1970. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск. 272 с.
55. Положий А. В. 1973. Лекарственные и перспективные для медицины растения Хакасии. Томск. 160 с.
56. Крылов Г. В. 1969. Травы жизни и их искатели. Новосибирск. 264 с.
57. Телятьев В. В. 1976. Целебные клады Восточной Сибири. Иркутск. 447 с.
58. Днепровский Ю. М. 1976. Некоторые итоги интродукции пищевых растений в ЦСБС.—В кн.: Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, «Наука», с. 122—129.
59. Малышева Р. М. 1975. Пионы Томской области. Томск. Изд-во ТГУ. 118 с.
60. Пленик Р. Я. 1976. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая. Новосибирск, «Наука». 216 с.
61. Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Валуцкая А. Г. 1976. Зонтичные Южной Сибири как материал для интродукции. Новосибирск, «Наука». 253 с.
62. Цицин Н. В. 1976. Роль ботанических садов в охране растительного мира.—Бюлл. ГБС, вып. 100. М., «Наука», с. 6—13.
63. Соболевская К. А. 1976. Опыт работы с редкими и исчезающими видами флоры Сибири.—Тез. докл. Всес. сем. при ВДНХ, с. 37—39.
64. Савкина З. П. 1975. Чучур-Мурэн — заповедная территория.—В кн.: Берегите растительные богатства Якутии. Якутск, с. 19—23.

УДК 634.0.9

А. И. БУЗЫКИН

## ОСНОВНЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛЕСОВ СИБИРИ

Исследования лесов Сибири имеют богатую научными событиями историю. Ее страницы писались свыше 300 лет. Однако основной объем сведений о лесах получен после Великой Октябрьской социалистической революции. Научные итоги отражены во многих обзорах и сводках [1—8], но наиболее полно история исследований лесов изложена в монографии Г. В. Крылова и Н. Г. Салатовой [9], где приведена обширная библиография научных публикаций до 1967 г. За последние десять лет все разделы науки о лесе пополнились фундаментальными работами принципиального значения.

За эти годы резко возрос темп хозяйственного освоения лесов многих районов Сибири и усилилось антропогенное давление на лесные биогеоценозы как по разнообразию форм, так и по последствиям. В связи с этим усложнилось решение многих задач рационального использования, восстановления и преобразования лесов, которое оказалось возможным на основе комплексных биогеоценотических исследований, обоснованных трудами В. Н. Сукачева [10—11].

Формирующийся в разнообразных и контрастных природных условиях лесной покров обширной территории Сибири представляет собой уникальный объект для эколого-географических, лесоводственных, ле-

сотипологических, дендрологических и других исследований. Однако обширность территории и сложность структуры и истории формирования лесного покрова создают значительные трудности для полевых экспедиционных работ, для анализа и обобщения первичных результатов исследований.

В 1970 г. была завершена публикация фундаментального пятитомного исследования «Леса СССР». Четвертый том посвящен лесам Урала, Сибири и Дальнего Востока [12]. Это — подлинная энциклопедия о лесах Сибири, в которой по административным подразделениям (областям, краям, автономным республикам) обобщены сведения о природе лесов, лесном фонде, типах леса, продуктивности лесов, состоянии лесного хозяйства и перспективах его развития. Создание такого труда оказалось возможным благодаря исследованиям многих поколений ученых и значительному личному вкладу авторов в изучение лесов Сибири.

Многогранность и широта современного лесоведения и лесоводства отражена в материалах двухтомника «Вопросы лесоведения» [13, 14], написанном большим коллективом ученых. В сборнике содержится около 40 статей теоретического и прикладного характера: работы по лесоводству, лесной типологии, лесной гидрологии и климатологии, физиологии и биохимии древесных растений, продуктивности лесов, лесной генетике и селекции, морфологии и структуре древостоеv, лесной пирологии, экономике и другим разделам лесоведения. Опубликованные работы представляют значительный вклад в науку о лесе.

В рамках выполнения Международной биологической программы были развернуты исследования по биологической продуктивности лесов Сибири. Получены важные сведения о производственном процессе основных типов леса в разных районах Сибири, фракционном и компонентном составе фитомассы, закономерностях изменения продуктивности в географическом аспекте, взаимосвязях таксационных показателей древостоеv и биометрических характеристик фитомассы [15, 16]. Комплексными исследованиями системы «почва—лесной фитоценоз» вскрыты новые связи продуктивности древостоеv с почвенными факторами и особенности функционирования лесных систем [17, 18].

В качестве самостоятельного направления оформилось лесное ресурсоведение, в задачу которого входит оценка биологических (растительных) ресурсов лесов и путей их использования как источников многих пищевых, кормовых, лекарственных, технических и других продуктов и веществ [19, 20].

Многообразные средообразующие и средопреобразующие функции леса (так называемые невесомые полезности) известны давно, однако они оценивались или субъективно, или на основе показателей, объективная сущность которых лишь предполагалась или угадывалась. Исследованиями В. В. Протопопова [21] показаны фундаментальная сущность средообразующей роли леса и возможности максимального проявления полезных воздействий лесных фитоценозов на окружающую среду. Рассматривая лес как биофизическую систему, В. В. Протопопов обосновал биофизический принцип подхода к оценке средообразующей роли леса, которая обусловлена фитомассой — ее плотностью и характером распределения в биогеоценозе. В монографии приводится комплекс биометрических показателей, характеризующих лесные фитоценозы в биофизическом отношении. В исследованиях В. В. Протопопова оценка невесомых полезностей леса и его роли в биосфере поставлена на объективную основу, что представляет собой крупный вклад в современное лесоведение.

Существенное развитие получили дистанционные методы изучения лесов по высотным снимкам. Это качественно новый этап в изучении структуры обширных лесных территорий, природной и антропогенной

динамики лесной растительности. Наибольшие перспективы имеет ландшафтный метод дешифрирования высотных снимков, сущность которого состоит в выявлении контуров (границ) и структуры природных территориальных комплексов различного ранга на основе одновременного наблюдения огромных территорий и получения трехмерной стереоскопической модели.

Ландшафтный метод дешифрирования высотных снимков позволяет решать задачи лесохозяйственного районирования, инвентаризации лесов и лесных земель, повышения продуктивности лесов путем использования лесных земель природных территориальных комплексов в соответствии с их свойствами и экологическими режимами, организации лесохозяйственного производства, охраны природной среды, прогнозов развития лесных территорий и др. В настоящее время ландшафтное дешифрирование является наиболее эффективным методом выявления территориальной дифференциации и картографирования таких трудных для опознания и инвентаризации по аэроснимкам объектов, как фитоценозы, типы леса, лесные почвы, типы условий местопроизрастания, условия увлажнения и дренажа, поверхностные отложения и др. [22, 23].

Изученность лесов разных районов Сибири неодинакова. В связи с этим в первую очередь исследовался лесной покров интенсивно осваиваемых и перспективных в экономическом отношении районов.

Особое внимание уделялось исследованию лесов бассейна оз. Байкала с целью оптимального решения проблемы использования лесных ресурсов при сохранении природных комплексов и обеспечении воспроизводства высококачественной пресной воды. Выявлено своеобразие природной обстановки Байкальской котловины и распределение растительности, позволившее обосновать влажный прибайкальский тип поясности [24]. На основе последовательного расчленения территории бассейна на природные комплексы и количественной оценки средообразующей роли лесных фитоценозов (водоохранно-водорегулирующей, почвоохранной и др.) разработана классификация лесных участков по их защитному значению в функционировании природных систем и воспроизведстве байкальских вод. Выполненные исследования необходимы для разработки системы хозяйственного использования лесов и их восстановления [25, 26].

В последнее время опубликованы две монографии известных исследователей лесов Северо-Востока СССР Л. К. Позднякова и И. П. Щербакова, в которых подведены итоги 30-летних во многих отношениях комплексных исследований. Для этой огромной территории, не имеющей аналогов в СССР, выявлены ареалы основных лесообразователей, их биологические и фитоценотические свойства и особенности, особое внимание удалено лесам из лиственницы даурской, занимающей более 4/5 лесопокрытой площади района, или 1/3 лесов СССР. Описаны типы лесов и дана их классификация, содержатся схемы лесорастительного районирования, изучены лесовосстановительные процессы, составлены модели роста и развития древостоев в виде таблиц хода роста, выявлена фитомасса лиственичников и основные черты биологического круговорота. В монографиях содержатся разработки и рекомендации, направленные на рациональное использование и восстановление лесов, произрастающих в крайне суровых климатических и эдафических условиях [27, 28].

Очень интересная работа выполнена по эколого-фитоценотической классификации горных темнохвойных лесов Западного Саяна, в которой анализируются связи основных таксонов с климатом и почвами. В ней обосновывается классификационная типологическая единица среднего ранга — высотно-поясной комплекс типов леса, его положение в ординационной системе в зависимости от высоты местности и количества осадков [29].

Лесоводственной характеристике сосновых лесов Западной Сибири посвящена монография И. В. Тарана [30]. В ней рассматривается лесной фонд этой огромной территории, его изученность, таксационные показатели древостоев (возраст, состав, полнота, запас древесины), продуктивность и использование лесосырьевых ресурсов. Большое внимание уделено вопросам широтной дифференциации и районированию лесов, зональным особенностям сосняков, их типологическому составу, лесовосстановительным процессам и оценке продуктивности древостоев. Значительное место отведено анализу возможности организации лесного хозяйства на типологической основе по хозяйственным группам типов леса, повышению продуктивности лесов осушительными мелиорациями. В работе содержатся прогнозные оценки перспектив лесоэксплуатации и сбалансированного воспроизводства сосновых лесов.

Результаты оригинальных исследований сезонного развития сосняков в разных географических районах опубликовал И. Н. Елагин [31]. Специфика фенофаз сообществ (в которых эдификатором является соя обыкновенная) состоит в том, что она отражает кроме видовых особенностей результаты внутри- и межвидовых отношений совместно произрастающих растений и трансформацию сообществом элементов. Работа И. Н. Елагина раскрывает ряд причинных связей между фенологическим состоянием растений и условиями их произрастания, которые могут использоваться в исследовательских и практических целях.

Наиболее полный обзор по дендрофлоре обширной территории юга Сибири — Алтайско-Саянской горной страны — опубликовал И. Ю. Коропачинский. В монографии систематизированы виды дендрофлоры (деревья, кустарники, кустарнички и полукустарнички), обозначены их ареалы, рассмотрены вопросы экологии и географии древесных растений, основные этапы формирования дендрофлоры. Работа может служить научной базой ресурсных оценок многих хозяйствственно-ценных растений и дальнейших исследований по интродукции и акклиматизации алтайско-саянских видов для озеленительных, лесозащитных и других целей [32].

Таксационные исследования древостоев Сибири значительно расширили представления об их структуре и особенностях роста в онтогенезе. Особое внимание уделялось разновозрастным древостоям, для которых вскрыты зависимости строения и прироста от природных факторов, взаимосвязи таксационных признаков и их динамизм. Обоснована необходимость выделения разновозрастных древостоев в качестве особого объекта таксации. Этими исследованиями заложены основы теории прироста разновозрастных древостоев [33, 34]. Получены данные, позволяющие на основе изучения отдельных категорий древостоев характеризовать закономерности роста всего их разнообразия [35]. Особенности таксационного строения и роста древостоев Сибири отражены в справочных пособиях [36, 37], предназначенных для практического использования.

В Сибири да и в целом по стране решение задач предупреждения возникновения лесных пожаров и борьбы с ними весьма актуально. Наряду с взаимосвязями таксационных признаков и их динамизмом, обострились вопросы противопожарной охраны лесов в критических погодных ситуациях.

Исследованиями проф. Н. П. Курбатского и его учеников существенно развита лесная пирология — наука о возникновении, распространении и развитии лесных пожаров как следствии взаимодействия человека с окружающей его средой. Выявлены закономерности возникновения и развития лесных пожаров в связи с лесорастительными условиями, типами леса, возрастом и структурой древостоев, погодными и климатическими характеристиками территорий. Получены важные данные

по формированию конвекционных потоков над лесными пожарами и оценке их как переносчиков горящих частиц — источников новых очагов горения. Исследованы пирологические свойства лесных горючих материалов, разработаны основы физико-химической теории процессов возникновения очага горения, распространения пламени, горания охваченного пламенем материала и потухания фронта горения [38—45].

Исследования направлены на решение актуальных практических задач противопожарной профилактики, прогнозирования лесных пожаров, их обнаружения, тушения и ликвидации последствий, на поиски эффективных огнегасящих средств и способов борьбы с лесными пожарами. Труды по лесной пирологии являются научной основой организационно-технической системы охраны лесов от пожаров в СССР.

Связующим звеном между лесоводственными исследованиями и практическим использованием их результатов является экономика использования и воспроизводства лесных ресурсов. Лесоэкономисты (проф. Е. Я. Судачков и его ученики) выполнили ряд исследований, имеющих практическое и теоретическое значение для дальнейшего развития экономики лесного хозяйства. Предложена обоснованная система показателей для оценки состояния и изменения лесного фонда в результате лесохозяйственных мероприятий и воздействия природных факторов [46]. Разработаны теоретические и методические основы способов определения эффективности лесохозяйственных мероприятий (возрастов спелости, рубок главного и промежуточного пользования, лесовосстановления и лесоразведения, комплексного использования лесных ресурсов, экономической оценки лесных угодий и др.) и определения уровня производительности труда в лесном хозяйстве СССР [47—50]. Осуществлен анализ влияния природных и экономических факторов на результативность лесохозяйственной деятельности и на этой основе проведено районирование лесохозяйственных производств Сибири [51].

Характерная черта исследований леса — поиск научного решения задач природопользования. На основе исследований и анализа природных свойств и особенностей лесов Сибири (типологического состава, возрастной структуры древостоев, водоохраных, защитных и средообразующих функций, лесовосстановительных процессов и др.) и их народнохозяйственного значения разработаны и внедрены научные системы, регламентирующие использование и воспроизводство лесных ресурсов и улучшения окружающей среды [52—59].

Но современному лесоведению наряду с успехами характерны и определенные трудности. Уже назрела необходимость пересмотра, или существенной корректировки, некоторых принципов и положений, ограниченность или несостоятельность которых становится все более ясной по мере накопления знаний о морфоструктуре и динамике лесов, их продуктивности, пространственно-временной дифференциации лесного покрова и др. [60].

Рассмотренные работы не исчерпывают всех итогов разносторонних исследований лесов. Лес как сложное природное явление стал объектом изучения различных наук и привлек внимание ученых многих специальностей.

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

Поступила в редакцию  
5/XII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Скалон В. Н. 1951. Русские землепроходцы XVII века в Сибири. М., МОИП. 198 с.
- Салатова Н. Г. 1958. Выявление лесных ресурсов Западной Сибири за советский период.— В кн.: Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 4, Новосибирск, с. 26—34.

- Крылов Г. В. 1961. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М., Изд-во АН СССР. 256 с.
- Шиманюк А. П. 1962. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока. М., Изд-во АН СССР. 186 с.
- Крылов Г. В. 1967. Полувековые итоги лесоведения и лесоводства в Сибири.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол.-мед. наук, вып. 2, с. 16—26.
- Жуков А. Б. 1970. очерк истории развития лесоведения в Академии наук СССР.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск, с. 5—25.
- Окладников А. П. 1977. Из истории Академии наук и ее деятельности в дореволюционной Сибири.— В кн.: Академия наук и Сибирь. Новосибирск, «Наука», с. 10—18.
- Поздняков Л. К. 1977. Из истории изучения лесов Сибири. Там же, с. 122—129.
- Крылов Г. В., Салатова Н. Г. 1969. История ботанических и лесных исследований в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, «Наука». 276 с.
- Основы лесной биогеоценологии. 1964. М., «Наука». 574 с.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. 1966. М., «Наука». 334 с.
- Леса СССР. 1969. В 5-ти т. Под ред. акад. А. Б. Жукова. Т. 4, М., «Наука». 768 с.
- Вопросы лесоведения. 1970. Т. 1. Красноярск. 498 с.
- Вопросы лесоведения. 1973. Т. 2. Красноярск. 160 с.
- Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. 1969. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск. 153 с.
- Габеев В. Н. 1976. Биологическая продуктивность лесов Приобья. Новосибирск, «Наука». 171 с.
- Почвенные факторы продуктивности сосновок. 1976. Новосибирск, «Наука». 238 с.
- Леса среднего Приангарья. 1977. Новосибирск, «Наука». 264 с.
- Поздняков Л. К. 1973. Лесное ресурсоведение. Новосибирск, «Наука». 119 с.
- Исследование биологических ресурсов лесов средней тайги Сибири. 1973. Новосибирск, «Наука». 173 с.
- Протопопов В. В. 1975. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, «Наука». 328 с.
- Ландшафтный метод лесного дешифрирования аэроснимков. 1976. Новосибирск, «Наука». 318 с.
- Киреев Д. М. 1977. Методы изучения лесов по аэроснимкам. Новосибирск, «Наука». 214 с.
- Тюлина Л. Н. 1976. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск, «Наука». 319 с.
- Жуков А. Б., Поликарпов Н. П. 1973. Основы организации и ведения лесного хозяйства в бассейне оз. Байкал.— «Лесное хозяйство», № 1, с. 68—77.
- Леса бассейна озера Байкал, их использование и воспроизводство. 1976. Т. 3. Новосибирск. 300 с.
- Поздняков Л. К. 1975. Даурская лиственница. М., «Наука». 312 с.
- Щербаков И. П. 1975. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск, «Наука». 344 с.
- Назимова Д. И. 1975. Горные темнохвойные леса Западного Саяна (опыт эколого-фитоценотической классификации). Л., «Наука». 118 с.
- Таран И. В. 1973. Сосновые леса Западной Сибири. Новосибирск, «Наука». 292 с.
- Елагин И. Н. 1976. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск, «Наука». 230 с.
- Коропачинский И. Ю. 1975. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск, «Наука». 292 с.
- Верхунов П. М. 1975. Изменчивость и взаимосвязь таксационных показателей в разновозрастных сосновках. Новосибирск, «Наука». 204 с.
- Верхунов П. М. 1977. Закономерности строения разновозрастных сосновок. Новосибирск, «Наука». 176 с.
- Кузьмичев В. В. 1977. Закономерности роста древостоев. Новосибирск, «Наука». 160 с.
- Справочное пособие по таксации лесов Сибири. 1974. Т. 1. Красноярск. 216 с.
- Ход роста основных лесообразующих пород Сибири. 1975. Красноярск. 196 с.
- Валеидик Э. Н. 1968. Ветер и лесной пожар. М., «Наука». 118 с.
- Вопросы лесной пирологии. 1970. Красноярск. 385 с.
- Курбатский Н. П. 1971. О стратегии, тактике и технике охраны леса от пожаров.— «Лесное хозяйство», № 6, с. 64—67.
- Вопросы лесной пирологии. 1972. Красноярск. 238 с.
- Горение и пожары в лесу. 1973. Красноярск. 346 с.
- Вопросы лесной пирологии. 1974. Красноярск. 274 с.
- Охрана лесных ресурсов Сибири. 1975. Красноярск. 218 с.
- Конев Э. В. 1977. Физические основы горения растительных материалов. Новосибирск, «Наука». 240 с.
- Судачков Е. Я. 1969. Основные вопросы экономики лесного хозяйства. М., «Лесная промышленность». 153 с.
- Судачков Е. Я. Эффективность лесохозяйственных мероприятий. Новосибирск, «Наука». 252 с.

48. Экономические проблемы лесохозяйственного производства. 1976. Новосибирск, «Наука». 276 с.
49. Спиридов Б. С. 1966. Экономические основы комплексного использования кедровых лесов Сибири. М., «Наука». 166 с.
50. Воронков П. Т. 1976. Экономическая оценка лесных угодий. Новосибирск, «Наука». 134 с.
51. Литвиненко В. И. 1975. Размещение лесохозяйственного производства Сибири. Новосибирск, «Наука». 170 с.
52. Правила рубок главного пользования в лесах Восточной Сибири. 1968. Красноярск. 62 с.
53. Огневский В. В., Медведева А. А. 1969. Основы агротехники создания лесных культур в лесах Западной Сибири. Красноярск. 172 с.
54. Правила рубок главного пользования в лесах Западной Сибири. 1970. М., ЦБНТИлесхоз. 32 с.
55. Лоскутов Р. И. 1971. Искусственное восстановление кедра сибирского. М., «Лесная промышленность». 104 с.
56. Руководство по проведению лесовосстановительных работ в Восточной Сибири. 1972. М., «Лесная промышленность». 104 с.
57. Рекомендации по озеленению городов и рабочих поселков Средней Сибири. 1972. Красноярск. 147 с.
58. Правила рубок главного пользования в лесах бассейна озера Байкал. 1973. М., ЦБНТИлесхоз. 36 с.
59. Полежаева З. Н., Савин Е. Н. 1974. Облесение эродированных земель. М., «Лесная промышленность». 70 с.
60. Методологические вопросы лесоведения. 1975. Новосибирск, «Наука». 196 с.

УДК 577.170.49 : 631.4(571.1)

В. Б. ИЛЬИН

## МИКРОЭЛЕМЕНТЫ В ПОЧВАХ ЗАУРАЛЬСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Географические исследования, проводившиеся лабораторией биогеохимии и агрохимии микроэлементов ИПА СО АН СССР с целью выяснения микроэлементной ситуации в почвенном покрове и в главных типах почв, охватили всю южную, сельскохозяйственно освоенную, часть Западной Сибири. Маршрутные поездки были совершены в 1974 г. также по Курганской и Тюменской областям. Собранные пробы\* были проанализированы принятыми [1] в лаборатории методами. В статье рассматривается полученный аналитический материал.

Распределение микроэлементов в почвенном покрове контролируется некоторыми факторами, среди которых значительную роль играет гранулометрический состав минеральной основы и обогащенность почв органическим веществом. Ведущая роль этих факторов была, в частности, отмечена [1] в почвенном покрове Обь-Иртышского междуречья и правобережной части Оби, где изменения в валовом содержании микроэлементов устойчиво следуют за изменением дисперсности почвообразующего субстрата (концентрация микроэлементов повышалась по мере утяжеления гранулометрического состава). Глинистые минералы, особенно богатые микроэлементами, составляют вещественную основу почвообразующих пород тяжелого гранулометрического состава, кварц же, содержащий мало микроэлементов, преобладает в породах легких. Как показали наши исследования [2], в песчаном и супесчаном субстрате марганца, цинка и меди почти в 2 раза меньше, чем в

\* В полевых работах принимал участие В. К. Бахнов.

тяжелых суглинках и глинах; заметно меньше в них также бора и молибдена.

Другим важным аккумулятором микроэлементов является гумусовое вещество. Избирательно поглощая микроэлементы, растение потом возвращает их в почву, где они накапливаются в гумусовых кислотах — от 23 до 56% валового содержания в почве [3, 4]. Гумусовое вещество прочнее удерживает цинк, медь и молибден, чем марганец и бор, отчего насыщенность гумуса первыми тремя микроэлементами заметно выше, чем остальными. Таким образом, распределение микроэлементов в почвенном покрове в какой-то мере подчиняется закономерностям гумусонакопления и идет по принципу: больше гумуса — выше концентрация микроэлементов.

Немаловажное значение для перераспределения микроэлементов, особенно их подвижной формы, имеет устройство земной поверхности. На изученной территории встречаются все типы рельефа, выделяемые К. П. Горшениным [5] на юге Западной Сибири: 1) водораздельные равнины с обилием бессточных понижений (Миасс-Тобольское междуречье), 2) водораздельные равнины с преобладанием гривного рельефа (Ишим-Иртышское и Ишим-Тобольское междуречья), 3) приречные увалы (Притобольский увал и др.), 4) бугристые равнины (аллювиальные песчаные наносы в междуречьях Миасс—Тобол, Исеть—Тобол), 5) речные долины.

В Зауралье, так же как в Барабе и Кулунде, ведущим фрагментом в устройстве территории остается или сочетание гривы с межгривным понижением (Иртыш-Ишимское и Ишим-Тобольское междуречья), или сочетание депрессии, занятой озером или болотом с окружающим ее повышенным пространством (Тобол-Миасское междуречье).

При формировании гривного рельефа происходила четкая сепарация гранулометрических частиц, отчего гривы сложены более легкими осадочными породами, чем днища озерных котловин и межгривных понижений.

В Зауральской лесостепи в качестве почвообразующих пород выступает широкий спектр рыхлых отложений — от песчаных до глинистых. В западной части региона распространены породы более легкие, чем в восточной. Господствующая почвообразующая порода Зауралья — суглинок, в разной степени обогащенный физической глиной.

Зональный почвенный тип лесостепного Зауралья — черноземы. Однако они формируются в основном на хорошо дренируемом Зауральском плато, на приречных увалах и на высоких гривах Тобол-Ишимской и Ишим-Иртышской равнин. На менее дренированных участках их место занимают лугово-черноземные и черноземно-луговые почвы. В Зауральской лесостепи можно нередко встретить почвы, занимающие определенно автономную позицию, которые, однако, не могут быть отнесены к типу черноземов. В их профиле хорошо заметны следы гидроморфизма — реликтового, оставшегося от эпохи былой большей обводненности Зауралья, или поддерживаемого сейчас за счет верховодки, накапливаемой на глубине 3—4 м водоупорным слоем.

Междуречные равнины зауральской лесостепи бессточны или имеют очень малый отток воды. На них шло и идет поныне интенсивное накопление легкорастворимых солей. В условиях повышенного увлажнения и обильного соленакопления здесь формируются сложные комплексы почв — гидроморфных и засоленных (луговых, болотных, солонцов, солончаков). Комплексы приурочены к межгривным понижениям, занимают периферию соленых водоемов, а также днища высохших озер и болот.

Ознакомление с природной обстановкой Зауральской лесостепи по литературным данным [5, 6] позволило сделать предположение, которое затем укрепилось во время маршрутных поездок, что микроэле-

Таблица 1

Валовое содержание микроэлементов в почвообразующих породах Зауральской лесостепи, мг/кг

Геоморфологическая структура	Почвообразующая порода	Mn	Cu	Zn	Mo	V
Бугристая равнина Высокие террасы рек	Пески, супеси	300—400	5—10	15—20	0,4—0,5	5—10
	Супеси, легкие суглинки	750—1000	20—30	50—70	0,5—1,0	25—40
Зауральское плато Притобольский увал	Средние суглинки	700—900	30—40	60—100	0,8—1,2	60—75
	Средние суглинки	900—1000	40—50	65—90	1,0—1,5	25—40
Тобол-Ишимская равнина	Легкие и средние суглинки	500—1000	20—40	45—80	1,5—2,5	40—110
	Тяжелые суглинки и глины	600—1500	30—40	60—100	2,0—3,0	40—140

ментная ситуация в почвенном покрове Курганской и Тюменской областей довольно сложная и что на значительной территории здесь будут повторяться те же закономерности распределения микроэлементов, которые наблюдались ранее в почвенном покрове Обь-Иртышского междуречья.

Формирующиеся почвы обычно наследуют уровень содержания микроэлементов, который свойствен почвообразующей породе. Представление о количестве микроэлементов в основных почвообразующих породах лесостепного Зауралья дает табл. 1.

При сопоставлении данных табл. 1 с аналогичными сведениями о почвообразующих породах других регионов Западной Сибири [1, 2] можно сделать заключение, что аллювиальные пески Зауралья заметно беднее своих аналогов всеми микроэлементами. Напротив, тяжелые суглинки и глины Тобол-Ишимского междуречья содержат примерно столько же микроэлементов, сколько их имеется в таких же породах соседних восточных регионов. Средние суглинки Зауральского плато богаче марганцем и бором, но беднее молибденом, чем средние суглинки Обь-Иртышского междуречья. Средние суглинки Притобольского увала по сравнению с суглинками восточных районов Западно-Сибирской равнины значительно обогащены марганцем.

Отмеченные различия, как можно полагать, объясняются тем, что западная и восточная части Западно-Сибирской равнины имели разные области питания: в Зауралье рыхлые отложения генетически связаны с коренными породами Урала, тогда как на Обь-Иртышском междуречье — с породами Горного Алтая и Казахского мелкосопочника. Понятно, что микроэлементный состав коренных пород названных горных систем был неодинаков, и это различие сохранилось в продуктах их (пород) разрушения.

Наши данные свидетельствуют о том, что почвы Зауралья в основном наследуют уровень содержания микроэлементов, свойственный материнским породам (табл. 2, 3). Корректиры, более или менее значительные, вносит биогенная аккумуляция микроэлементов, приуроченная к гумусовому слою.

Например, хорошо заметно накопление марганца в почвах, на которых произрастает древесная растительность. Это объясняется тем, что древесная растительность, особенно ее ежегодно обновляемая часть — листья (хвоя), насыщена марганцем гораздо больше, чем травы. При разложении опавших листьев (хвои) марганец освобождается и легко переходит в малоподвижные окислы, которые концентрируются в поверхностном слое почвы.

В черноземах Зауралья довольно часто повышенное содержание микроэлементов обнаруживается в средней или даже нижней частях

профиля. Такой характер распределения возможен как в результате формирования почвы на двучленных наносах, нижняя часть которых обогащена тонкими частицами, так и вследствие смены слабокислых условий среды на нейтральные или слабощелочные (геохимический барьер), оказывающейся достаточной, чтобы подвижность, например, цинка и марганца резко уменьшилась и их соединения выпали в осадок.

Накопление микроэлементов в иллювиальном горизонте дерново-подзолистых почв легкого механического состава не всегда подтверждается, если судить по данным, относящимся к Зауральской лесостепи. По-видимому, это происходит потому, что количество мигрирующих в гор.  $B_1$  илистых частиц было слишком мало, чтобы микроэлементы, содержащиеся в них, могли оказывать влияние на общий баланс.

В почвенном покрове, сформировавшемся на малооточных равнинах и включающем в себя полугидроморфные, засоленные, солонцеватые и осоледелые почвы, эффект биогенного накопления микроэлементов выражен менее ярко, чем в почвах дренированных плакоров, или не выражен вовсе. В почвах, затронутых элювиальным процессом, заметно перераспределение микроэлементов внутри профиля: вынос их из элювиального слоя и накопление в иллювиальной толще. Сильное перераспределение происходит в профиле солонцов, менее заметное — в солонцах.

Все засоленные и солонцеватые почвы обогащены бором. Концентрация бора в солончаках и солонцах в 2—3 раза больше, чем в почвах незасоленных. В солончаках максимум бора приурочен к самой верхней части профиля. В солонцах обогащенный бором слой располагается в середине профиля: он как бы подвешен к гор.  $B_1$ . В луговых засоленных почвах бор может концентрироваться не только в верхнем горизонте, но и накапливается внизу. Указанная приуроченность бора к тому или иному горизонту перечисленных почв — лишь отражение господствующего в них летом выпотного типа водного режима, при котором легкорастворимые соединения бора поднимаются вверху, достигая поверхности почвы или выпадая в осадок на полулути. Не исключено, что в солонцах, часто уже потерявших связь с грунтовыми водами, передвижение бора ограничено лишь иллювиальной толщей и местонахождение борного горизонта почти также постоянно, как, например, гипсового.

До сих пор речь шла о валовом содержании микроэлементов. Однако для прогноза эффективности микроудобрений важно знать количество мобильных соединений микроэлементов, обычно объединяемых в так называемую подвижную форму. Как свидетельствуют данные табл. 2 и 3, в почвах хорошо дренированных плакоров содержание подвижной формы микроэлементов невысокое. Оно немного меньше, чем в почвах восточной части Западно-Сибирской равнины. Особенно мало подвижной формы микроэлементов в дерново-подзолистых почвах легкого механического состава.

По содержанию подвижной формы микроэлементов изученные почвы слабодренированных междуречных равнин несколько отличаются от почв дренированных плакоров: в них содержится больше марганца, меди, молибдена и особенно бора.

Наибольшее количество подвижной формы обычно обнаруживается в перегнойно-аккумулятивном горизонте, однако могут быть и исключения: в засоленных и солонцеватых почвах максимум подвижного бора часто приурочен к середине профиля, максимум подвижного молибдена — к средним и нижним горизонтам. Следует, конечно, иметь в виду, что и содержание подвижной формы микроэлементов в почве, и распределение ее по профилю меняются в течение вегетационного периода. Достаточно четко в почвах Западной Сибири фиксируется весеннее (раннелетнее) максимальное содержание подвижной формы

Таблица 2  
Содержание микрэлементов (мг/кг) в почвах сопряженного ряда, формирующихся на типичном фрагменте рельефа гравия—межгривное понижение

Номер профиля	Почва, местоположение	Горизонт	Глубина, см	Гумус				Мн	Cu	Zn	Mo	В	Валовое количество				Подвижная форма			
				%	CaCO <sub>3</sub>	РН	водный						Mn	Cu	Zn	Mo	W	Mn	Cu	Zn
<i>Макушинский профиль (Курганская обл.)</i>																				
779	Лугово-черноземная средне-суглинистая	<i>A<sub>1</sub></i>	0—10	7,8	39,1	Нет	7,7	585	26,0	50,6	1,8	44,0	37	3,1	1,8	0,06	3,2			
		<i>AB</i>	30—40	4,1	35,1	11,2	8,1	570	25,4	52,3	1,3	44,0	92	1,8	1,3	0,02	3,0			
		<i>BC<sub>k</sub></i>	70—80	1,3	48,1	10,4	8,6	555	18,7	43,4	2,7	45,5	80	1,0	2,7	0,04	2,8			
		<i>C</i>	150—160	0,9	26,6	4,6	8,8	790	11,0	44,8	1,3	45,0	53	3,0	1,3	0,13	1,3			
780	Солонец высокий солончаковый тяжелосуглинистый	<i>A<sub>1</sub></i>	0—7	6,0	40,6	Нет	6,4	910	25,6	68,8	0,6	40,2	74	3,2	0,7	0,22	3,3			
		<i>B<sub>1</sub></i>	10—20	3,4	41,8	0,4	8,3	610	35,5	70,0	1,5	80,0	82	5,5	1,5	0,13	7,2			
		<i>B<sub>2</sub></i>	25—35	2,3	43,1	5,8	8,1	580	34,4	69,9	2,6	141,2	94	5,9	2,6	0,15	13,6			
		<i>BC</i>	50—60	0,4	39,9	13,2	8,3	710	50,0	87,7	2,0	110,1	100	3,5	2,0	0,22	3,3			
		<i>C</i>	125—135	0,3	33,7	8,3	8,3	865	28,8	52,6	1,7	56,6	84	3,9	1,7	0,31	1,8			
781	Солончак тяжелосуглинистый	<i>A</i>	0—10	1,8	34,7	6,6	8,1	445	28,2	56,1	0,9	139,2	23	4,8	0,1	0,10	6,4			
		<i>C</i>	110—120	0,3	41,5	6,2	8,3	590	28,0	70,0	1,5	55,5	106	2,4	2,4	Нет	0,13	2,3		

Сладковеский профиль (Тюменская обл.)

Номер профиля	Почва, местоположение	Горизонт	Глубина, см	Гумус				Мн	Cu	Zn	Mo	В	Валовое количество				Подвижная форма			
				%	CaCO <sub>3</sub>	РН	водный						Mn	Cu	Zn	Mo	W	Mn	Cu	Zn
<i>Сладковеский профиль (Тюменская обл.)</i>																				
830	Лугово-черноземная легкосуглинистая	<i>A<sub>1</sub>апах</i>	0—28	2,1	22,2	Нет	7,9	1110	23,3	68,8	0,9	56,6	31	2,5	2,5	Следы	0,04	1,8		
		<i>B</i>	45—55	2,2	31,3	9,5	8,6	870	21,7	70,2	0,8	55,0	65	4,0	4,0	Следы	0,10	3,8		
		<i>BC</i>	100—110	0,5	48,4	13,2	8,5	600	18,5	54,2	1,3	71,4	76	4,7	4,7	Следы	0,19	6,2		
		<i>C</i>	180—190	0,5	42,3	7,5	8,1	590	17,4	52,8	1,5	52,8	65	6,3	6,3	Следы	0,22	4,3		
831	Солонь легкосуглинистая	<i>A<sub>1</sub></i>	2—7	10,1	20,3	Нет	5,5	570	21,2	58,5	1,1	53,3	38	4,1	4,1	Следы	0,16	Нет		
		<i>A<sub>2</sub></i>	7—12	1,2	25,4	»	5,7	350	20,5	26,7	0,7	44,5	13	4,1	4,1	Следы	0,16	0,6		
		<i>B<sub>1</sub></i>	20—30	2,1	68,4	»	5,7	545	25,9	48,2	1,9	90,0	27	5,9	5,9	Следы	0,16	»		
		<i>B<sub>2</sub></i>	50—60	6,1	53,8	»	7,5	550	18,0	56,1	1,5	88,7	41	3,8	3,8	Следы	0,16	0,4		
		<i>BC</i>	90—100	0,5	62,8	9,1	8,3	830	17,4	56,3	1,5	56,3	74	4,0	4,0	Следы	0,12	0,4		
		<i>BC</i>	155—165	0,4	69,0	9,9	8,4	600	19,0	30,5	1,9	35,1	88	4,5	4,5	Следы	0,13	0,4		
832	Луговая осолонь легкосуглинистая	<i>A<sub>1</sub></i>	0—10	9,9	18,1	Нет	5,4	440	42,8	69,1	1,9	131,0	47	8,0	8,0	Следы	0,13	4,5		
		<i>A<sub>2B<sub>1</sub></sub></i>	10—20	4,7	31,6	»	6,9	535	32,9	52,2	0,8	110,5	21	6,5	6,5	Следы	0,10	5,5		
		<i>B<sub>2</sub></i>	30—40	4,0	27,3	»	7,5	430	28,0	50,1	2,2	56,3	23	6,0	6,0	Следы	0,06	5,0		
		<i>C</i>	120—130	0,4	36,1	6,7	8,6	830	57,2	68,3	2,6	108,5	86	5,0	5,0	Следы	0,03	2,1		
833	Солончак луговой тяжелосуглинистый	<i>A</i>	0—4	6,6	42,7	Нет	7,3	650	35,3	88,3	0,9	100,8	190	6,1	6,1	Следы	0,10	6,0		
		<i>B<sub>4</sub></i>	4—14	1,6	33,6	8,8	8,1	700	29,0	74,5	1,8	85,6	194	6,5	6,5	Следы	0,14	5,0		
		<i>C</i>	120—130	0,4	25,5	5,4	8,2	710	30,2	80,1	2,0	68,9	84	4,0	4,0	Следы	0,24	5,0		

Таблица 3

## Содержание микроэлементов в автоморфных почвах, (мг/кг)

Номер разреза	Почва, местоположение	Горизонт	Глубина, см	Содержание микроэлементов				Подвижная форма									
				Гумус	Ил.	CaCO <sub>3</sub>	%	Mn	Cu	Zn	Mo	B'	Mn	Cu	Zn	Mo	B
789	Чернозем выщелоченный. Притобольский р-н Курганской обл.	A <sub>1</sub> пах	0—30	3,4	23,9	Нег	6,5	1400	80,1	225,0	1,2	51,4	51	1,9	Сп.	0,15	2,8
		A подп	35—45	4,1	21,6	"	7,0	1110	70,5	80,4	1,3	36,9	23	1,8	"	0,10	1,3
		B	60—70	1,1	23,4	"	7,3	1805	56,7	140,7	1,8	54,4	16	1,4	"	0,09	0,4
		C <sub>1</sub>	100—110	0,4	22,6	"	7,5	1110	56,0	135,6	1,7	54,0	16	1,2	"	0,08	0,4
803	Чернозем выщелоченный. Шумихинский р-н Курганской обл.	A <sub>1</sub> пах	135—145	0,4	42,6	9,1	8,1	1400	35,0	80,0	1,2	34,5	15	1,8	"	0,04	0,8
		C <sub>2</sub>	190—200	0,3	32,1	3,1	8,2	880	37,2	88,1	1,3	35,0	15	1,8	"	0,08	0,8
		A <sub>2</sub>	0—28	4,2	23	Нег	6,6	1435	52,3	138,0	1,9	87,6	48	1,9	0,1	0,10	Сп.
		B	35—45	0,9	42	"	7,2	880	36,1	137,5	2,0	45,9	18	1,7	0,05	0,03	"
821	Чернозем выщелоченный. Жарковский р-н Тюменской обл.	A <sub>1</sub> пах	95—105	0,3	22	7,5	8,3	875	23,4	80,2	0,7	44,1	10	1,9	0,05	0,03	"
		C <sub>1</sub>	190—200	0,1	15	0,6	8,4	700	12,2	55,5	0,4	43,8	10	0,9	0,05	0,06	"
		B	40—50	2,1	36	Нег	7,0	950	22,8	46,5	1,9	45,5	28,7	2,6	0,2	0,03	1,8
		C <sub>2</sub>	85—95	0,5	27	"	7,2	875	35,5	55,8	1,1	43,8	21,6	2,6	0,2	0,03	1,8
790	Дерново-подзолистая. Притобольский р-н Курганской обл.	A <sub>1</sub>	110—120	0,6	32	6,2	8,1	1105	28,4	43,9	2,2	44,0	26,0	2,3	0,1	0,03	Сп.
		A <sub>2</sub>	190—200	0,4	24	2,1	8,4	1120	32,2	68,9	2,1	23,5	33,2	2,5	0,05	0,03	"
		B <sub>1</sub>	4—14	4,0	6	Нег	6,0	5640	51,6	82,1	0,4	34,8	76	1,0	0,1	0,18	0,4
		C	100—110	0,2	2	"	6,7	890	36,5	80,9	0,4	35,2	10	1,0	0,1	0,03	Сп.
814	Дерново-подзолистая. Каргапольский р-н Курганской обл.	A <sub>1</sub>	180—190	0,05	1	"	6,8	710	22,3	44,3	0,7	21,2	10	1,0	0,7	0,03	0,2
		A <sub>2</sub>	215—225	0,1	32	"	6,9	1805	36,6	55,5	0,4	28,0	18	0,7	0,03	0,03	Сп.
		B <sub>1</sub>	60—70	0,2	10	"	6,7	2250	11,3	42,3	0,2	11,4	64	<1	1,8	0,10	Сп.
		C	160—170	0,1	22	"	6,6	447	9,0	14,5	0,4	7,0	3	<1	Сп.	0,03	"
		D <sub>1</sub>	160—170	0,1	32	"	6,2	739	34,7	35,6	1,3	22,2	1	0,1	0,03	0,03	Сп.
		D <sub>2</sub>	215—225	0,1	32	"	6,2	739	34,7	35,6	1,3	22,2	1	0,1	0,03	0,03	Сп.

микроэлементов [1], что обусловлено, по-видимому, началом интенсивной деятельности целлюлозоразрушающих микроорганизмов, которая приводит к освобождению микроэлементов из отмерших растительных остатков.

Это обстоятельство, а также отсутствие достаточно надежных лимитов обеспеченности почв подвижной формой микроэлементов не позволяет делать определенные практические выводы. Чаще всего на основе имеющихся данных по содержанию подвижной формы микроэлементов можно сделать лишь предположение о возможной эффективности микроудобрений.

На этой же основе возможно выделение территорий, в почвах которых микроэлементная ситуация сильно отличается от общей (фоновой) и потому требующих к себе более пристального внимания исследователей. На таких территориях наиболее вероятно выявление высокой положительной роли микроудобрений (если почвы обеднены подвижной формой микроэлементов) или, напротив, могут быть обнаружены у живых организмов симптомы токсичности микроэлементов (если почвы чрезмерно обогащены соединениями, легко попадающими в пищевую цепь).

Если оценивать с этих позиций почвенный покров Зауральской лесостепи, то можно констатировать, что он неоднороден: наряду с регионами, где микроэлементную ситуацию считать более или менее благоприятной, здесь имеются территории с почвами или чрезвычайно обедненными микроэлементами (микроэлементом) или, наоборот, содержащими их (его) в изобилии.

При оценке содержания микроэлементов в почвенном покрове, сформировавшемся в условиях гривного рельефа, характерного для значительной территории Зауральской лесостепи, бывает затруднительно делать однозначный вывод. Это вызвано тем, что уровни содержания валовой и подвижной форм микроэлементов в почвах грив и в почвах межгривных понижений значительно различаются: в первых количество микроэлементов можно определить как недостаточное и достаточное, тогда как во вторых — достаточное и избыточное. Данное обстоятельство следует помнить при ознакомлении со сделанной нами ниже предварительной оценкой обеспеченности микроэлементами почв отдельных регионов Зауралья.

Вероятность нехватки в зауральских почвах доступного растениям марганца высокая. Проявление марганцевой недостаточности особенно возможно на почвах с нейтральной и слабощелочной реакцией среды — черноземных и лугово-черноземных. Этого микроэлемента может также недоставать растительности, произрастающей на высоких террасах крупных рек, занятых дерново-подзолистыми песчаными почвами.

Исследование почвы содержат сравнительно немного подвижной меди. Во всяком случае здесь ее меньше, чем в почвах восточной (западно-иртышской) части Западной Сибири. Проявление медной недостаточности возможно у растительности, произрастающей на черноземах, се-рых лесных и луговых почвах Зауральского плато; на черноземных, луговых и болотных почвах Тобол-Ишимской равнины и особенно на дерново-подзолистых песчаных почвах высоких речных террас.

Невелика также в зауральских почвах и концентрация подвижного молибдена. Подвижного молибдена в почвах западной части изученной территории (примерно до р. Ишим) содержится заметно меньше, чем в почвенном покрове на восток от этой реки.

В почвенном покрове Зауралья по аналогии с почвенным покровом Барабы и Кулунды наблюдается большая пестрота в содержании подвижного бора — от следового его количества в почвах Илецкого бора до 5 мг/кг и более в засоленных почвах Тобол-Ишимского междуречья. Очень мало подвижного бора в дерново-подзолистых почвах высоких

террас рек, значительно больше его в черноземных и лугово-черноземных почвах, очень много — в гидроморфных и засоленных почвах. Засоление почв мобильными соединениями бора увеличивается от Урала на восток и становится максимальным в центральной части Тобол-Ишимской равнины. Максимальные концентрации подвижного бора в зауральских почвах могут быть не просто избыточными, но уже и токсичными для растений и животных.

Чрезвычайно мало в зауральских почвах цинка, который извлекается раствором KCl. Особенно мало его в почвенном покрове Тобол-Ишимского междуречья, несколько больше — в почвах Зауральского плато, еще больше — в дерново-подзолистых почвах высоких террас рек. Однако даже в дерново-подзолистых почвах количество подвижного цинка обычно не превышает 0,5 мг/кг. И все же говорить об остром дефиците этого микроэлемента в исследованных почвах преждевременно. Главным образом потому, что KCl-раствор, по-видимому, малопригоден для них и не отражает истинной доступности растениям почвенных соединений цинка.

На основе экспериментального материала можно сделать заключение, что в изучении почвенном покрове имеются ареалы, приуроченные к определенной геоморфологической структуре или почвообразующей породе, ситуация с микроэлементами в которых (большая вероятность токсичного воздействия на животных избытка бора, возможный дефицит марганца, меди и молибдена в питании растений) требует дальнейшего более углубленного исследования.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
19/1 1978

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ильин В. Б. 1973. Биогеохимия и агрохимия микроэлементов (Mn, Cu, Mo, В) в южной части Западной Сибири. Новосибирск, «Наука». 389 с.
- Ильин В. Б. 1977. Почвообразование и микроэлементы. В кн.: Проблемы сибирского почвоведения. Новосибирск, «Наука», с. 16—39.
- Степанова М. Д. 1976. Микроэлементы в органическом веществе почв. Новосибирск, «Наука». 105 с.
- Симонова Г. М. 1977. Цинк в органическом веществе и гранулометрических фракциях почвы. В кн.: Этюды по биогеохимии и агрохимии элементов-биофиллов. Новосибирск, «Наука», с. 62—68.
- Горшенин К. П. 1955. Почвы южной части Сибири. М., Изд-во АН СССР. 592 с.
- Бахарева А. Ф. 1959. Почвы Курганской области. Курган. 153 с.

V. B. Iljin

#### MICRONUTRIENTS IN SQILS OF TRANSURAL WOODED STEPPE

The peculiarities of trace elements distribution in the soil covering and in the profile of its main components are shown and explained. Perspectives of microfertilizer utilization in agriculture were prognosticated.

Л. С. ШУГАЛЕЙ, Г. И. ЯШХИН

#### О СВЯЗИ ДАВЛЕНИЯ ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ С ПОЧВЕННО-ГИДРОЛОГИЧЕСКИМИ КОНСТАНТАМИ

В последние десятилетия при изучении водно-физических свойств почв все чаще используется термодинамический метод, в основе которого лежит представление о потенциале (давлении) почвенной влаги. Использование термодинамического подхода к решению научных и практических задач значительно расширяет, с одной стороны, возможности интерпретации и прогноза водного режима почв, а с другой, — позволяет представить более строгую количественную картину миграции, состояния и доступности почвенной влаги. Однако еще значительное число работ по водному режиму почв выполняется термостатно-весовым методом с выражением результатов в весовых и объемных процентах, при котором почвенно-гидрологические константы принимаются в качестве опорных точек, разделяющих формы, состояния и степень подвижности почвенной влаги. Поэтому представляет определенный интерес возможность сравнительного анализа почвенно-гидрологических констант с соответствующими значениями давления почвенной влаги.

Такое сравнение для разных почв и регионов дает возможность соотнести почвенно-гидрологические константы с определенными значениями давления почвенной влаги и, следовательно, рассчитать по результатам, полученным одними методами, характеристики, установленные другими методическими подходами.

Исследования проводились на целинных, под 40-летним березняком, и окультуренных темно-серых лесных почвах Кемчугской возвышенности.

Целинные почвы маломощны, имеют хорошо выраженную дифференацию на генетические горизонты. Элювиальный горизонт самостоительно не выделяется, иллювиальный — уплотнен, имеет четкую ореховатую структуру. Материнские породы представлены однородными коричнево-бурыми глинами делювиального происхождения. Содержание гумуса в аккумулятивном горизонте почвы 40-летнего березняка около 8%, с глубиной резко снижается и в слое 60—70 см достигает всего 0,55%. Вариабельность составляет 20—40%, резче проявляется в средней части профиля и связана с выраженностью элювиально-иллювиального процесса. Механический состав исследованных почв пылевато-иллювиальный, легкоглинистый. Содержание ила в слое 0—10 см составляет 37—38%, средней и легкой пыли — 24—26%, крупной пыли — 29—30%, крупного и мелкого песка — 20—21%. Вследствие выраженности элювиально-иллювиального процесса наблюдается увеличение илистой фракции в иллювиальной толще в сравнении с аккумулятивным горизонтом и материнской породой.

Объемный вес почвы при полевых определениях колеблется в горизонте A<sub>1</sub> от 0,96 до 1,15 г/см<sup>3</sup>, увеличиваясь с глубиной от 1,26—1,32 до 1,38—1,48 в элювиально-иллювиальной толще и снижается в материнской породе до 1,32—1,36 г/см<sup>3</sup>. Наибольшая его вариабельность отмечается в верхних слоях почвенного профиля и составляет 8—10%, снижаясь с глубиной до 2—3%.

Удельный вес равен 2,35—2,43, с глубиной увеличивается до 2,54—2,58, вариабельность его составляет всего 2—3% (табл. 1).

Опытный участок в настоящее время занят 6—7-летними культурами ели, березы, сосны, осины, лиственницы, кедра. До закладки многолетнего опыта с лесными культурами участок использовался под

Таблица 1

Некоторые химические и физические свойства темно-серой лесной слабооподзоленной почвы

Гори- зонт	Глубина, см	Гумус, %	Обменные, мг·экв/100 г почвы		Содержание фракций при размерах час- тиц, %		Удельный вес, г/см <sup>3</sup>	Водопрочные агрегаты > 0,05 мм, %	
			Ca <sup>++</sup>	Mg <sup>++</sup>	<0,001 мм	<0,01 мм			
<b>40-летний березняк</b>									
<i>A<sub>1</sub></i>	0—10	7,96	21,94	6,54	38	60	1,09	2,35	58
<i>A<sub>1A<sub>2</sub></sub></i>	10—20	4,56	18,20	5,98	40	62	1,19	2,40	47
<i>A<sub>2B<sub>1</sub></sub></i>	30—40	1,77	18,19	5,77	41	59	1,30	2,45	47
<i>B<sub>1</sub></i>	40—50	1,12	18,98	6,30	50	62	1,30	2,47	52
<i>B<sub>2</sub></i>	60—70	0,55	21,34	6,49	51	71	1,39	2,48	39
<i>C</i>	140—150	—	22,30	6,75	46	67	1,40	2,50	
<b>Опытный участок</b>									
<i>A<sub>1A<sub>2</sub></sub></i>	0—10	3,79	18,85	5,82	37	58	1,29	2,40	53
	10—20	3,51	19,39	6,97	36	60	1,31	2,42	53
<i>A<sub>2B<sub>1</sub></sub></i>	30—40	1,82	18,99	6,75	41	61	1,33	2,46	56
<i>B<sub>1</sub></i>	50—60	0,98	19,68	7,25	45	64	1,38	2,49	42
<i>B<sub>2</sub></i>	60—70	0,77	20,05	7,12	48	71	1,40	2,51	39
<i>C</i>	140—150	—	19,72	8,20	47	57	1,35	2,57	

сельскохозяйственные угодья: посадку картофеля, залежь, сенокос, пар. Перед посадкой лесных культур был проведен его глубокий плантаж и прикатывание поверхности участка [1]. Сельскохозяйственное использование привело к снижению запасов гумуса более чем в 2 раза, а плантаж и прикатывание уплотнило и несколько выровняло свойства верхнего слоя почвенного профиля.

### МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Почвенно-гидрологические константы в исследуемой почве определялись общепринятыми методами с установленным числом повторностей до глубины 2,5 м в каждом 10-сантиметровом слое: влажность устойчивого завядания (ВЗ) — методом вегетационных миниатюр в трехкратной повторности (в качестве опытного растения использовалась пшеница сорта «Диамант»); влажность разрыва капиллярной связи (ВРК) — по Абрамовой в изолированных с боков почвенных призмах в пятикратной повторности; наименьшая влагоемкость (НВ) — методом заливных площадок в пятикратной повторности; полная влагоемкость (ПВ) принималась равной численно общей порозности [2]. Давление почвенной влаги определялось на пластинчатом и мембранным прессах Ричардса в образцах ненарушенного строения по генетическим горизонтам в четырехкратной повторности. Полная влагоемкость рассчитывалась по предельно-минимальному значению объемного веса, почти при полном насыщении почвенного образца влагой (табл. 2).

Некоторые исследователи отмечают полное соответствие почвенно-гидрологических констант определенным давлениям почвенной влаги, другие приводят материалы, свидетельствующие о неоднозначности этого соотношения для разных почв и условий проведения эксперимента. Так, Слейчер [3], Фурри и Рив (цит. по [3]), считают, что при влажности завядания ( $W$ ) давление почвенной влаги ( $P$ ) равно 15 атм. В исследуемой нами почве влажность, соответствующая 15 атм, значительно отличается от ВЗ, установленной по проросткам пшеницы.

Причины этих несовпадений можно объяснить неодинаковым изме-

Таблица 2

Почвенно-гидрологические константы, их соотношение с влажностью почвы при определенных давлениях почвенной влаги

Гори- зонт	Глубина, см	Влажность, %										
		15 атм	ВЗ	отно- шение	2 атм	ВРК	отно- шение	0,1 атм	НВ	отно- жение	0,0 атм	
<b>40-летний березняк</b>												
<i>A<sub>1</sub></i>	0—14	21,9	15,7	1,4	32,0	28,6	1,1	43,3	35,9	1,2	66,1	52,7
<i>A<sub>1A<sub>2</sub></sub></i>	14—30	12,8	13,5	0,9	20,8	24,8	0,8	28,2	27,7	1,0	50,8	32,4
<i>A<sub>2B<sub>1</sub></sub></i>	30—40	14,0	15,9	0,9	20,0	24,7	0,8	26,0	26,8	1,0	48,4	31,7
<i>B<sub>1</sub></i>	40—60	17,5	14,5	1,2	21,8	24,5	0,9	28,3	26,5	1,1	49,6	31,6
<i>B<sub>2</sub></i>	60—90	19,1	14,6	1,3	23,7	24,3	1,0	26,7	26,2	1,0	49,6	32,6
<i>B<sub>3</sub></i>	90—120	17,3	14,2	1,2	20,7	24,3	0,9	26,0	26,1	1,0	47,2	32,8
<i>C<sub>1</sub></i>	120—180	15,0	14,3	1,0	19,5	25,4	0,8	26,9	26,5	1,0	44,0	31,5
<i>C<sub>2</sub></i>	180—260	14,6	13,4	1,1	17,7	23,6	0,8	26,0	25,0	1,0	40,7	33,4
<b>Опытный участок</b>												
<i>A<sub>1A<sub>2</sub></sub></i>	0—15	18,0	13,5	1,3	22,7	28,7	0,8	32,6	30,2	1,1	51,1	36,0
<i>A<sub>1A<sub>2</sub></sub></i>	15—30	18,7	11,6	1,6	21,4	27,5	0,8	29,7	28,6	1,0	48,0	35,2
<i>A<sub>2B<sub>1</sub></sub></i>	35—45	19,6	15,3	1,3	23,7	27,4	0,9	29,1	28,9	1,0	49,2	34,4
<i>B<sub>1</sub></i>	45—60	19,4	16,6	1,2	23,7	24,2	1,0	30,0	26,7	1,1	45,6	32,2
<i>B<sub>2</sub></i>	60—80	18,3	16,2	1,1	21,9	24,9	0,9	27,3	26,8	1,0	44,8	31,3

нением плотности различных генетических горизонтов почвы при набивке вегетационных сосудов. Так в горизонте *A<sub>1</sub>* (0—14) значение влажности, соответствующее ВЗ, установленной по проросткам пшеницы, меньше, чем значение влажности при давлении в 15 атм, и обусловлено понижением плотности насыпных образцов почвы в вегетационных сосудах по сравнению с образцами ненарушенного сложения в прессах. Подобное явление отмечали и другие исследователи при установлении зависимости давления почвенной влаги от влажности и плотности почвы [4].

Для горизонтов *A<sub>1A<sub>2</sub></sub>* и *A<sub>2B<sub>1</sub></sub>* величины ВЗ, полученные по проросткам пшеницы и влажности почвы при том же давлении, близки, по видимому, вследствие меньшей водопрочности агрегатов по сравнению с *A<sub>1</sub>* и одинаковой плотности насыпных и ненарушенных образцов почвы.

В иллювиальном горизонте также отмечено занижение ВЗ, определенной по проросткам пшеницы. Причины здесь, видимо, те же, что и для аккумулятивного горизонта, усиленные высокой уплотненностью и оструктуренностью при естественном сложении, что привело к снижению плотности почвы в вегетационных сосудах.

Кроме того, ряд исследователей [5—8] показали зависимость влажности завядания от метеорологических условий в момент проведения опыта, густоты корней, осмотического давления в корнях растений, усиление напряженности которых снижает остаточную влажность почвы.

Влажность разрыва капилляров, по данным Б. Н. Мицуринова, соответствует давлению почвенной влаги в 2—3 атм [9].

В. Г. Онищенко [10], исследуя влагопроводность различных почв и модельных дисперсных систем, отмечал, что уже при всасывающем давлении в диапазоне 0,3—1 атм остаточная влага удерживается в почве в виде пленок и манжет, т. е. капиллярно-адсорбционными силами, и соответствует влажности разрыва капилляров.

В наших исследованиях ВРК в аккумулятивно-элювиально-иллювиальной толще соотносится с давлением в интервале 0,5—1,0 атм, а в

материнской породе наиболее тесно коррелирует с влажностью при давлении 0,3 атм, и в среднем по профилю в 0,9 раза превосходит ВРК, полученную по методу Абрамовой.

Как известно, НВ варьирует в слишком широких пределах, чтобы ее можно было считать надежной «константой». Это частично связано с тем, что запасы влаги после заливки площадки и даже хорошей изоляции от испарения все же непрерывно изменяются. Далее, в почве, через которую движется вода, верхняя зона высыхает, тогда как нижняя увлажняется, поэтому верхний и нижний отрезки кривой профиля влажности оказываются на разных ветвях петли гистерезисной кривой, что усложняет анализ этой почвенно-гидрологической константы.

Для определения НВ в лабораторных условиях в образцах ненарушенного сложения Маршалл [11] предлагает использовать давление, равное 0,1 атм. Маклайн Эдриан [12] нашел для почвы Замбии более высокую корреляцию с  $P=0,05$  атм (2 сут. после заливки площадки). Для высущенных, перемолотых и просеянных образцов Ричардс [13] рекомендует использовать  $P=0,3$  атм. Для исследуемой нами легкоглинистой пылевато-иловатой почвы при определении НВ на 5-й день после заливки площадки зафиксированные значения влажности теснее коррелируют с давлением 0,1 атм, что совпадает с рекомендацией Маршалла.

Вследствие набухания почвы при увлажнении наблюдаются изменения ее объемного веса. Например, при увеличении влажности почвы с 18 до 38% вес. % для  $A_{max}$  (0—15 см) опытного участка объемный вес уменьшается с 1,38 до 1,20 г/см<sup>3</sup>; для  $A_1$  (0—14 см) целинного участка увеличение влажности с 20 до 40% снижает объемный вес с 0,95 до 0,84 г/см<sup>3</sup>.

Полная влагоемкость, рассчитанная на основании величин объемного веса, определенного эпизодически в полевых условиях, в среднем в 1,4 раза ниже, чем рассчитанные по величине объемного веса при полном насыщении почвы водой. Наибольшие расхождения выявлены, как и следовало ожидать, в верхних горизонтах почвы, где сезонные колебания влажности значительно шире, чем в нижней толще. Величины вновь рассчитанной порозности подтверждаются экспериментальными данными по влагоемкости почвы при давлении близком к нулю (0,001 атм = 1 см водного столба).

Изменение некоторых физических и химических свойств почвы опытного участка сказалось и на почвенно-гидрологических константах.

Сельскохозяйственное использование, а также последующая планичная обработка и прикатывание почвы опытного участка перед посадкой древесных пород привели к уплотнению верхнего слоя почвы, уменьшению содержания гумуса в нем и, как следствие, к изменению его влагоемкости. В результате изменилась величина ВЗ, соотношение ее с величиной давления влаги при 15 атм стало шире. В диапазоне 2—01 атм изменение соотношения находится в пределах варьирования других свойств почвы. В верхнем 10-сантиметровом слое целинной почвы 40-летнего березняка вследствие значительного содержания гумуса (>7%) влажность почвы осталась более высокой во всем изучаемом диапазоне давлений от 0,1 до 15 атм.

Сопоставление почвенно-гидрологических констант темно-серых лесных слабооподзоленных почв Кемчугской возвышенности с давлениями почвенной влаги, установленными для ВЗ, ВРК, НВ и ПВ ранее другими исследователями, показало некоторые отличия предлагаемых величин давления от значений влажности почв, полученных нами. Степень сопоставления для каждой из сравниваемой констант неодинакова и определяется генетическими горизонтами, их сложением, оструктуренностью и условиями проведения эксперимента.

Влажность завядания, установленная методом вегетационных миниатюр для оструктуренных горизонтов  $A_1$  и  $B$  в среднем в 1,3 раза

ниже, чем влажность почвы при 15 атм. В элювиальном горизонте остаточная влажность близка к влажности при 15 атм.

Влажность разрыва капилляров, определенная по Абрамовой, в элювиально-иллювиальной толще исследуемых почв хорошо коррелирует с давлением влаги в интервале 0,5—1 атм, а в материнской породе — с давлением 0,3 атм.

Наименьшая влагоемкость, установленная методом заливки площадок, соответствует давлению почвенной влаги в 0,1 атм.

Полная влагоемкость, рассчитанная по минимальному значению объемного веса, установленному при почти полном насыщении почвы водой в среднем в 1,4 раза выше полученной обычным методом величины. Следовательно, для расчета этого показателя в почвах тяжелого механического состава необходимо использовать объемный вес, наблюдаемый при полном или почти полном насыщении почвы водой.

Институт леса и древесины

им. В. Н. Сукачёва

СО АН СССР, Красноярск

Поступила в редакцию

20/VI 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Орловский Н. В., Шугалей Л. С. 1975. О методике закладки многолетнего опыта по выявлению влияния основных лесообразующих пород на почвы.—В кн. Агрофизические исследования почв Средней Сибири. (Материалы научн. конф. посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. А. Г. Дояренко). Красноярск, с. 27—37.
2. Роде А. А. 1969. Основы учения о почвенной влаге. Методы изучения режима почв. Л., Гидрометеоиздат, с. 137—186.
3. Слейчэр Р. 1970. Водный режим растений. М., «Мир», с. 87—89.
4. Hill J. H. S., Sumpter M. E. 1967. Effect of Bulk Density on Moisture Characteristics of Soils.—Soil Sci. 103, 234—239.
5. Гинзбург М. Е. 1976. Влияние метеорологических условий на влагопотребление и доступность почвенной влаги для растений. Автореф. канд. дис. М., с. 20.
6. Судицкий И. И., Муромцев Н. А. 1971. Давление почвенной влаги и относительная транспирация растений при почвенной засухе.—Экология, 4, 105—108.
7. Шеин Е. В. 1975. Влияние гидрофизических свойств почвы и некоторых биологических особенностей растений на доступность почвенной влаги. Автореф. канд. дис. М., с. 20.
8. Philip J. R. 1957. The Physical Principles of Soil Water Movement during the Irrigation Cycle.—Proc. Int. Congr. Irrig. Drain, 8, 125—154.
9. Мичурин Б. Н. 1968. Зависимость свойств почвенной влаги и ее доступности для растений от агрегатного состояния почвы. Автореф. докт. дис. М., с. 10—11.
10. Онищенко В. Г. 1971. Исследование влияния удельной поверхности и плотности на равновесие и передвижение влаги в иенасыщенных почвах. Автореф. канд. дис. Л., с. 12.
11. Marshall T. J. 1959. Relation between Water and Soil.—In: Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England, p. 125—154.
12. Maclean A. H., Jager T. U. 1972. Available Water Capacities of Zambian Soils in Relation to Pressure Plate Measurements and Particle Size Analysis.—Soil Sci. 113, 23—29.
13. Richards L. A. 1954. Diagnosis and Improvement of Soline and Alkali Soils.—U. S. Dept. Agric. Handbook, 60, 23—29.

L. S. Shugalei, G. I. Yashichin

## ON THE CORRELATION OF THE SOIL-MOISTURE POTENTIAL WITH SOIL — HYDROLOGICAL CONSTANTS

On virgin and on cultivated dack gray wooded weak podzolic soils of Kemchung Hills soil — hydrological constants (Wilting point, moisture of capillary gap, field capacity, maximum water) were determined. With the use of membrane apparatus of Richards the dependence between the soil — moisture potential and the moisture content of soil in intact cores was determined. A correlation has been found between soil — hydrological constants and corresponding soil — moisture potential. Possible causes of the variation of these correlations are discussed.

Р. А. СТЕПЕНЬ, В. А. КОНЕВ, Б. А. ХРЕБТОВ

## НЕКОТОРЫЕ КОМПОНЕНТЫ ЛЕТУЧИХ ФИТООРГАНИЧЕСКИХ ПРОДУЦЕНТОВ ЛЕСНЫХ МАССИВОВ

Летучие фитоорганические выделения растений улучшают атмосферу промышленных центров и увеличивают в ней отрицательную ионизацию, что имеет важное санитарно-гигиеническое значение. Детоксикация вредных веществ осуществляется либо в ассимиляционных органах растений [1], либо при взаимодействии их с летучими фитоорганическими продуктами [2]. С учетом последнего при планировании мероприятий по оздоровлению воздушной среды рекомендуется не только создавать внутригородские насаждения, но и принимать во внимание и лесные массивы [3]. Поэтому актуально изучение химической природы летучих выделений лесов.

В настоящем сообщении излагаются методика и предварительные результаты исследований качественного состава органической фракции воздуха лесных массивов.

Изучался химический состав фитоорганических выделений светлохвойных лесов с преобладанием сосны, произрастающих на территории Енисейского района Красноярского края. Исследование проводилось во время полетов на самолете ИЛ-14 над лесными массивами на высоте 50—70 м, со скоростью 280 км/ч. Эксперимент проведен в июле—сентябре 1976 г., экспозиция отдельного опыта — 6—8 ч.

Органические продукты выделяли из воздуха адсорбционным способом [4]. В качестве адсорбента использовали предварительно обработанный уголь, им заполняли кювету, входное отверстие которой выводили за борт самолета. Прохождение воздушного потока с содержащимися в нем органическими компонентами обеспечивалось за счет аэродинамического напора.

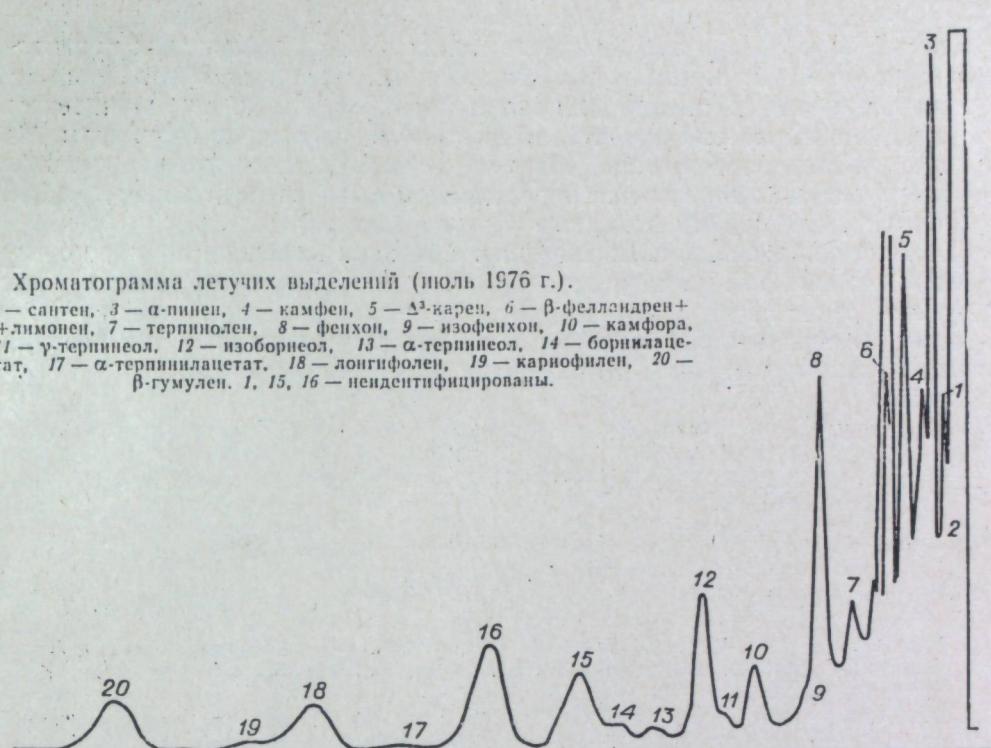
По истечении времени экспозиции вход и выход кюветы перекрывали и начинали обработку. Управляемые адсорбентом продукты выделяли экстракцией серным эфиром и этиловым спиртом. Количество используемых органических растворителей, согласно опытным данным, составило 1,5 объема заполненной адсорбентом насадки аппарата Сокслета. Концентрирование элюатов, необходимое для проведения хроматографических исследований, осуществляли на водяной бане при температуре 60—70°C.

Полученные образцы анализировались на газожидкостном хроматографе ЦВЕТ-100 с помощью пламенно-ионизационного детектора. Разделение компонент проводилось на колонке 3000×5 мм, заполненной неподвижной фазой, состоящей из 5% динонилфталата и 95% хроматона. В качестве подвижной фазы использовался гелий, скорость его потока равнялась 50 мл/мин. Исследования проводились в изотермическом режиме при температуре термостата 135°. Идентификация выделенных компонентов осуществлялась по относительным временам удерживания и путем введения чистых веществ. Количественное соотношение соединений в составе анализируемых образцов определялось методом внутренней нормализации по площадям пиков на хроматографической кривой.

В качестве примера на рисунке приведена хроматограмма летучих продуктов, выделенных по разработанной нами методике из воздушной среды лесных массивов в июле. Цифрами обозначены пики, соответствующие отдельным соединениям исследуемой смеси. Из рисунка вид-

Хроматограмма летучих выделений (июль 1976 г.).

2 — сантен, 3 —  $\alpha$ -пинен, 4 — камфен, 5 —  $\Delta^3$ -карен, 6 —  $\beta$ -фелландрен+лимонен, 7 — терпинолен, 8 — фенхон, 9 — изофенхон, 10 — камфора, 11 —  $\gamma$ -терpineол, 12 — изоборнеол, 13 —  $\alpha$ -терpineол, 14 — борнилацетат, 17 —  $\alpha$ -терпинилацетат, 18 — лонгифолен, 19 — карифолен, 20 —  $\beta$ -гумулен. 1, 15, 16 — неидентифицированы.



но, что выделенные образцы представляют собой сложные многокомпонентные смеси. В составе этих продуктов насчитывается свыше 30 соединений. Причем наряду со сравнительно легколетучими веществами в смеси определяются и высококипящие компоненты.

Среди летучих выделений на долю монотерпеновых углеводородов приходится около 60% суммарного количества всех продуктов. Из этого класса соединений в составе элюатов хроматографическим путем идентифицированы сантен,  $\alpha$ -пинен, камfen,  $\Delta^3$ -карен, лимонен,  $\beta$ -фелландрен,  $\gamma$ -терpineол и терпинолен. Их соотношение в исследованных образцах непостоянно. В июльских препаратах превалируют  $\alpha$ -пинен,  $\Delta^3$ -карен и лимонен, в августовских — сантен и  $\beta$ -фелландрен, в сентябрьских —  $\alpha$ -пинен. Полученные данные подтверждают мнение о том, что состав летучих выделений древесных растений изменяется в течение вегетационного периода [5].

Помимо монотерпеновых углеводородов в составе анализируемых смесей определены спирты (изоборнеол, терpineол), кетоны (фенхон, изофенхон, камфора), сложные эфиры (борнилацетат, терпинилацетат) и сесквитерпеновые соединения (лонгифолен,  $\beta$ -гумулен,  $\beta$ -бизаболен). Кроме того на хроматограммах отмечается ряд пиков, соответствующих следовым количествам соединений, химическая природа которых нами не установлена. Все идентифицированные вещества относятся к терпеновым производным. Продукты других классов соединений в составе выделенных нами препаратов не определены.

Сделанное заключение подтверждается изучением инфракрасного поглощения исследуемых смесей. Сравнение ИК-спектров анализируемых образцов и пихтового эфирного масла, все компоненты которого относятся к терпеновым производным, указывает, что по качественному составу они близки. Практически все соответствующие полосы в спектрах сравниваемых продуктов имеют одинаковое положение.

Спектроскопические данные позволяют также сделать заключение относительно химической природы некоторых компонентов, входящих в состав выделенных образцов. Интенсивная полоса при 1150  $\text{cm}^{-1}$  ука-

зыает, что большинство присутствующих в смеси терпеновых производных относится к циклическим соединениям. Характер поглощения метильных групп (интенсивные полосы при 2965 и 2880 см<sup>-1</sup>) свидетельствует о том, что они представляют собой разветвление структуры. Наличие кислородсодержащих компонентов, найденных хроматографическим путем, подтверждается определением в ИК-спектре полос при 3460 (спирты), 1735 и 1720 (сложные эфиры и кетоны) см<sup>-1</sup>.

Таким образом, с помощью разработанной методики возможно изучение химического состава органических продуктов, находящихся в воздушной среде лесных массивов. В выделенных образцах содержится не менее 30 соединений, большинство из которых принадлежит к терпеноидным производным. Часть компонентов идентифицирована.

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

Поступила в редакцию  
8/VI 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Илькин Г. М. 1971. Современные представления о механизме взаимодействия растений с токсическими газами.—В кн.: Растения и промышленная среда. Киев, «Наукова думка», с. 5—12.
2. Гродзинский А. М. 1976. Санитарное состояние биосфера и аллелопатические явления.—В кн.: Проблемы аллелопатии. Киев, «Наукова думка», с. 124—126.
3. Смирнов И. И. 1975. Развитие санитарно-гигиенических и рекреационных функций леса.—Лесное хозяйство, № 6, 44—48.
4. Чуркин С. П., Бараков Т. В., Степень Р. А., Черняева Г. Н. 1976. Методика исследования качественного состава летучих выделений древесных растений.—Химия природных соед., № 2, 260—261.
5. Степень Р. А., Бараков Т. В., Чуркин С. П., Протопопов В. В. 1975. Результаты качественного исследования летучих выделений культур некоторых хвойных пород Сибири.—Тез. докл. Всесоюз. совещ. по водоохранно-защитной роли горных лесов. Красноярск, с. 57—60.

R. A. Stepenn, V. A. Kopev, V. A. Khrebtov

## SOME COMPONENTS OF VOLATILE FITOORGANIC PRODUCTS OF FOREST

The data on the composition of volatile fitoorganic products of coniferous forest are obtained. It is shown that most of them belong to terpenic derivatives. Some components are identified.

УДК 581.522(571.66)

В. Л. МОРОЗОВ

## СТРУКТУРА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ДОМИНАНТОВ КАМЧАТСКОГО КРУПНОТРАВЬЯ

Крупнотравные сообщества на Камчатке являются уникальным ботаническим объектом. Они привлекают внимание исследователей видовым составом, структурой, быстрым ростом побегов, огромной листовой

поверхностью, высокой продуктивностью надземных и подземных органов, интенсивными физиологическими процессами. Крупнотравные ценозы — высокоэффективные фотосинтезирующие системы, способные в естественных условиях активно использовать энергию солнечной радиации для создания органической продукции, поэтому изучение архитекторники их доминантов представляет несомненный интерес.

При изучении фотосинтетической деятельности камчатского крупнотравья и радиационного режима в сообществах были проведены наблюдения за характером геометрической структуры ассимиляционного аппарата доминантов ценозов.

Стационарные исследования проводили на Камчатке (пос. Нижнекамчатск Усть-Камчатского района, пос. Пущино Мильковского района) в течение вегетационных периодов 1969—1973 гг. Объектами исследований служили доминанты крупнотравных лабазниковых ценозов: лабазник камчатский — *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., крестовник коноплеволистный — *Senecio cannabifolius* Less., борщевик сладкий — *Herculeum dulce* Fisch. Наблюдения проводили в трех экотопах: в пойме (участок 1), на склоне горного увала (участок 2) и в условиях надпойменной террасы, где были подобраны два участка, различающиеся мощностью почвенного горизонта и увлажнением (участки 3, 4). На одном из участков поймы в фазу цветения лабазника в 1970 г. была срезана вся надземная вегетативная масса и проведены наблюдения за отрастанием побегов в последующие годы. Первые два участка имели наиболее благоприятные здравнические условия; на участках надпойменной террасы растения произрастили при недостаточном увлажнении. Высота растений изменяется от участка 1 к участку 4 от 3,5 до 1,5 м.

Для биометрических измерений использовали преимущественно методику, описанную В. А. Россом и Ю. К. Россом [1]. Площади листьев определяли фотопланиметром [2]. Изучение распределения листьев по высоте побегов проводили методом послойного срезания [3]. Пространственную ориентацию и угол наклона листьев определяли с помощью приспособления А. Х. Лайска [2]. Измерение побегов проводили каждые 5—10 дней весь период вегетации (с июня по август) на различных участках. Число измеряемых растений, в зависимости от фенофазы и условий экотопа, составляло 30—200 экз. Наряду с общей характеристикой травостоя (состояние растений, фенофаза, густота и т. д.) определяли следующие биометрические параметры: высоту растений и побегов, высоту верхней и нижней границы листьев, общее число листьев (в том числе и зеленых), угол наклона нормали и азимут листьев, их площадь и высоту от поверхности почвы.

Математическими методами определяли средние значения характеристик и строили гистограммы распределения. По гистограммам подбирали 15—30 растений с параметрами, соответствующими средним значениям. Для проверки степени достоверности результатов и правильного их обобщения проводили статистическую обработку полученных данных [4].

Доминанты камчатского крупнотравья: лабазник камчатский, крестовник коноплеволистный и борщевик сладкий характеризуются очень большой скоростью роста побегов и быстрым формированием огромной листовой поверхности [5—7].

В фазы цветения и плодоношения представителей крупнотравья, когда отмечаются наибольшие абсолютные показатели высоты травостоя, высота побегов варьирует в широких пределах в зависимости от условий местообитания (рис. 1). Общее число листьев у лабазника (в пойме) на одном побеге составляет 9—18, у крестовника — 36—40, у борщевика — 5—6 экз. Самые большие листья у доминантов сообществ находятся в верхней части побегов. Наиболее крупные листовые пластинки у лабазника имеют площадь  $0,15 \pm 0,01$ , у крестовника —  $0,07 \pm 0,005$ , у борщевика —  $0,35 \pm 0,03$  м<sup>2</sup>. С отрастанием побегов и образованием молодых листьев нижние листовые пластинки постепенно желтеют и отмирают. В период максимального развития побегов число живых листьев у лабазника достигает 7—13, у крестовника — 23—26, у борщевика — 3—4. В зависимости от условий экотопа число листьев у лабазника (фазы цветения и плодоношения) варьирует от 4 до 12 в пойме, на склоне горного увала — от 3 до 15 и в условиях надпойменной террасы — от 2 до 12 (рис. 1).

Различия в количестве листьев у лабазника, произрастающего в одинаковых условиях, мы связываем с изменчивостью высоты побе-

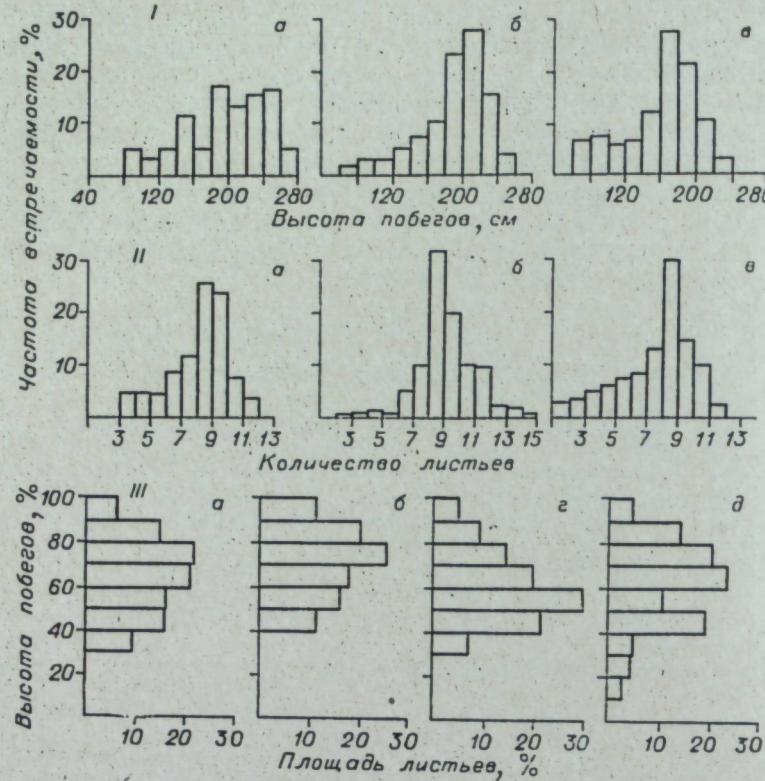


Рис. 1. Биометрические показатели лабазника камчатского в различных экотопах.

I — высота побегов, II — количество листьев, III — распределение площади листьев по высоте побегов; а—г) участки 1—4, д) участок 1 (побеги, отросшие после скашивания).

гов и условиями радиации внутри ценозов. Больше листьев сохраняется у высокорослых побегов, имеющих значительные преимущества в конкуренции за свет и другие внешние факторы. У низкорослых побегов в фазу плодоношения число листьев нередко составляет 2—4. Самые верхние листья у таких растений находятся в средних ярусах фитоценозов, подверженных постоянному затенению. Нижние живые листья у доминантов крупнотравья в период созревания семян отмечены на высоте 60—100 см от поверхности почвы. Интенсивность отмирания листьев была разной: у растений на участках с оптимальным увлажнением (участки 1, 2) отмирание нижних листьев шло медленнее, чем у растений в условиях недостаточного водоснабжения (участки 3, 4).

Биометрические измерения в период цветения лабазника показали, что у побегов на участках поймы нижняя граница листьев (т. е. расстояние от поверхности почвы до уровня первых живых листьев) находилась на высоте 90—100, на склоне горного увала — 75—90; на сухих участках надпойменной террасы — 70—90 см. Максимальная высота нижней границы листьев отмечена в оптимальных условиях увлажнения, а наименьшая — у побегов при неблагоприятном водоснабжении. Наибольшая толщина слоя листьев наблюдалась на участках 1, 2, а минимальная — в условиях надпойменной террасы.

Распределение площади листьев по высоте у доминантов травостоев в разных экологических условиях сходное (см. рис. 1). В фазу плодоношения лабазника (в пойме) размещение листьев характеризуется максимальными величинами их площади в верхней части побегов, со снижением ее в нижней и в самой верхней частях. Максимум распределения площади листьев по высоте побегов лабазника в условиях надпой-

менной террасы смещен в их среднюю часть. У побегов лабазника, отросших после скашивания, распределение ассимиляционной поверхности по высоте оказывается более равномерным. У крестовника в оптимальных условиях (участки 1, 2) наибольшая площадь листьев отмечена в средней части побегов, а на сухих участках максимум смещен в нижнюю их половину. Распределение листовой поверхности по высоте у борщевика характеризуется наличием двух максимумов: наибольший отмечен в верхней части растений, второй — в нижней. Такое распределение ассимиляционной поверхности по высоте у доминантов сообщества связано не только с изменениями размеров листовых пластинок, но и с варьированием высоты прикрепления листьев к стеблю (рис. 2).

Учитывая высокую поглощающую способность доминантов по отношению к приходящим потокам солнечной радиации и характер фотосинтетической деятельности разных ярусов листьев крупнотравья [7], можно заключить, что распределение ассимиляционной поверхности по высоте побегов оптимально.

На рис. 3 изображен ход роста побегов и нарастание площади листьев у доминантов травостоев в условиях поймы (1969 г.) характеризовался поздним началом вегетации, 1971 г. по количеству выпавших осадков за вегетационный сезон и температуре воздуха являлся типичным.

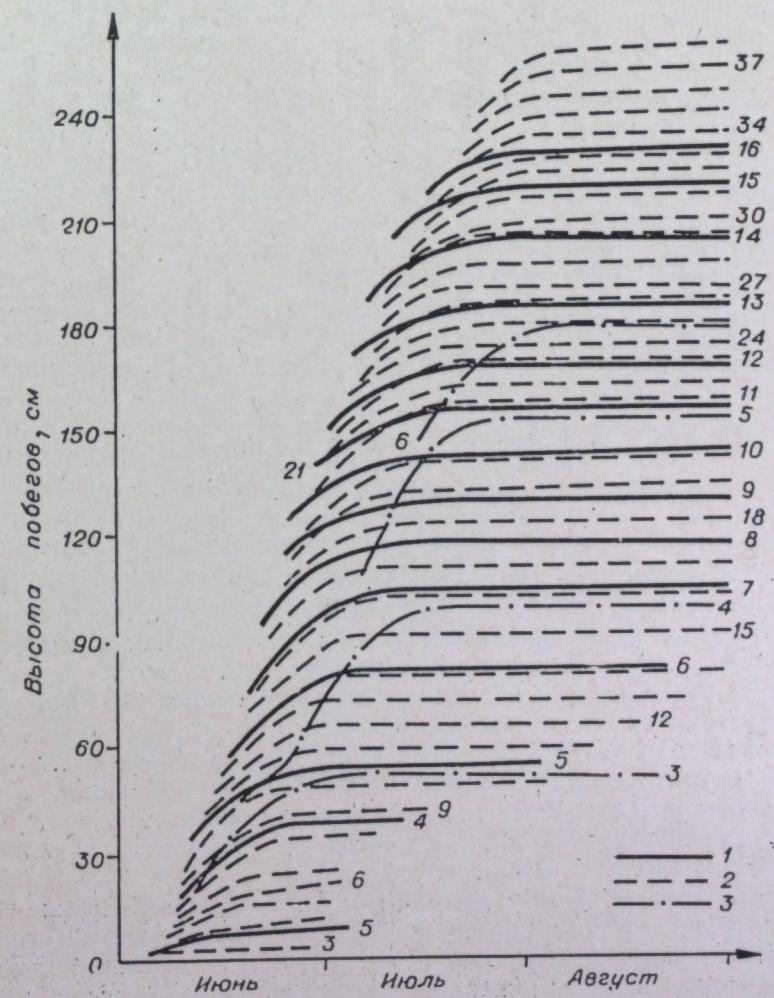


Рис. 2. Динамика высоты прикрепления листьев к стеблю у лабазника (1), крестовника (2) и борщевика (3) в пойме (1971 г.).  
Цифры — номера черешков.

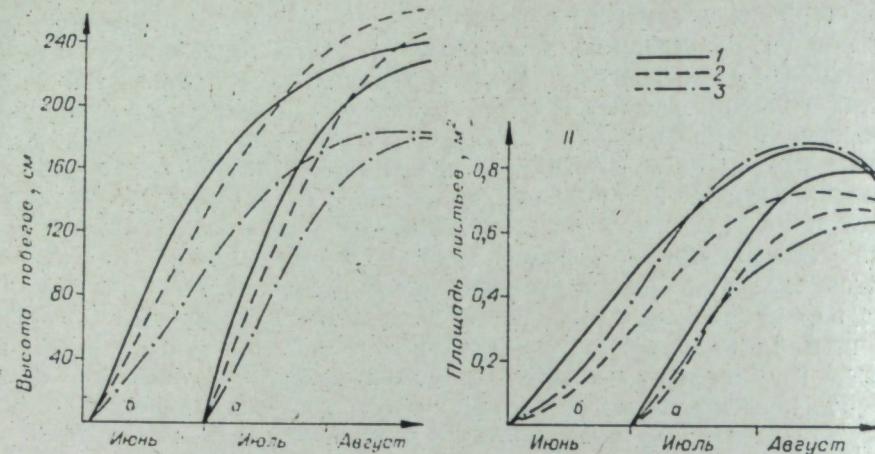


Рис. 3. Прирост в высоту (I) и нарастание площади листьев (II) побегов лабазника (1), крестовника (2) и борщевика (3) в пойме.  
а) 1969 г., б) 1971 г.

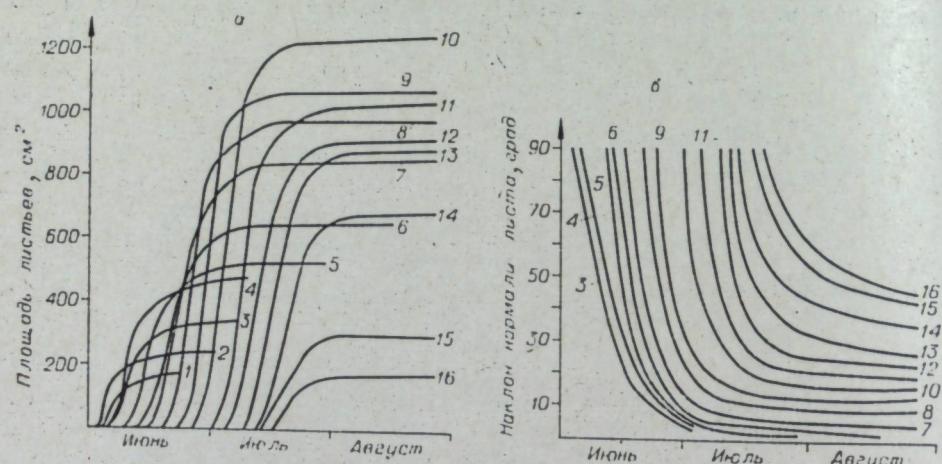


Рис. 4. Ход роста площади отдельных листьев (а) и изменение угла наклона их нормали (б) у лабазника в пойме.  
Цифры — номера черешков.

личным). Сокращение продолжительности вегетационного периода в 1969 г. (почти на 30 дней) не оказалось существенного влияния на биометрические параметры растений. Быстрое потепление в конце июня стимулировало рост побегов и развитие растений.

Нарастание площади отдельных листьев лабазника (на участке в пойме) в нижней части побегов (1—5-й листья) идет очень плавно и заканчивается через 20—25 дней (рис. 4). Наибольшая продолжительность роста листовых пластинок (30—40 дней) наблюдается в средней части побегов (6—12-й листья). У верхних листьев рост прекращается в период цветения. В середине августа максимальную площадь (более  $0,08 \text{ м}^2$ ) имели 7—13-й листья.

Азимутальный эффект у доминантов крупнотравья выражен слабо. Изменение угла нормали отдельных листовых пластинок лабазника за вегетационный период изображено на рис. 4, где наклон  $90^\circ$  соответствует вертикальному положению листа, наклон  $0^\circ$  — листу, расположенному горизонтально. В период развертывания из почек листья лабазника расположены вертикально, но с развитием листовой пластинки наклон их нормали уменьшается и у старых листьев в нижней части

побегов приближается к  $0^\circ$ . Угол наклона листьев по высоте побегов неодинаков, в нижней их части преобладают горизонтальные листовые пластинки, а в верхней — некоторые листья приобретают воронковидную форму. Проекция наклонных листьев на горизонтальную поверхность в 1,5—2 раза меньше их площади, что не только благоприятствует пропусканию солнечной радиации в глубокие слои лабазниковых ценозов, но и способствует максимальному ее поглощению при постоянном перемещении солнца по небосводу.

Угол наклона отдельных черешков у побегов лабазника за время вегетации изменяется незначительно и сохраняется на уровне  $50—60^\circ$ .

В зависимости от условий местообитания у доминантов крупнотравья меняется не только характер расположения листовых пластинок, но и их внутреннее строение. По данным Г. И. Ворошиловой и Г. А. Белой [8], лабазник в условиях надпойменной террасы имеет признаки ксероморфности. Толщина листьев у растений в пойме в 1,5 раза больше, чем на сухом участке. Полосадная ткань составляет лишь треть толщины листа. Клетки механической ткани залегают под верхним и нижним эпидермисом. Проводящие пучки в 2 раза больше по объему, чем у растений, произрастающих на сухих местах.

В листьях лабазника при недостаточном водообеспечении возрастает количество клеток с утолщенными оболочками. В листе появляется до трех слоев полисадной ткани, уменьшаются размеры межклетников. Клетки верхнего эпидермиса имеют в проекции вытянутую форму, а у нижнего эпидермиса — распластанную. В зависимости от условий экотопа меняются размеры клеток и их форма. У растений в пойме они крупнее, а на сухих местообитаниях (участок 4) — значительно мельче. Такая же закономерность отмечена и у устьичного аппарата. У растений на сухом участке форма клеток верхнего эпидермиса приобретает в проекции распластанную форму.

У крестовника и борщевика в различных условиях местообитания отмечены лишь незначительные изменения в анатомическом строении, носящие количественный характер.

Таким образом, геометрическая структура ассимиляционного аппарата доминантов камчатского крупнотравья не остается постоянной в различных экотопах. Изменение характера архитектоники растений и внутреннего строения их листьев способствует наиболее эффективному использованию потоков солнечной радиации для создания органической продукции. Различия в размещении ассимиляционных органов по высоте побегов и переменная направленность листьев — очень важные в энергетическом отношении признаки доминантов лабазниковых травостоев. Оценивая пространственное распределение и ориентацию листьев у представителей крупнотравья на Камчатке, можно признать их достаточно совершенными.

Биологический институт  
ДВНЦ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
3/V 1977

#### ЛИТЕРАТУРА

- Росс В. А., Росс Ю. К. 1969. Биометрические измерения в посевах сельскохозяйственных культур.— В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., с. 25—34.
- Лайск А. Х. 1965. Усовершенствованный фотопланиметр и приспособление для определения ориентации листьев.— В кн.: Вопросы радиационного режима растительного покрова. Тарту, с. 102—113.
- Monsi M., Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in der Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.— Jap. Journ. Bot., 14, 22—52.

4. Зайцев Г. Н. 1973. Методика биометрических расчетов. М., «Наука». 256 с.
5. Щербова М. А., Степанова К. Д. 1969. Крупнотравья на Камчатке.— В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, с. 167—180.
6. Морозов В. Л. 1974. Адаптивные особенности использования солнечной радиации высокопродуктивными травянистыми фитоценозами Камчатки.— В кн.: Биологические проблемы Севера, вып. 7. Якутск, с. 63—68.
7. Морозов В. Л. 1976. Некоторые аспекты адаптации доминантов крупнотравья по утилизации энергии ФАР (Камчатка, Сахалин). Тез. докл. Всес. симпозиума «Биологич. проблемы Севера». Петропавловск, с. 124—126.
8. Ворошилова Г. И., Белая Г. А. 1976. Адаптационные изменения в структуре листа некоторых растений Камчатки. Тез. докл. Всес. симп. «Биологич. проблемы Севера». Петропавловск, с. 64—66.

V. L. Morozov

### THE STRUCTURE OF ASSIMILATORY APPARATUS OF TALL HERB DOMINANTS IN KAMCHATKA

Depending on conditions of an ecotope, architectonics of the dominants of tall herb communities in Kamchatka changes to acquire optimum qualities. A conclusion is made about the perfection of geometric structure of assimilatory plant apparatus in relation to the solar radiation flows.

УДК 581.13+581.521(571.66)

В. Л. МОРОЗОВ

### ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КРУПНОТРАВНЫХ СООБЩЕСТВ НА КАМЧАТКЕ

Принято считать, что растения Камчатки произрастают в условиях недостаточного поступления энергии солнечной радиации, отражающейся на морфогенезе растений и их продуктивности. По нашим наблюдениям, средняя урожайность естественных травянистых сообществ на открытых местообитаниях и при постоянном затенении каменноберезняками — основной лесной формацией полуострова — оказалась очень высокой.

Крупнотравные ценозы интересны видовым составом и структурой, интенсивным ростом побегов, большим листовым индексом, высокой биологической продуктивностью. Из основных процессов жизнедеятельности крупнотравья ранее был изучен только водный режим растений [1]. Исследование фотосинтетической деятельности крупнотравных сообществ на Камчатке было начато В. А. Алексеевым [2].

Настоящая работа является разделом комплексных стационарных исследований эколого-физиологических особенностей крупнотравья Камчатки, выполнявшихся лабораторией геоботаники Биологического института в 1969—1973 гг. (пос. Нижне-Камчатск Усть-Камчатского района, пос. Пущино Мильковского района).

Средняя продолжительность безморозного периода в районе основных стационарных исследований (пос. Пущино) составляет 64 дня. Вегетационный период — 90—110 дней. Здесь выпадает 976 мм осадков в год, из них 175 мм за период активной вегетации. Средняя высота снежного покрова составляет 162 см. Приход интегральной радиации в этой части полуострова к растительным сообществам за время веге-

тации в отдельные годы колеблется от 25 до 58 ккал/см<sup>2</sup>, что в 2 раза меньше, чем для территории европейской части страны с аналогичными широтами.

Сведения о распределении потоков ФАР на территории Камчатской области отсутствовали, поэтому было предпринято изучение особенностей радиационных потоков, соотношения ФАР в прямой и рассеянной радиации, динамики и общего количества ФАР по годам и сезонам. Измерения, выполненные нами в разных точках южной части полуострова при помощи фитопиранометров ЛЭТИ [3], показали, что в зависимости от высоты солнца над горизонтом содержание прямой ФАР в интегральных потоках радиации изменяется от 30 до 46%. Содержание рассеянной ФАР при облачной погоде оказалось аналогичным, приведенному В. А. Алексеевым и В. А. Шамшиным [4]. Месячные суммы интегральной ФАР в районе исследований, по нашим данным, оказались на 0,2—0,4 ккал/см<sup>2</sup> больше, чем по расчетам Н. А. Ефимовой [5]. За время исследований поступление ФАР в период активной вегетации в верхнем течении р. Камчатки (район стационара) изменялось от 11,5 до 21,5 ккал/см<sup>2</sup>.

Поступление ФАР за вегетационный период в южной части п-ва Камчатки по сравнению с аналогичными широтами в европейской части СССР снижено на 20—30%, в отдельные годы — на 40—60%. Максимум интегральной ФАР на Камчатке из-за особенностей муссонной циркуляции атмосферы приходится не на июнь — начало июля, как это отмечено во внутренних областях страны, а на май и начало июня. Растения не могут использовать благоприятный период весенней инсоляции, так как начало вегетации не совпадает с максимальным поступлением ФАР.

Объектами исследований служили крупнотравные лабазниковые сообщества и их доминанты — лабазник камчатский *Filipendula camtschatica* (Pall.) Maxim., крестовник коноплеволистный *Senecio cannabifolius* Less., борщевик сладкий *Heracleum dulce* Fisch.

Исследования проводили в следующих местообитаниях: пойма (участок 1), склон горного увала (участок 2) и надпойменная терраса, где выделено два участка (3 и 4) с различной мощностью почвенного горизонта и соответственно с разным увлажнением [6]. Высота растений изменяется от участка 1 к участку 4 от 3,5 до 1,5 м.

Биометрические характеристики растений и сообществ изучали по методике В. А. Росса и Ю. К. Росса [7]. Для исследования фотосинтеза использовали в основном радиометрический метод. Световые кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза получены с применением листовых камер с оптическим ступенчатым клином из нейтральных светофильтров [8]. Интенсивность реального (видимого) фотосинтеза определяли кондуктометрическим прибором [9]. Для изучения температурной зависимости фотосинтеза листьев в ряде опытов температуру воздуха в камере и в замкнутой системе прибора удавалось снизить (используя снег) в 2—4 раза, по сравнению с температурой окружающего воздуха.

Наблюдения за радиационными условиями в крупнотравье проводили по методике, описанной ранее [10]. Для определения запасов надземной фитомассы крупнотравья учетные площадки 1 м<sup>2</sup> закладывали в 7—14-кратной повторности. Подземную фитомассу определяли методом монолитов с 5—9 учетных площадок 0,25 м<sup>2</sup>. Прирост корней и корневищ принимали равным 1/3 от запаса подземной фитомассы [11].

Теплотворную способность фитомассы исследовали в калориметре В-08. Сжигание органического вещества растений проводили в калориметрической бомбе (повторность 2—3-кратная), наполненной медицинским кислородом (точность ±0,1%) [12].

При оценке эффективности утилизации энергии ФАР крупнотравьем в качестве исходных данных для расчетов использовали суммы приходящей к ценозам и поглощенной растениями интегральной ФАР не только за вегетационный период, но и (для поглощенной ФАР) за более короткие промежутки времени (декада, месяц).

Параллельно с наблюдениями за радиационным режимом и фотосинтезом регистрировали показатели микроклимата в исследуемых сообществах.

Лабазник, крестовник и борщевик в условиях Камчатки характеризуются очень большой скоростью роста побегов и быстрым формированием огромной листовой поверхности. Площадь листьев у лабазника достигает 0,89, у крестовника 0,8, у борщевика 1,0 м<sup>2</sup> [6]. Самые крупные листья у доминантов крупнотравья находятся в верхней части побегов. Нижние живые листья у сообществ в период максимального развития побегов отмечены на высоте 60—100 см. Распределение площади листьев по высоте у доминантов лабазниковых травостоев в разных экологических условиях сходное. Листья разных слоев крупнотравья отличаются по возрасту и условиям, в которых они функционируют. Это отражается на их фотосинтезе, продуктивности растений и целых сообществ.

Исследования интенсивности потенциального фотосинтеза доминантов крупнотравья свидетельствуют об их высокой ассимиляционной способности [13]. Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза их листьев достигает 158—270 мг СО<sub>2</sub>/г абс. сухого веса в час. Интенсивность реального фотосинтеза при оптимальной напряженности метеорологических условий у лабазника достигает 38, у крестовника 34, у борщевика — 26 мг СО<sub>2</sub>/г·ч.

Дневные изменения ассимиляционной деятельности у доминантов выражены одно-двухвершинной кривой. Интенсивность потенциального фотосинтеза и характер его дневного хода у представителей камчатского крупнотравья зависит от ярусного расположения листьев и их возраста. Кроме того, фотосинтез разных слоев определяется неоднородностью вертикального профиля радиации в фитоценозах. Максимальная скорость ассимиляции отмечена у листьев верхних слоев, минимальная — в приземной части ценозов. Снижение максимальной интенсивности фотосинтеза нижних листьев (более чем в 2 раза) вызвано постоянным недостатком ФАР в глубоких слоях травостоев.

Оптимальная температура потенциального фотосинтеза растений около 20°C; увеличение температуры в естественных условиях до 28—32° тормозит ассимиляцию, при пониженных температурах отмечена значительная устойчивость процесса.

Сезонные изменения фотосинтеза лабазника, крестовника и борщевика в условиях оптимального водоснабжения показывают, что максимальные его величины отмечаются в период интенсивного роста (фазы бутонизации и цветения), а в конце вегетации скорость ассимиляции снижается.

При анализе световых кривых потенциальной интенсивности фотосинтеза нами установлено, что у крестовника проявляется близкая к линейной зависимость скорости фотосинтеза от плотности потоков ФАР. Световые кривые у крестовника не имеют плато насыщения. У лабазника световые кривые имеют менее выраженный линейный характер и выход кривой на плато насыщения отмечается при потоках ФАР, равных 0,27—0,35 кал/см<sup>2</sup>·мин, у борщевика выход кривой на плато отмечен при 0,37—0,4 кал/см<sup>2</sup>·мин. Наибольший угол наклона световых кривых имеет крестовник, наименьший — борщевик (лабазник занимает промежуточное положение). У более старых листьев отмечено снижение точки компенсации и уровня насыщения световых кривых потенциального фотосинтеза.

Световые кривые видимой ассимиляции у доминантов травостоев имеют четко выраженное плато насыщения радиацией при плотности потоков ФАР 0,1—0,16 кал/см<sup>2</sup> мин. На основании световых кривых реального фотосинтеза доминанты крупнотравья можно отнести к растениям, хорошо ассимилирующим органическое вещество при слабых потоках ФАР.

По максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза растения характеризуются высоким светолюбием, но в отдельные периоды световые кривые лабазника и борщевика носят признаки теневыносливости. Различия в активности фотосинтетического аппарата этих видов не противоречат общим представлениям об их экологии.

Быстрое отрастание побегов, увеличение числа листьев и их общей площади способствуют хорошему поглощению ФАР травостоями. Пропускание ФАР на уровне поверхности почвы через 20 дней вегетации крупнотравья не превышает 0,5—2%. В период полного развития травостоев (через 40—50 дней от начала вегетации) пропускание ФАР оказывается минимальным. Почти полное поглощение ФАР листьями лабазника наблюдается не только при максимальном индексе листовой поверхности 11—13, но и при 5,4 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>. Такая особенность характерна для ценозов разных местообитаний. В течение вегетации травостои в пойме поглощают около 80% приходящей к ним энергии ФАР, а в условиях недостаточного водоснабжения (участки 3, 4) не менее 65%. Следовательно, крупнотравные лабазниковые сообщества характеризуются хорошей поглощающей способностью.

Вертикальный профиль радиации в сообществах определяется в значительной степени неоднородностью распределения основных фитоэлементов в горизонтальном и вертикальном направлении. Ослабление ФАР в крупнотравных ценозах по их высоте подчинено экспоненциальному закону. Наклонное положение верхних листовых пластинок и близкая к горизонтальной направленность нижних листьев у лабазника обеспечивают наибольшее поглощение радиации при различной высоте солнца. Максимальное пропускание интегральных потоков ФАР в глубь ценозов отмечено при высоте солнца более 40°.

Радиационное поле под пологом лабазниковых сообществ в различных условиях экотопа при пасмурной погоде сходное и однородное. Наиболее существенные различия в горизонтальном распределении ФАР в травостоях на разных участках обнаружены в полуденное время при безоблачной погоде.

В зависимости от количества поступающей за вегетацию интегральной ФАР травостои в пойме (участок 1) поглощают от 9,4 до 17,6 ккал/см<sup>2</sup>. В условиях сухой надпойменной террасы сообщества способны поглощать 16,5—16,8 ккал/см<sup>2</sup> энергии ФАР.

Таким образом, своеобразие радиационных условий в крупнотравных группировках определяется их строением. Характер распределения энергии ФАР в крупнотравье указывает на возможность использования ее доминантами сообществ для создания органической продукции. Высокая поглощающая способность травостоев связана с размерами их ассимиляционного аппарата и с пространственным размещением листьев.

Через 40—50 дней от начала вегетации высота травостоев в пойме достигает 3—3,5 м. Среднее количество побегов на всех участках составляет 14—15 на 1 м<sup>2</sup>. В зависимости от эдафических условий и климатических факторов, состава и структуры травостоев индекс листовой поверхности крупнотравных ценозов изменяется от 5,5 до 13 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>. В отдельные благоприятные годы листовой индекс сообществ достигает 14,5 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>.

Анализ хода нарастания листовой поверхности показывает, что она увеличивается и достигает максимума через 30—35 дней от начала вегетации. К середине августа в пойме у крупнотравья отмирает 2,2—

3,7 м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup> листовой поверхности (20—25% площади всех листьев в травостоях). Интенсивное отмирание нижних листьев мы объясняем их естественным старением и неблагоприятными радиационными условиями под пологом крупнотравья.

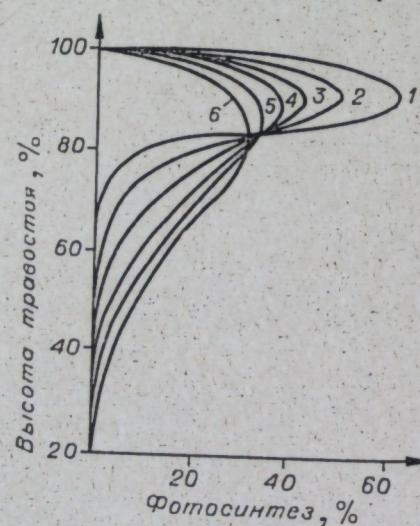
Полученные данные позволили определить фотосинтетический потенциал (ФП) крупнотравья и охарактеризовать его производительную способность за вегетационный период. Оказалось, что в конце августа ФП лабазниковых травостоев в пойме вдвое превышал производительную способность хороших агроценозов (6,5 млн. м<sup>2</sup> дней/га), а на сухой надпойменной террасе (участок 4) достигал уровня высокопродуктивных посевов (3,2 млн. м<sup>2</sup> дней/га). Высокие значения ФП показывают степень совершенства архитектоники лабазникового крупнотравья, как поглощающей системы.

Пространственное распределение листовой поверхности у крупнотравных сообществ неравномерное и определяется особенностями геометрической структуры их доминантов и в первую очередь лабазника. В самых верхних и нижних слоях листовая поверхность невелика. Основное количество листьев у крупнотравья сосредоточено в верхних слоях ценозов, где радиационные условия наиболее благоприятные для нормальной фотосинтетической деятельности.

Азимутальный эффект у доминантов крупнотравья выражен слабо. Угол наклона нормали листовых пластинок у растений в сообществе изменяется за вегетационный период от 90° до 0°. Под пологом травостоев преобладают горизонтальные листья, а в верхних слоях ценозов угол наклона нормали листовых пластинок составляет 30—45°. Часть верхних листьев у лабазника приобретает воронковидную форму, проекция которых на горизонтальную поверхность в 1,5—2 раза меньше их площади. Такая форма листьев не только благоприятствует пропусканию ФАР в глубокие слои ценозов, но и способствует максимальному поглощению потоков радиации при постоянном перемещении солнца по небосводу. Максимальное число наклонных листьев (30—40%) отмечено в травостоях с высоким листовым индексом (участки 1, 2).

Таким образом, различные наклоны листьев лабазниковых травостоев способствуют равномерному распределению ФАР по ярусам ценозов и наиболее эффективному использованию радиации. Различия в ориентации листьев — очень важный в энергетическом отношении признак высокопродуктивных крупнотравных сообществ с большим листовым индексом. Оценивая пространственное распределение листьев у исследуемых ценозов, можно признать его достаточно совершенным.

Располагая сведениями о геометрических свойствах крупнотравья, радиационных условиях в травостоих и об отношении ассимиляционного аппарата растений к различной интенсивности ФАР, мы попытались определить роль разных слоев листьев в образовании органического вещества (см. рисунок). Результаты таких расчетов не могут претендовать на абсолютную точность, но позволяют оценить возможности растений в использовании



Фотосинтетическая активность листьев различных ярусов лабазникового крупнотравья в зависимости от интенсивности потоков ФАР.

Ассимиляция при потоке ФАР, равном 0,01 (1), 0,02 (2), 0,05 (3), 0,1 (4), 0,2 (5), 0,4 кал/см<sup>2</sup> мин (6).

лучистой энергии. Основное количество органической продукции у лабазниковых травостоев образуют верхние слои листьев (слой толщиной 80—100 см), которыми создается свыше 80% всей продукции. На долю этих листьев приходится лишь половина общей листовой поверхности травостоев.

Изучение чистой продуктивности фотосинтеза (нетто-ассимиляции) крупнотравья показало, что ее наибольшие величины (20—34 г/м<sup>2</sup> сутки) наблюдаются в период интенсивного отрастания побегов, что мы связываем с использованием запаса питательных веществ из мощных корневищ.

Определение продуктивности ценозов в разных экотопах показало, что запасы надземной и общей фитомассы травостоев высокие. Надземная фитомасса составляет 340—990, а общая — 2620—5640 г/м<sup>2</sup> абс. сухого веса. Теплоторвная способность разных органов доминантов лабазникового крупнотравья в условиях Камчатки составляет 4092—4561 кал/г [12]. При анализе теплоторвной способности листьев и корней у растений из разных местообитаний прослеживается тенденция к увеличению калорийности с ухудшением их водоснабжения. Теплоторвная способность фракций фитомассы различных частей растений не остается постоянной с изменением условий местообитания, что отражается на аккумуляции лучистой энергии в годичном приросте фитомассы и ее общем запасе.

Количество запасенной в надземных органах крупнотравья энергии изменяется в разных экотопах от 1520 до 4350 ккал/м<sup>2</sup>. Запасы аккумулированной энергии в общей фитомассе огромные и составляют 10860—23990 ккал/м<sup>2</sup>. Количество энергии, накопленное в годовом приросте фитомассы, изменяется от 4630 до 10520 ккал/м<sup>2</sup>. [12].

Для определения КПД сообществ использованы не только данные о количестве энергии, запасаемой в надземных органах травостоев, но и в ежегодном приросте корней и корневищ. Оказалось, что КПД травостоев широко варьирует в зависимости от погодных условий разных вегетационных периодов и экотопа. В оптимальных эдафических условиях в надземных органах аккумулируется 1,75—3,02% приходящей ФАР, а на сухих местообитаниях (участок 4) — 0,73%. С учетом годового прироста общей фитомассы утилизация энергии ФАР, поглощенной крупнотравьем, изменяется от 3,07 до 7,95%. Средняя эффективность использования энергии ФАР травостоями оказалась очень высокой (2,5—5,5%), что позволяет сделать вывод о совершенстве этих ценозов. В конце июня — начале июля, за 20 дней вегетации травостоев, использование ФАР достигает очень высоких показателей (5,56%), а при благоприятных условиях за более короткие промежутки времени аккумулируется 12—13,1% поглощенной растениями ФАР.

При сравнении эффективности использования энергии ФАР травостоями в пойме и надпойменной террасе (оптимальные условия увлажнения, питания и недостаточные) прослеживается прямо пропорциональная зависимость между аккумуляцией энергии ФАР ценозами и индексом их листовой поверхности. Высокому листовому индексу в оптимальных условиях соответствует высокий коэффициент использования ФАР, а на сухих экотопах (участок 4) в создании органической продукции участвует значительно меньшая листовая поверхность, снижается соответственно и КПД.

Таким образом, крупнотравье не только уникальный ботанический объект, но и высокопроизводительные эффективные сообщества, обладающие определенным совершенством структуры. В суровых условиях Камчатской области эти сообщества производят огромное количество органического вещества, используя энергию ФАР с высоким КПД (в 5—10 раз превышающим расчетные материалы М. И. Будыко и Н. А. Ефимовой) [14]. По нашим данным, для создания высокого уро-

жая травостоев в условиях Камчатки с запрограммированным КПД ценозов можно ориентироваться на среднюю эффективность использования ФАР крупнотравьем в размере 3—6%, а в отдельные периоды интенсивного роста растений — 12—13%.

Исследования использования солнечной энергии крупнотравными сообществами показывают, что возможности камчатских растений в повышении биологической продуктивности не исчерпаны. Для рационального использования имеющихся резервов необходимо дальнейшее изучение фотосинтетической деятельности растений на Камчатке и разработка теоретических основ оптимизации их биологической и хозяйственной продукции.

Биологопочвенный институт  
ДВНЦ АН СССР,  
Владивосток

Поступила в редакцию  
3/V 1977

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Белая Г. А. 1974. Экология доминантов камчатского высокотравья (водный режим). Автореф. канд. дис. Владивосток, 24 с.
2. Алексеев В. А., Ефремов Д. Ф., Морозов В. Л., Степанова К. Д., Щербова М. А. 1971. Режим солнечной радиации в фитоценозах Камчатки.— В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Т. I. Владивосток, с. 237—248.
3. Козырев Б. П. 1970. Термоэлектрические фитопиранометры для абсолютных измерений фотосинтетически активной радиации (ФАР).— Физиол. раст., 17, вып. 4, с. 861—870.
4. Алексеев В. А., Шамшин В. А. 1972. Об экологии и структуре каменинобересовых лесов Камчатки.— Бот. ж., 57, № 9, 1055—1068.
5. Ефимова Н. А. 1966. Фотосинтетически активная радиация на территории СССР.— В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», с. 70—77.
6. Морозов В. Л. 1978. Структура ассимиляционного аппарата доминантов камчатского крупнотравья.— Настоящий номер журнала.
7. Росс В. А., Росс Ю. К. 1969. Биометрические измерения в посевах сельскохозяйственных культур.— В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., с. 25—34.
8. Чмора С. Н. 1969. Определение световых кривых фотосинтеза радиометрическим методом с применением камеры-клина.— В кн.: Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. М., с. 58—78.
9. Вознесенский В. Л. 1971. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. Л., «Наука», 52 с.
10. Морозов В. Л. 1973. Режим солнечной радиации в травянистых сообществах Камчатки.— Экология, № 6, с. 44—48.
11. Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. М.—Л., «Наука», 256 с.
12. Морозов В. Л., Белая Г. А. 1978. Аккумуляция солнечной энергии камчатским крупнотравьем в различных экологических условиях.— Экология, № 1, с. 34—41.
13. Морозов В. Л. 1978. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза доминантов камчатского крупнотравья.— Бот. ж., т. 63, № 5, с. 682—689.
14. Будыко М. И., Ефимова Н. А. 1968. Использование солнечной энергии природным растительным покровом территории СССР.— Бот. ж., 53, № 10, с. 1384—1389.

V. L. Морозов

#### PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY OF TALL HERB COMMUNITIES IN KAMCHATKA

It was shown that photosynthetic activity of highly productive phytocenoses in Kamchatka conditions was not always limited by the factor of light. It was established that tall herb communities in Kamchatka accumulated a huge amount of energy (about 24 000 kcal/m<sup>2</sup>) in common phytomass. The efficiency of tall herbs may reach theoretically possible meanings and considerably exceeds the productivity of certain agroecosystems.

М. В. ВОЛГИН, В. Д. ЖДАНОВ

#### К БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ТЕЛЕЦКОГО СИГА

В северо-восточной части Горно-Алтайской автономной области на высоте 436 м над ур. м. расположено Телецкое озеро. Это глубоководное, горное озеро с весьма интересным и своеобразным животным и растительным миром. Длина Телецкого озера 77,7 км, наибольшая ширина 5 км, средняя ширина 3,2 км, площадь водной поверхности 230,8 км<sup>2</sup>, показатель развития береговой линии 3,33. Наибольшая глубина озера 325 м, средняя — 174 м [1].

Глубокая впадина Телецкого озера вмещает более 43 км<sup>3</sup> пресной воды. В озеро впадает свыше 70 речек, самая значительная из них р. Чулышман. Вытекает из озера лишь одна р. Бия.

Озеро удлиненной формы, руслообразное (см. рисунок). Годовое количество осадков на юге озера 472 мм, на севере — 832 мм. Прозрачность воды до 12 м, в устьях притоков 1,5 м. Активная реакция воды слабощелочная ( $pH=7,2-7,3$ ). Вода озера слабоминерализованная, сумма ионов — 68,4. В солевом составе преобладают углекислые соли кальция. Озеро холодноводное, в течение 7 мес. охлаждено ниже 4°. Температура 14—16° держится только у поверхности и то не более месяца. В мелководных заливах вода прогревается до 10°C и выше [1, 2].

По данным С. Г. Лепневой [3], литораль (скалистая, каменистая, галечниковая, песчаная) простирается до глубины 10 м; сублитораль (песок с детритом, ил) — до 40 м; профундаль (серый плотный ил) — до максимальных глубин.

Высшая водная растительность развита слабо. Надводные и подводные растения встречаются в мелководных заливах и дельте Чулышмана.

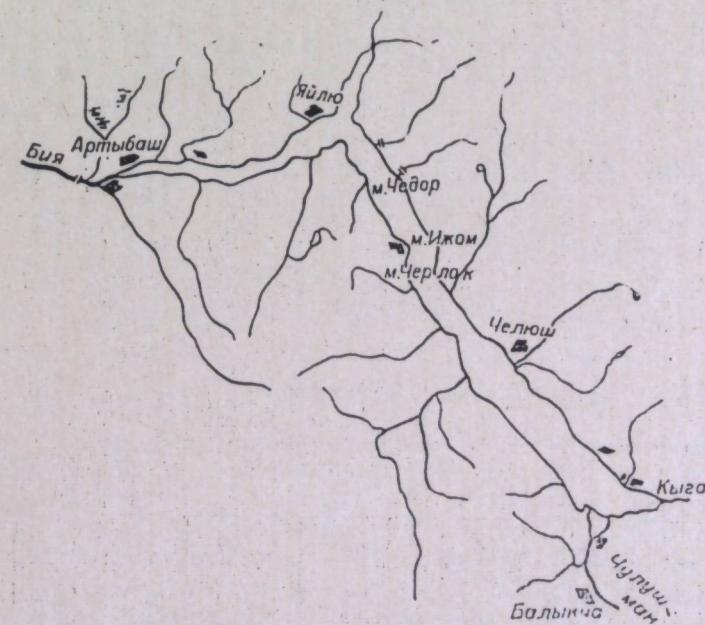


Схема Телецкого озера.

Зоопланктон и бентос бедны. Зоопланктон представлен 26 видами, донная фауна озера состоит из 169 видов. Преобладают *Chironomidae* (43 вида). Биомасса бентоса летом колеблется от 0,1 до 7,2 г/м<sup>2</sup>, в среднем 1,1 г/м<sup>2</sup>. С. Г. Лепнева относит оз. Телецкое к типу ультраолиготрофных озер.

Ледостав на озере поздний, нерегулярный и непродолжительный. В северной части озера средняя продолжительность ледостава 5,5, в южной — 3 мес. Толщина ледяного покрова 60—70 см, в отдельные годы может быть и больше. В северо-западной части озера в 1973—1974 гг. ледостав начинался в первой декаде декабря, а вскрытие в начале мая.

Ихтиофауна озера состоит из 15 видов. Телецкий сиг *Coregonus levaretus pidschian natio smitti Warpachowski* — один из главных видов в ихтиофауне озера.

В данной статье мы рассматриваем биологию размножения сига по наблюдениям, проведенным в 1973 и 1974 гг.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследований поймано в периоды открытой воды в Телецком озере, на р. Чулышмане и в верховых р. Бии 1152 сига. Сборы проводили в преднерестовый период, во время и после нереста.

Характеристика состава сига по возрасту, полу и размерам дана по анализу свежего материала, а плодовитость определялась на фиксированном (в 4%-ном формалине) материале счетно-весовым способом. Брали навеску в 1 г, от общего веса всей икры и находили сначала абсолютную, а затем и относительную (к весу тела без внутренностей) плодовитость. Вычислялся коэффициент зрелости половых продуктов (процентное отношение веса гонад к весу рыбы). В районе нерестилищ производили ежедневное измерение температуры воды ртутным термометром. Возраст рыб определялся по переднему краю чешуи при постоянном увеличении бинокуляром (окуляр 8, объектив 2).

#### ХАРАКТЕРИСТИКА НЕРЕСТИЛИЩ И ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ СИГА

Сведения об условиях размножения сига и о самом процессе нереста отсутствуют.

Сиг является осенне-нерестующей рыбой. Нерест его происходит в конце октября — начале ноября в центральной и южной частях озера на каменисто-галечном грунте во время осенней миграции из северо-западной части озера в южную. Основные нерестилища сига расположены вдоль западного берега озера от мыса Ижон до мыса Куван, а по восточному от мыса Верхний Камелик до мыса Черлок и Камгинского залива. Во время миграции сиг в массе продвигается вдоль берегов. Нерест сига протекает при температуре 5—6°C (табл. 1).

Нерестилищами сига служат подводные террасы вдоль крутых скалистых берегов и небольшие незаиленные предустевые участки некоторо-

Таблица 1  
Средняя месячная температура воды и воздуха Телецкого озера в преднерестовый период и во время нереста сига

Температура, °C	1973 г.				1974 г.			
	VIII	IX	X	XI	VIII	IX	X	XI
Воздуха	15,1	10,1	3,2	-3,6	—	—	—	—
Воды:								
Яйло . . .	13,7	12,1	6,9	4,7	15,2	10,9	7,2	4,1
Кокши . . .	12,0	10,2	6,0	3,7	13,1	9,7	6,4	3,5

рых речек. Незначительная часть сигов нерестится и в северо-западной части озера возле рек Кумзир, Эстюбе, Самыги, где имеются пригодные для нереста места. Ниже р. Самыш до истока р. Бии нерестилища отсутствуют.

#### РАЗМЕРЫ, ПОЛОВОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ТЕЛЕЦКОГО СИГА

Отлов телецкого сига ставными сетями в разных участках озера показал, что наибольшая часть стада состоит из особей 4—8 лет. Длина тела по Смитту колеблется от 15 до 39 см (табл. 2).

Таблица 2

#### Размер телецкого сига улова 1974:г. (в см)

Длина, см	Колич. экз.	%	Длина, см	Колич. экз.	%
15,1—19	49	14,1	29,1—31	8	2,3
19,1—21	145	41,5	31,1—33	7	2,0
21,1—23	79	22,7	33,1—35	2	0,6
23,1—25	26	7,5	35,1—37	1	0,3
25,1—27	20	5,8	37,1—39	1	0,3
27,1—29	10	2,9			
			Всего	348	100

Из табл. 3 видно, что в уловах преобладают рыбы возраста 4—5 лет. Соотношение самцов и самок сига по возрастным группам таково: до 4 лет преобладают самцы, во всех остальных случаях самки. В общем составе соотношение самцов и самок близко 1:1. Вес сига колеблется от 45 до 556 г у самок и от 49 до 377 г у самцов (табл. 4).

Средний вес самок во всех случаях выше, чем у самцов. Иногда самки встречаются весом 1,5—1,84 кг.

#### ПЛОДОВИТОСТЬ ТЕЛЕЦКОГО СИГА

Телецкий сиг становится половозрелым в возрасте 4—5 лет при длине (по Смитту) от 15 до 17 см и весе 50—100 г, самки созревают на год — два позже при длине тела 19—26 см и весе 70—180 г.

Плодовитость телецкого сига небольшая. Количество икринок в яйтке колеблется от 727 до 7284 и в среднем составляет 2631 икринку. Абсолютная плодовитость сига с возрастом увеличивается. Относительная плодовитость (14,5) сравнительно одинакова для всех возрастных групп (табл. 5).

Диаметр икринок колеблется от 2,1 до 2,7 мм. Нерестует сиг ежегодно. Во время нереста у самцов ясно выражен брачный наряд в виде эпителиальных бугорков на чешуе и потемнения спинной части тела. Самки остаются серебристыми, и «сыпь» выражена в меньшей степени. Соотношение самок и самцов на нерестилищах равно 1:4. Резкое преобладание самцов над самками связано с тем, что производительная способность самцов значительно выше, чем самок, т. е. отдача сперматозоидов происходит у них не сразу, а по частям, в течение нескольких дней. Таким образом, каждый самец может принимать участие в нересте неоднократно, тогда как отмечавшие икру самки сразу же покидают места нереста, что и является причиной преобладания самцов.

Известно, что плодовитость рыб зависит от многих факторов биотического и абиотического характера. В природе, как указывают многие

Таблица 3

Распределение телецкого сига в уловах по возрасту и полу

Пол	3+		4+		5+		6+		7+		8+		9+		Всего	
	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%	колич. экз.	%
Самцы	52	22,7	80	35	44	19,2	34	14,85	12	5,24	3	1,31	4	1,74	229	44,82
Самки	36	15	38	15,83	69	28,7	41	17,1	43	17,9	7	2,90	6	2,50	240	51,18
Оба пола	88	18,7	118	25,16	113	24,09	75	16,00	55	11,73	10	2,13	10	2,13	469	100

Вес телецкого сига по возрастным группам

Возраст, лет	Вес, г	Колич. экз.	Возраст, лет	Вес, г	Колич. экз.
3+	60,2(58—66)	119	7+	205(170—218)	100
4+	78(73—79)	174	8+	299(254—306)	27
5+	96(91—98)	233	9+	359(246—556)	10
6+	135(129—140)	157			

Причечание. В скобках первая цифра обозначает вес самца, вторая — самки.

Плодовитость телецкого сига по возрастным группам в 1973—1974 гг.

Возраст	Колич. экз.	Абсолютная		Относительная средняя
		колебания	средняя	
5	5	18	727—2068	1453
6	6	19	1579—4522	2660
7	7	20	1728—5004	3355
8	8	2	4147—7284	5735
Среднее	—	—	2631	14,5

исследователи [4, 5], имеется определенная зависимость между плодовитостью и выживаемостью. Чем выше плодовитость, тем меньше выживаемость, и наоборот.

Небольшая плодовитость телецкого сига объясняется, очевидно, достаточно высокой выживаемостью его потомства. Однако следует отметить, что икра сигов поедается хариусом, подкаменщиками, налимом да и самим сигом.

Большое количество сига вылавливается сетями в период его нереста браконьерами. Кстати сказать, на незаповедной части озера какой-либо охраны и контроля за соблюдением правил спортивного рыболовства не ведется.

## ВЫВОДЫ

- Газовый и гидрохимический режим Телецкого озера благоприятен для жизни сиговых рыб.

- Телецкий сиг характеризуется замедленным линейным и весовым ростом, при этом самки растут быстрее самцов.

- Стада производителей телецкого сига состоят в основном из особей длиной 17—25 см, что соответствует возрасту 4—8 лет.

- Половозрелость самцов телецкого сига наступает в возрасте 4—5 лет, самок на 1—2 года позже. Нерест происходит в центральной и южной частях Телецкого озера в конце октября — начале ноября при температуре воды 5—6°С.

- Плодовитость телецкого сига наибольшая — 7284, средняя — 2631 икринок. Относительная плодовитость 14,5 (на вес тела рыбы без внутренностей). Диаметр икринок от 2,1 до 2,7 мм.

- Во время нереста у самцов выражен брачный наряд в виде эпителиальных бугорков на чешуе и потемнения спинной части тела. Самки остаются серебряными и «сыпь» выражена в меньшей степени.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
30/V 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Иоганзен Б. Г., Гундризер А. И., Кафанова В. В., Кривошеев Г. М. 1967. Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. М., с. 309.
- Лепниева С. Г. 1950. Жизнь в озерах.— В кн.: Жизнь пресных вод СССР, т. 3. М., с. 5.
- Лепниева С. Г. 1966. Телецкое озеро как среда обитания рыб.— В кн.: Заметки по фауне и флоре Сибири. Вып. 19. Томск, с. 12.
- Никольский Г. В. 1961. Экология рыб. М., «Высшая школа», с. 150.
- Иоганзен Б. Г. 1955. К изучению плодовитости рыб.— Тр. Томского ун-та, 1931, с. 139.

M. V. Volgin, V. D. Zdanov

TO REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE SIG  
OF LAKE TELEZKOYE

Conditions of spawning, measures, sex and weight composition of population of the sig from the Lake Telezkoye and fecundity of this species were discussed.

Т. К. КАЛЬВИШ

## ДЕЙСТВИЕ ФИТОНЦИДОВ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ НА МУСКАРДИНОВЫЕ ГРИБЫ

Возбудители микозов насекомых испытывают влияние различных абиотических и биотических факторов внешней среды, которые могут оказывать негативное действие на жизнеспособность и жизнедеятельность энтомопатогенных грибов. Одним из таких факторов является фитонцидная активность зеленых листьев растений. Однако сведения о действии фитонцидов на энтомопатогенные грибы весьма ограничены [1—4].

Целью наших исследований было выяснение характера влияния фитонцидов некоторых растений на прорастание спор и рост мускардиновых грибов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучали влияние фитонцидов зеленых листьев тополя черного (*Populus nigra* L.), сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth.), осины (*Populus tremula* L.), яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.), черемухи обыкновенной (*Padus racemosa* Schneid.), облепихи крушиновидной (*Hippophae rhamnoides* L.). смородины черной (*Ribes nigrum* L.), картофеля клубневого (*Solanum tuberosum* L.), капусты белокачанной (*Brassica oleracea f. capitata* L.), свеклы (*Beta vulgaris* L.), редьки огородной (*Raphanus sativus* var. *major* L.) на мускардиновые грибы *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *B. brongniartii* (Sacc.) Petch., *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith, *P. fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith. Время проведения исследований — июль и август месяцы.

Было поставлено две серии опытов. В первой серии для исследования действия летучих фракций фитонцидов использовали следующую методику. Из питательной среды (картофельный агар и картофельный агар с глюкозой), разлитой тонким слоем, вырезали блоки и укладывали их на внутреннюю поверхность крышки чашек Петри. На каждый блок наносили по капле споровой суспензии исследуемых культур грибов двухнедельного возраста с титром около 50 тыс. спор/мл. На дно чашек эти же чашки помещали по 5 г гомогената из листьев растений. Закрытые чашки Петри герметизировали (с помощью изоленты или лейкопластиря) и ставили на 4 ч в термостат при температуре  $26 \pm 1^\circ\text{C}$ . В контрольные чашки вместо гомогената помещали дистиллированную воду. Через 4 ч дно чашек в опытных чашках заменяли другими с дистиллированной водой. Через 20 ч от начала постановки опыта подсчитывали количество проросших и непроросших спор. В каждом опыте было по шесть повторностей, в каждой повторности подсчитывали не менее 200 спор. Полученные данные статистически обработаны. О достоверности различий с контролем судили по критерию Стьюдента [5].

Во второй серии опытов для изучения одновременного действия летучих и нелетучих фитонцидов на рост мускардиновых грибов применяли метод «колодца». В чашки Петри с сусло-агаром вносили споровую суспензию и равномерно распределяли ее шпателем по поверхности агара. Чашки ставили на сутки в термостат при температуре  $26 \pm 1^\circ\text{C}$  для проращивания спор. Затем в агаровых пластинках опытных чашек

стерильным сверлом делали «колодцы» диаметром 10 мм, куда помещали гомогенат из листьев исследуемых растений. Чашки в перевернутом виде снова ставили в термостат. В течение пяти суток ежедневно наблюдали за интенсивностью роста грибов в опытных и контрольных чашках и образованием зон отсутствия роста вокруг «колодцев».

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные показывают, что летучие фитонциды большинства видов исследуемых растений оказывают ингибирующее влияние на споры мускардиновых грибов (см. таблицу). Наиболее сильным действием обладают летучие фитонциды черемухи обыкновенной и тополя черного, подавляя прорастание спор всех тестированных грибов на 95—100%.

Сильное ингибирующее воздействие на *B. bassiana*, *B. brongniartii* и особенно *P. farinosus* и *P. fumoso-roseus* оказывают фитонциды сосны обыкновенной. В меньшей степени угнетают прорастание спор мускардиновых грибов летучие фитонциды березы повислой, осины, яблони домашней и редьки огородной. В опытах с осиной споры *M. anisopliae* показали полную индифферентность к летучим фитонцидам этого растения.

Слабое ингибирующее действие на споры большинства исследованных грибов оказывают фитонциды облепихи крушиновидной, смородины черной, картофеля, капусты и свеклы. Летучие вещества, выделяемые листьями смородины и картофеля, даже стимулируют в некоторой степени прорастание спор *P. farinosus*. Такое же действие на споры *M. anisopliae* и *P. farinosus* оказывают летучие вещества, выделяемые листьями свеклы.

Результаты изучения одновременного действия летучих и нелетучих фракций фитонцидов на рост мускардиновых грибов показывают, что последние весьма чувствительны к фитонцидам некоторых растений. Наиболее исследованные патогены подавляются фитонцидами черемухи. Если в контроле рост грибов отмечали на вторые сутки, то в опытах с гомогенатом из листьев черемухи — на пятые сутки в виде отдельных колоний на расстоянии 19,5—23,0 мм от «колодцев», а в варианте Действие летучих фитонцидов некоторых растений на прорастание спор мускардиновых грибов

Вид растения	Угнетение прорастания спор, %				
	<i>B. bassiana</i>	<i>B. brongniartii</i>	<i>M. anisopliae</i>	<i>P. farinosus</i>	<i>P. fumoso-roseus</i>
Тополь черный	99,0 ± 0,2	95,2 ± 0,5	98,8 ± 0,2	99,6 ± 0,1	99,6 ± 0,1
Сосна обыкновенная	64,7 ± 1,1	64,8 ± 1,2	53,8 ± 1,1	96,1 ± 0,4	99,6 ± 0,1
Береза повислая	32,1 ± 0,8	38,0 ± 1,1	30,4 ± 1,0	24,0 ± 1,0	28,4 ± 1,1
Осина	38,5 ± 1,2	34,2 ± 1,2	23,0 ± 1,0	43,2 ± 1,2	49,8 ± 1,1
Яблоня домашняя	21,9 ± 0,9	21,5 ± 1,0	58,3 ± 1,0	36,4 ± 1,1	31,8 ± 1,1
Черемуха обыкновенная	99,8 ± 0,1	97,9 ± 0,3	99,6 ± 0,1	99,8 ± 0,1	100,0
Облепиха крушиновидная	5,0 ± 0,5	6,1 ± 0,5	40,0 ± 1,1	6,5 ± 0,6	4,3 ± 0,5
Смородина черная	3,4 ± 0,4	4,1 ± 0,4	41,6 ± 1,2	2,3 ± 0,3	2,9 ± 0,3
Картофель клубневый	7,8 ± 0,6	7,6 ± 0,6	43,6 ± 1,1	3,2 ± 0,4	3,8 ± 0,4
Капуста белокочанная	2,6 ± 0,4	2,3 ± 0,3	40,3 ± 1,2	14,2 ± 0,8	19,8 ± 0,9
Свекла	3,8 ± 0,5	2,7 ± 0,3	17,3 ± 0,9	1,08 ± 0,2	0,8 ± 0,2
Редька огородная	33,5 ± 1,0	29,6 ± 1,0	59,6 ± 1,2	26,9 ± 0,9	31,7 ± 1,1
Контроль	0,7 ± 0,1	1,3 ± 0,3	21,9 ± 1,0	4,6 ± 0,5	0,4 ± 0,1

с *P. fumoso-roseus* к концу опыта видимого роста гриба не наблюдалось.

На втором месте по силе воздействия стоят фитонциды тополя. Видимый рост грибов отмечали лишь на третьи сутки, грибы росли не в виде сплошного газона, как в контроле, а отдельными колониями. Развитие задерживалось на протяжении всего срока наблюдения. Вокруг «колодцев» с кашицей из листьев тополя наблюдалось образование зон отсутствия роста.

В опытах с листьями осины отмечено образование зон и отставание в росте у грибов *B. bassiana*, *B. brongniartii*, *P. farinosus* и *P. fumoso-roseus*. Наиболее устойчивым к действию фитонцидов осины оказался гриб *M. anisopliae*.

Отставание в росте без образования зон отмечено у всех исследованных грибов под действием фитонцидов сосны. Колонии появлялись лишь на третьи сутки и интенсивность роста была гораздо слабее, чем в контрольных чашках. Уменьшение скорости роста грибов в течение четырех суток наблюдалось под воздействием фитонцидов редьки. Наибольшая чувствительность к этому растению зафиксирована у *M. anisopliae*. Незначительное угнетение в течение первых двух суток отмечено у *B. bassiana*, *B. brongniartii* и *P. fumoso-roseus* под влиянием фитонцидов бересклета. На третьи сутки газоны в опытных чашках уже не отличались от таковых в контрольных. Одновременное действие летучих и нелетучих фитонцидов остальных растений не оказывало заметного ингибирующего влияния на рост мускардиновых грибов.

В опытных чашках с гомогенатами из листьев яблони и облепихи было отмечено образование валиков вокруг «колодцев» в результате интенсивного роста мицелия исследованных грибов. Это дает основание считать, что тканевые соки листьев указанных растений содержат вещества, стимулирующие рост мускардиновых грибов.

При сравнении данных, полученных в обеих сериях опытов, можно отметить, что фитонциды исследованных растений в большей степени угнетают мускардиновые грибы на стадии прорастания спор. На рост мицелия они действуют гораздо слабее.

## ВЫВОДЫ

1. Мускардиновые грибы *B. bassiana*, *B. brongniartii*, *M. anisopliae*, *P. farinosus* и *P. fumoso-roseus* проявляют различную чувствительность к фитонцидам зеленых листьев 12 видов исследованных растений. Наиболее сильное угнетение прорастания спор и роста грибов вызывают фитонциды черемухи обыкновенной, тополя черного, сосны обыкновенной и осины.

2. Тканевые гомогенаты из листьев яблони домашней и облепихи крушиновидной содержат вещества, стимулирующие рост мускардиновых грибов. Такое же воздействие оказывают летучие вещества, выделяемые листьями смородины черной и картофеля клубневого, на прорастание спор *P. farinosus*, и летучие вещества из листьев свеклы — на прорастание спор *P. farinosus* и *M. anisopliae*.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
9/II 1978

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ованесян Т. Т. 1949. Влияние фитонцидов на возбудителя мускардина *Botrytis bassiana* у тутового шелкопряда. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 9, с. 26—30.
2. Ованесян Т. Т. 1953. Влияние фитонцидов чеснока на возбудителя мускардина тутового шелкопряда. Микробиология, 22, вып. 1, с. 61—63.

3. Ризванов К. 1972. Въерху antimicrobните свойства на зелените листа на някои растения по отношение на *Bacillus thuringiensis* Berl., *Bac. cereus* KR<sub>3</sub> Rizv. и *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. В сб.: Исслед. по биол. борба с вредит. на раст., кн. 1, с. 227—236.
4. Тюльпанова В. А., Хярг Г. Н., Попруго Т. И., Тюльпанов В. Г. 1975. Влияние фитонцидов некоторых компонентов хвойного фитоценоза на энтомопатогенный гриб *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. В сб.: Биология микроорганизмов и их использование в народном хозяйстве, вып. 2. Иркутск, с. 220—227.
5. Плохинский Н. А. 1970. Биометрия. М., Изд-во МГУ.

T. K. Kalvish

## THE EFFECT OF PHYTONCIDES OF SOME PLANTS ON THE GROWTH OF MUSCARDINE FUNGI

The sensibility of muscardine fungi such as *Beauveria bassiana*, *B. brongniartii*, *Mettarrhizium anisopliae*, *Paecilomyces farinosus* and *P. fumoso-roseus* towards the phytocides of 12 plant species doesn't remain the same with each species.

The germination of spores and the growth of the above fungi are most strongly suppressed by the phytocides of the following plants: Bird — cherry (*Padus racemosa* Schned.), Poplar nigra (*Populus nigra* L.), Asp (*Populus tremula* L.) and Pine (*Pinus silvestris* L.).

УДК 595.768.24

Н. Г. КОЛОМИЕЦ, Д. А. БОГДАНОВА

## ФЕНОЛОГИЯ КОРОЕДА-ДЕНДРОКТОНА НА ЮГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

При энтомологических исследованиях независимо от того, преследуют ли они научные или прикладные цели, важно регистрировать возрастной состав популяции насекомых.

Разные виды насекомых различаются по времени размножения в течение года. В умеренной зоне размножение ряда насекомых происходит в течение почти всего вегетационного периода. Вместе с тем можно выявить переходы к видам с очень коротким периодом размножения. У одних видов насекомых в течение вегетационного периода сменяется несколько поколений, у других размножение происходит после длительного, подчас многолетнего предпропродукционного периода.

Предлагаемая работа посвящена выяснению особенностей жизненного цикла и географическому изображению чередования фаз онтогенеза короеда *Dendroctonus micans* Kugel. (*Coleoptera, Ipidae*). В последние годы на юге Западной Сибири дендроктон приобрел широкую известность как вредитель культур сосны обыкновенной. Поселяясь у основания деревьев (рис. 1), жуки и личинки короеда питаются лубом сосны, окольцовывают ее, и дерево погибает. Таким образом, дендроктон наносит большой экономический ущерб. На больших площадях с этим короедом ведут химическую борьбу, для ее организации нужны сведения о фенологии насекомого.

В жизненном цикле дендроктона отмечено много интересного. Так, на Кавказе на зимовке встречаются яйца, личинки, куколки и жуки разной степени развития [1]. Правда, не все зимующие фазы одинак-



Рис. 1. Комель сосны, заселенной дендроктоном.

коно хорошо выдерживают условия зимовки. Продолжительность генерации короеда на Кавказе зависит от высоты местности над уровнем моря. В поясе с отметками до 1200 м она однолетняя, выше — двухлетняя. В Карпатах [2] генерация дендроктона однолетняя, зимуют личинки и жуки, откладывавшие яйца. По другим данным [3, 4], продолжительность развития короеда более одного года. В Прибалтике [5] дендроктон имеет двухлетнюю генерацию, зимают один раз жуки и один раз личинки. В Якутии [6] личинки короеда зимают 2 раза, и, по-видимому, вредитель имеет трехлетний цикл развития.

Графическое изображение биологического цикла дендроктона для условий Западной Европы находим у П. Карле [7].

Фенология короеда в Сибири до нас не изучалась. При расшифровке биологического цикла большого елового лубоеда мы сочетали методы стационарных и экспедиционных исследований. Стационарные наблюдения проводили в Тропинском урочище Колыванского лесхоза Новосибирской области. Во время маршрутов в очаги дендроктона, действующие в соседних с ней областях, вели наблюдения за развитием и деятельностью короеда в конкретных условиях.

Тропинское урочище расположено в северо-восточной части Новосибирской области, на стыке двух лесорастительных подзон Западной Сибири: южной сосново-березовой тайги и оstepненных островных и ленточных сосново-осиново-березовых лесов. Климат района исследований резко континентальный. В течение летнего периода здесь, как и на всей территории Западной Сибири, отмечается большое разнообразие погодных условий. Важнейший климатический фактор — азиатский максимум давления (сибирский антициклон) — определяет направление господствующих ветров и зону полярного фронта, смену областей низкого и высокого давления и интенсивность протекания метеорологических явлений.

Наши наблюдения\* охватывают вегетационные периоды 1975, 1976 и 1977 гг., существенно различавшиеся сменой погодных условий. Лето 1975 г. было сухим и прохладным, 1976 г. — дождливым и теплым и 1977 г. — засушливым и зноным. Зима 1976/77 г. отличалась на редкость сильным морозом.

Приступая к изложению оригинальных материалов по фенологии и биологии дендроктона, считаем необходимым сделать следующие за-

\* В полевых и камеральных исследованиях большую помощь оказала нам В. М. Агаркова.

мечания. На юге Западной Сибири дендроктон развивается в основном по двухлетней генерации [8]. Она усложняется частичной факультативной однолетней генерацией и наличием малочисленного сестринского поколения, которые составляют скорее исключение, чем правило.

Дендроктон — гетеропопуляционный вид. На подъеме градационной кривой каждая территориально изолированная популяция (все очаги возникли в посадках сосны вне ареала естественного произрастания этой породы) имеет свой более или менее фиксированный «летний год». На территории Новосибирской области за время наших исследований имелись очаги размножения, в которых лёт дендроктона наблюдался только по четным календарным годам (в большинстве лесхозов), только по нечетным (Инское лесничество Новосибирского лесхоза) и ежегодно (Тогучинский лесхоз). В последнем случае преобладало «основное» поколение вредителя, а не «промежуточное».

Для биологического цикла дендроктона характерны сильно растянутая во времени стадия взрослого насекомого (имаго) и стадия личинки (рис. 2). В очагах лубоеда с гетероциклическим развитием жуков и личинок можно обнаружить практически в любой день года. Почти всю жизнь жуки проводят под корой деревьев. Вне дерева они находятся лишь несколько часов, пока из мест выплода перелетают на ближайшие ослабленные деревья и втаскиваются в них. Жуки выплываются из куколок с начала июля до конца августа. Они появляются с недоразвитыми половыми продуктами и нуждаются в дополнительном питании. Для этого жуки втаскиваются под кору того же дерева, где состоялся выплод, или на соседние деревья, где самки делают новые ходы в сочных частях коры. Ясно выраженного периода лёта у жуков нет. Возможно, они летают в поздние вечерние илиочные часы. За все годы наблюдений нам удалось поймать вне дерева (в траве) только одну самку дендроктона. Чаще всего совершают длительные перелеты жукам нет надобности. Поиск пары и спаривание происходят как в местах выплода, так и в местах дополнительного питания. Таким образом, в местах выплода скрещиваются особи, имеющие общих родителей (инбридинг), а в местах дополнительного питания свободно осуществляется панмиксия. Спарившиеся жуки перезимовывают и становятся деятельными в середине мая следующего года, но к откладке яиц приступают лишь в первой декаде июня, чаще в середине этого месяца. Самцы дендроктона исключительно полигамны и, естественно, встречаются в меньшем количестве, чем самки. Так, по данным вскрытия 500 жуков, извлеченных из ходов дополнительного питания, в Тропинском урочище летом 1977 г. было 74 самца и 426 самок, иными

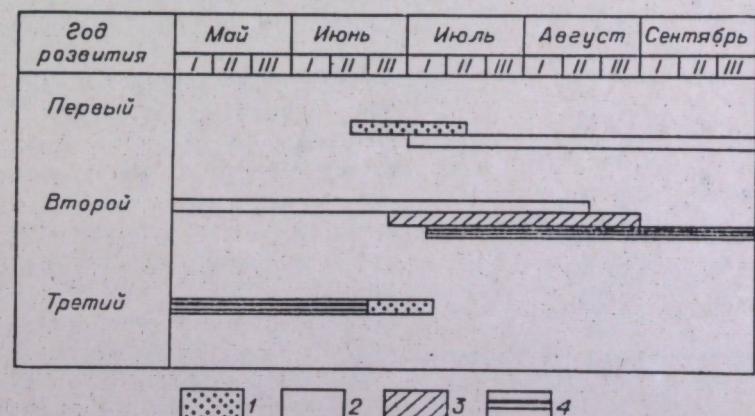


Рис. 2. Схема развития дендроктона в Западной Сибири (Новосибирская область, Колыванский район):  
1 — яйцо; 2 — личинка; 3 — куколка; 4 — жук.

словами, соотношение полов составило 1:6 в пользу самок. Весной 1976 г., после перезимовки, вскрыто 100 жуков дендроктона, извлеченных в этой же лесной даче из маточных ходов. В их числе оказалось только 4 самца. Эти данные свидетельствуют о том, что самки всегда встречаются в большом количестве, а из того, что перезимовывает некоторое количество самцов, можно заключить, что не все самки зимуют в оплодотворенном состоянии.

После зимовки в комлевой части сосен, кедров и елей, обычно в зоне корневой шейки, скапливается до 230 самок. Они ведут себя различно: одни расширяют зимовочные ходы в маточные, непосредственно на границе со старым местом развития, другие вылетают, чтобы заселить новые деревья.

В подходящем дереве самка выгрызает маточный ход и откладывает до 250 яиц. Живица сосны оказывает на жуков скорее аттрактивное, чем репеллентное или токсическое воздействие. Стоит поселиться на сосне хотя бы одному жуку для дополнительного питания или откладки яиц, как вскоре здесь появляются другие, иногда десятками. Во время втачивания в кору и дополнительного питания жуки буквально плавают в смоле.

Самки, занятые расширением маточного хода и откладкой яиц, встречаются в природе с конца мая до конца июля, единичные кладки яиц попадаются до конца августа. В Сибири в отличие от Карпат [2] и Кавказа [1] самки начинают откладку яиц не в год вылупления, а лишь после зимовки. По сравнению со странами Европы [3, 4, 7] фаза яйца в Сибири проходит в более сжатые (почти в 2 раза) календарные сроки и приходится на самое теплое летнее время (см. рис. 2).

Эмбриональное развитие длится 3—4 нед. Поскольку яйцекладка одной самки растянута во времени, откладка яиц жуками популяции продолжается около двух месяцев, то и вылупление личинок в природе растягивается. Они появляются в конце июня, живут до осени, в конце сентября в массе достигают 2—3-го возраста, переходят в недеятельное состояние и зимуют. Начало вылупления личинок дендроктона основного поколения совпадает с началом образования куколок в промежуточном поколении и наоборот.

До зимовки личинки дендроктона живут в месте откладки яиц самкой: на стволе, у корней шейки, на корневых лапах (рис. 3). Ближе к зиме они спускаются к корням. После супоросой зимы 1976/77 г. все личинки короеда находились на уровне корневой шейки и под корой толстых корней, часто в пазухах разводилок на глубине до 25 см. Здесь они надежно защищены от мороза, энтомофагов и применяемых инсектицидов.

Перезимовавшие личинки выходят из оцепенения в середине мая. Основная масса их заканчивает питание к концу июня, во второй половине июня наблюдается массовое превращение в куколку, но в отдельных короедных семьях личинки пытаются до конца второй декады августа. В гнездах, вскрытых 16 июля 1977 г., было 50,7% куколок и 49,3% личинок, молодых жуков не найдено, 6 августа того же года в ходах находилось 62,3% молодых жуков и 37,7% куколок. При обследовании комлевой части сосны, заселенной

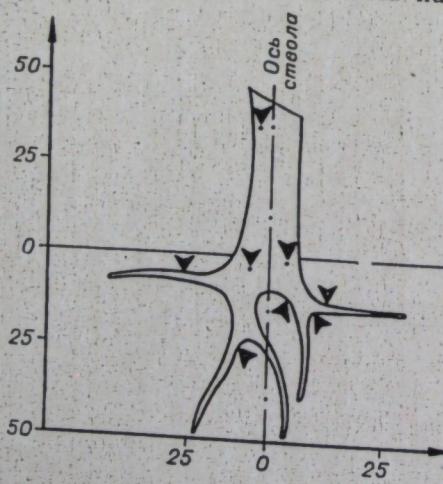


Рис. 3. Типичные места поселения дендроктона на хвойных деревьях в Западной Сибири (0 — поверхность лесной подстилки; размеры в см.).

лубоедом, 18 августа 1977 г. соотношение фенофаз было другим: молодых жуков 20,7% куколок 76 и личинок 3,3%. Это говорит о том, что в гнездах, основанных в поздние сроки — в конце июля — половина августи, преимагинальные фазы короеда встречаются до конца сентября следующего года.

В Сибири, как и в других местностях, в процессе роста личинка дендроктона линяет 4 раза и, естественно, проходит 5 возрастов, которые различаются по ширине головных капсул и при некотором навыке различимы органолептически. Как имаго, так и личинок дендроктона в очагах размножения с гетероциклическим развитием можно обнаружить в течение круглого года.

Первые куколки короеда появляются в третьей декаде июня. Массовое превращение в куколку происходит в середине июля. Последние куколки попадались при раскопках коры в последний день сентября. Фаза куколки в наших условиях продолжается около 2 нед.

Учитывая, что к применяемым в настоящее время препаратам хлорофоса и гексахлорана наиболее чувствительны жуки короеда, химическую борьбу с дендроктоном следует вести с этой фазой развития насекомого, преимущественно в первой половине лета (в период размножения).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Трехлетними исследованиями установлено, что *Dendroctonus micans* Kugel. на юге Западной Сибири имеет двухлетнюю генерацию, которая, как и у других гетеропопулятивных видов насекомых, усложняется факультативной частичной однолетней генерацией и сестринским поколением. В течение биологического цикла зимовка первый раз проходит в фазе личинки и второй раз в фазе жука.

Определены продолжительность всех фаз онтогенеза в природе, важные черты биологии короеда.

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

Поступила в редакцию  
24/X 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Кобахидзе Д. Н., Мурусидзе Б. В., Жарков Д. Г. 1969. О зимовке большого лесового лубоеда в условиях Боржомского ущелья. — Матер. сессии Закавказского совета по координации научно-исследовательских работ по защите растений. Т. 4. Баку, с. 389—392.
2. Мельникова Н. И. 1962. Наблюдения за короедом *Dendroctonus micans* Kug. в Подмосковье. — Зоол. ж., 44, № 12, 234—240.
3. Istrate G., Ceianu I. 1972. Date fenologice privind dezvoltarea gindacului de scoarta *Dendroctonus micans* Kug. in nordul carpatilor orientali. — In: Studii si comunicari de ocrotirea Naturii Suceava, p. 257—267.
4. Istrate G. Observatii asupra activitatii in perioada de zbor a lui *Dendroctonus micans* Kug. (Coleoptera, Scolytidae). — In: Studii si comunicari. Suceava, 1972, p. 247—255.
5. Rõjgas P., Voolma K. 1977. Hiidurask. — In: Eesti loodus, c. 240—244.
6. Аверенский А. И. 1971. К фауне короедов (Coleoptera, Ipidae) хвойных пород Юго-Западной Якутии. — В кн.: Вредные насекомые и гельминты Якутии. Якутск, с. 12—16.
7. Carle P. 1975. *Dendroctonus micans* Kug. (Col., Scolytidae), l'Hylesine geant ou dendroctone de l'épicéa. (Note bibliographique). — "Biologie et foret", 27, N 2, 115—128.
8. Коломиец Н. Г., Богданова Д. А. 1976. Массовое размножение дендроктона. Лесн. хозяйство, № 12, 71—73.

**PHENOLOGY OF THE EUROPEAN BARK BEETLE  
IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA**

Results of examination of life-cycles of *Dendroctonus micans* Kugel. (Coleoptera, *Ipidae*) in the Novosibirsk, Kemerovo and Tomsk districts are presented.

УДК 595.7+632.7

И. Б. КНОР, И. А. ТИБАТИНА

**ЭКОЛОГИЯ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА  
(*LOXOSTEGE STICTICALIS* L.) В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Проблема защиты сельскохозяйственных культур от вредителей имеет важное государственное значение. Из насекомых фитофагов большой вред культурным растениям наносит луговой мотылек — широкий полифаг, характеризующийся периодически повторяющимися вспышками массового размножения. Несмотря на значительные исследования, проведенные по проблеме лугового мотылька в европейской части СССР и в Сибири, многие ее стороны изучены недостаточно: в частности, не удовлетворительно разработана теория динамики численности вредителя. Необходимы дальнейшие исследования его экологического-географических особенностей и закономерностей изменения численности.

Проблема лугового мотылька, как и других опасных энтомовредителей, является экологической проблемой. Причины, обусловливающие флюктуации численности, возможно выяснить только при всестороннем изучении жизни отдельных популяций мотылька на всех фазах вспышечного цикла. Конечная цель таких исследований — разработка научных основ долгосрочного прогнозирования массовых размножений, вредителя, что обеспечит своевременную защиту урожая.

В 1977 г. начаты исследования биологии и экологии лугового мотылька в Западной Сибири. Экспериментальные работы проводились в условиях полевой лаборатории на Карасукском стационаре Биологического института СО АН СССР (Новосибирская обл.). Маршрутными исследованиями были охвачены южные районы Новосибирской области и ряд районов Алтайского края с наибольшим распространением лугового мотылька.

**БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГУСЕНИЦ  
В АГРОЦЕНОЗАХ**

Изучение этого вопроса позволяет выяснить места концентрации коконов вредителя, что важно при планировании обработок.

В рассматриваемом регионе, как и в европейской части СССР, наибольшую опасность для урожая представляет зимующее поколение. Зимующие гусеницы мотылька концентрируются преимущественно на невспаханных участках с относительно рыхлой почвой, таковы не ежегодно перепахиваемые угодья и земли, изъятые из севооборотов.

В Краснозерском районе (Новосибирская обл.) и в Краснощековском районе (Алтайский край) основная масса гусениц вредителя в 1977 г. зимовала в полезащитных лесополосах, на полях многолетних

трав, по кромкам полей и обочинам дорог. Относительно высокая численность зимующих коконов мотылька регистрировалась на целинных участках вблизи пресных водоемов (пруды, ирригационные каналы и др.). Такая резервация вредителя нами выявлена в Каменском районе Алтайского края, максимальная плотность коконов там составляла 24 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Заметно меньшая численность зимующих гусениц отмечена на улучшаемых пастбищах и единичная на полях, занятых пропашными культурами. В 1977 г., характеризовавшемся в Западной Сибири заметной тенденцией к затуханию вспышки, гусеницы мотылька пытались и завершили развитие там же, где самками были отложены яйца.

**ФЕНОЛОГИЯ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА**

Луговой мотылек относится к поливольтичным насекомым. В пределах СССР, в зависимости от климатических условий, в течение года развивается от одного до четырех поколений. На юге Западной Сибири, как правило, имеется два поколения вредителя, лишь при особо теплой осени возможно третье поколение.

Лет бабочек зимовавшего поколения начинается на стыке весны и лета при устойчивой среднесуточной температуре около 10°C. Календарные сроки начала лета бывают различными в зависимости от состояния основных элементов погоды. Разница во времени начала лета мотылька в разные годы равняется примерно двум декадам. По средним многолетним данным (бюллетени станций защиты растений), на большей части рассматриваемого региона бабочки начинают встречаться в первых числах июня. В 1977 г. весна была ранней и теплой. В юго-западной части Новосибирской области и в Каменском районе Алтайского края начало лета мотылька зафиксировано в первых числах третьей декады мая. Фенологически это связано с началом цветения одуванчика, ириса желтого и других раннецветущих растений. Похолодание, наступившее в конце месяца, несколько задержало дальнейший вылет бабочек. Массовый лет мотылька зарегистрирован лишь в начале июня.

Продолжительность лета бабочек лугового мотылька в разные годы неодинаковая. Она зависит от синоптической ситуации, которая регулирует длительность отдельных фаз вредителя. В 1977 г. в Кулундинской группе районов Новосибирской области лет мотылька зимовавшей генерации в общей сложности продолжался около двух месяцев (3-я декада мая, июнь, 1-я и 2-я декады июля). Из-за большой сухости первой половины лета воспроизводственный потенциал популяции практически не был реализован. При самом тщательном обследовании биотопов, предпочтительных вредителю, гусеницы найдены только единично. Растворимость имаго лугового мотылька, характеризующегося коротким циклом развития, является, вероятно, филогенетически обусловленной особенностью, позволяющей виду «пережить» неблагоприятный период. Действительно, в последних числах июня — начале июля в названных районах повсеместно прошли дожди, и некоторые самки, напитавшись, частично отложили яйца. При вскрытии отловленных в это время в природе бабочек у всех самок отмечены хорошо сформировавшиеся генеративные органы, включавшие зрелые и созревающие яйца. Яйца откладывались в основном в сумерках и ночью. Миграции самок в период размножения нами не отмечены. Кладки яиц и молодые гусеницы встречались в тех же биотопах, где произошло отложение имаго и на смежных участках с сорной растительностью. Эмбриональная стадия лугового мотылька в условиях полевой лаборатории при среднесуточной температуре около 21°C и относительной влажности

воздуха 68% длилась от 5 до 7 сут. При более высокой температуре развитие в фазе яйца сокращалось до 2–3 сут.

Гусеницы в лаборатории развиваются 15–17 сут. Они очень прожорливы и при благоприятном гидротермическом режиме пытаются практически круглые сутки. Спектр кормовых растений гусениц очень широкий. В садках они прекрасно развивались на многих дикорастущих и культурных растениях. Отрицательные результаты нами получены только при их вскармливании на злаковых и на капусте. Фаза куколки в лаборатории длилась около двух недель.

В 1977 г. лет мотылька летней генерации в степной Кулунде (с. Ключи, Алтайский край) отмечен в первых числах августа, а несколькими днями позже он начался в лесостепной Кулунде (с. Краснозерское, Новосибирская обл.) и регистрировался нами в течение полутора месяцев. Последний раз несколько экземпляров бабочек летнего поколения отловлено 15 сентября около с. Краснощеково Алтайского края.

Вследствие крайне низкой плодовитости зимовавшего поколения из-за отсутствия осадков в первой трети лета, лет бабочек летней генерации повсеместно был очень слабым. Многими пунктами прогнозов и сигнализации он вообще не отмечался.

#### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ПРИРОДУ РАЙОНОВ МАССОВОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА

На протяжении истории заселения Западной Сибири наиболее интенсивно осваивалась лесостепная зона, характеризующаяся лучшими почвенно-климатическими условиями для развития сельского хозяйства. Чрезвычайно сильному антропогенному воздействию природа лесостепи подвергается в настоящее время.

На юге Западной Сибири во все возрастающих масштабах применяется искусственное дождевание посевов и обводнение пастбищ, быстрыми темпами строятся оросительные системы. Значительный экологический акцент в ценозах лугового мотылька приобретает наметившийся в последние годы включение в севообороты ряда пропашных культур и особенно многолетних трав. Структура посевых угодий в хозяйствах такова, что около 25% обрабатываемой площади занята многолетними травами, подсолнечником, овощами, корнеплодами и кукурузой, являющимися прекрасным кормом для гусениц мотылька.

Положительное влияние на популяции вредителя несомненно оказывает также лесомелиоративное строительство. В настоящее время в Западной Сибири при защитном лесоразведении высаживается много ягодных кустарников ( смородина, вишня, облепиха, лох, яблоня, акация и др.), являющихся хорошими нектароносами. Бабочки, нуждающиеся в дополнительном питании, в изобилии находят его в лесополосах. Лесные полосы часто являются и местом концентрации зимующей фазы вредителя. В 1977 г. по результатам ранневесеннего обследования сельскохозяйственных угодий Краснозерского и Карасукского районов Новосибирской области численность коконов в лесных полосах была наибольшей и в среднем равнялась 45–50 экз. на 1 м<sup>2</sup>.

#### ПРИЧИНЫ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА

Авторы работ [1–5] массовое размножение лугового мотылька объясняют благоприятными экологическими и синоптическими условиями. На юге Западной Сибири, как и в европейской части

СССР, численность вредителя нарастает в годы повышенного увлажнения.

Материалы экспериментальных исследований биологии лугового мотылька в лабораторных условиях подтверждают мнение о том, что плодовитость самок мотылька, влияющая на динамику численности вредителя, зависит от наличия высококачественного корма. По нашим наблюдениям и многочисленным литературным данным [6–8], полноценным кормом для бабочек является жидкий нектар с невысокой концентрацией сахаров.

В агроценозах много цветущих растений, которые могут в достатке обеспечить бабочек нектаром. Однако вследствие часто случающихся в начале лета засух растения цветут плохо, а образующийся нектар отличается высокой концентрацией сахаров. В такие годы самки не могут допиться полноценным кормом, что приводит к частичной или полной дегенерации их репродукционных органов. Другими словами, плодовитость самок мотылька, варьирующая в очень широких пределах, лимитируется наличием в агроценозах жидкого нектара или воды.

Вероятно, бабочки в состоянии пить только воду в виде капель росы, дождевых капель и капель, образующихся при искусственном дождевании, а также поглощать воду из влажной почвы. Даже при самом остром дефиците воды, какой наблюдался в первую треть лета 1977 г., нами не регистрировались миграции или скопления бабочек около каких бы то ни было источников пресной воды (озера, реки, арыки, дорожные кюветы, лужи и т. д.).

Наши наблюдения, а также литературные данные позволяют считать, что формирование и развитие очагов массового размножения лугового мотылька сопряжены с наиболее важными в энтомологическом отношении метеорологическими элементами. Вспышки реализуются в случае выпадения значительных осадков в течение двух и более лет подряд. Относительно высокая температура способствует быстрому созреванию бабочек и обеспечивает оптимальные условия откладки яиц и развития гусениц.

Нами проведено сравнение среднесуточных температур и норм осадков за 1973–1975 гг. со средними многолетними показателями в районах последнего массового размножения лугового мотылька в Западной Сибири (табл. 1, 2). Материалы табл. 1 характеризуют отклонения среднемесячных температур вегетационного периода от средних многолетних, эти показатели существенно отличаются за три анализируемых года. Среднемесячная температура в большинстве пунктов в 1973 и 1974 гг. была выше средней многолетней. Сравнение анализируемых данных с материалами табл. 2 подтверждает, что упомянутые годы на большей части территории были засушливыми. Только в некоторых районах периодически складывались благоприятные условия увлажнения, стимулировавшие нарастание численности вредителя.

Довольно своеобразным по гидротермическому режиму оказался 1975 г. Среднемесячная температура в начале лета повсеместно оказалась ниже многолетней нормы, а осадков за это время выпало много, особенно в апреле и мае. Так, по данным Алтайской станции защиты растений, в апреле на большей части территории края выпало от 1,5 до 4-х месячных норм осадков. Кроме того, как видно из табл. 2, очень влажной была и осень предшествующего года.

Таким образом, весной 1975 г. во многих административных районах юга Западной Сибири сложились исключительно благоприятные условия для вегетации растений. Не приходится сомневаться, что в этот год повсеместно обильно цветли нектароносы и бабочки лугового мотылька были в достатке обеспечены полноценным кормом. Послед-

**Таблица 1**  
Отклонения среднемесячных температур вегетационного периода от средних многолетних в районах массового размножения лугового мотылька (°C)

Метеостанция	1973 г.									1974 г.									1975 г.								
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX		
<i>Новосибирская область</i>																											
Купино	+0,6	+2,3	-0,4	+1,0	+0,5	+2,5	+0,8	+1,7	+0,3	+0,2	-1,5	+0,1	+1,8	+0,1	+0,1	-1,3	-0,5	+1,3	-0,4	-0,4	+0,1	+0,7	-1,3	+0,1	+0,7	-0,4	+0,8
Здвинск	+0,5	+2,4	-0,1	+1,0	+0,6	+2,5	+0,4	+1,5	+0,1	-	-1,3	-0,5	+1,3	-0,5	-1,3	-0,8	+1,2	0	-0,8	+1,2	0	+1,2	-0,6	+1,0	-0,3	+0,6	-0,3
Довольное	+0,4	+1,9	0	+1,4	+1,3	+2,6	+0,3	+1,0	+0,7	+0,7	-1,0	-0,8	+1,0	-0,8	-1,0	-1,5	-1,0	+0,9	+0,9	-0,6	-0,6	+1,5	-0,6	+1,5	-0,6	+1,5	-0,6
Кочки	-0,5	+1,7	-0,1	+1,2	+1,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Краснозерск	-0,2	+2,3	0	+0,8	+0,8	+2,3	+0,9	+1,2	+0,7	+0,7	-1,4	-0,5	+1,3	-0,5	-1,4	-1,4	-1,0	+0,9	+0,9	-0,6	-0,6	+0,7	-0,2	+0,7	-0,2	+0,7	-0,2
Карасук	+0,8	+2,4	0	+1,1	+0,3	+2,6	+0,6	+1,2	+0,6	+0,6	+1,3	-0,4	+1,4	-0,4	-1,3	-0,4	-1,3	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4

Метеостанция	1973 г.									1974 г.									1975 г.									
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX			
<i>Алтайский край</i>																												
Тальменка	-0,6	+1,4	-0,4	+0,5	+0,5	+1,6	+0,3	+1,6	+0,3	+0,5	+0,4	-1,0	-1,5	-1,1	+0,1	-1,3	-0,6	-1,3	-0,6	-1,3	-0,6	-1,3	-0,6	-1,3	-0,6	-1,3	-0,6	
Камень-на-Оби	0	+2,5	+0,5	+1,2	+1,1	+2,6	+1,0	+1,9	+1,2	+1,0	+0,5	+0,4	-1,5	-1,0	-1,5	-0,6	+1,0	-0,6	+1,0	-0,6	-0,3	-0,3	-0,3	-0,3	-0,3	-0,3	-0,3	-0,3
Бийск-Зональная	-0,5	+1,7	+0,1	+0,6	+1,3	+2,6	+1,4	+1,8	+1,8	+1,4	+0,7	+0,9	-1,2	-0,2	-1,2	-0,2	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9	-0,9
Алейск (ж. д. ст.)	-0,4	+2,6	+0,1	+0,5	+0,7	+2,9	+1,4	+1,9	+1,5	+1,4	+0,1	+0,1	-1,6	-0,6	-1,6	-0,6	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1	-1,1
Поспелиха	0	+2,3	+1,2	+1,0	+0,5	+3,7	+2,4	+3,3	+2,4	+3,7	+0,5	+0,5	-0,7	-1,0	-1,0	-1,0	0	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1	+2,1
Краснощеково	-0,9	+1,4	+0,3	+0,1	+0,9	+2,6	+2,0	+2,6	+2,0	+2,6	+0,9	+0,9	-1,5	-0,5	-1,5	-1,5	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7
Змеиногорск	-1,0	+1,0	-0,2	-0,3	+0,1	+2,6	+1,6	+2,3	+1,6	+2,3	+1,2	+1,2	-1,1	-2,0	-2,0	-2,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0	-1,0

**Таблица 1**  
Отклонения среднемесячных норм осадков от средних многолетних в районах массового размножения лугового мотылька в Западной Сибири (%)

Метеостанция	1973 г.									1974 г.									1975 г.												
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX						
<i>Новосибирская область</i>																															
Купино	67	86	107	42	41	114	111	20	237	188	226	16	16	65	24	242	267	267	267	267	267	267	267	267	267	267	267	267	267		
Здвинск	102	46	120	19	40	132	77	5	142	-	295	20	20	62	87	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78	78		
Довольное	60	57	52	8	31	62	113	12	100	156	206	29	29	71	47	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71		
Кочки	32	92	42	30	19	147	146	16	67	145	254	102	88	108	108	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66		
Краснозерское	178	137	146	20	46	79	93	9	158	146	240	28	120	102	102	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71	71		
Карасук	134	64	75	34	25	80	131	13	52	140	275	14	14	68	86	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84	84		
<i>Алтайский край</i>																															
Тальменка	70	106	90	86	27	34	99	6	90	242	36	52	75	75	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	115	
Камень-на-Оби	63	63	121	8	30	38	63	3	98	150	201	43	121	96	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	66	
Бийск-Зональная	113	68	118	40	27	36	82	21	44	222	201	52	68	71	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	
Алейск (ж. д. ст.)	127	67	117	59	61	5	72	17	51	215	259	23	22	22	22	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124	124
Поспелиха	125	68	70	85	71	2	109	0	64	169	195	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	46	
Краснозерское	221	63	149	76	102	13	97	19	59	186	210	108	44	44	44	44	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172	172
Змеиногорск	102	69	146	108	110	4	56	28	38	182	182	76	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	43	

иное обстоятельство позволило самкам максимально реализовать исключительно высокую потенциальную плодовитость и резко стимулировало нарастание численности вредителя.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
29/III 1978

## ЛИТЕРАТУРА

- Зверозомб-Зубовский Е. В. 1931. О периодичности появления лугового мотылька и о некоторых других его особенностях.— В кн.: Луговой мотылек в 1929—1930 гг. т. I. Киев, с. 3—8.
- Знаменский А. В. 1933. Как бороться с луговым мотыльком.— В кн.: Сб. ВИЗРа, № 6, (19), с. 12—23.
- Кулагин Н. М. 1927. Вредные насекомые и меры борьбы с ними. Т. I. М. 358 с.
- Поляков И. Я., Хомякова В. О., Кубъяс Л. М. 1977. Причины массового размножения лугового мотылька.— Защита растений, № 2, с. 40—42.
- Пятницкий Г. К. 1936. Погодные условия и прогноз развития лугового мотылька.— Тр. по защите растений, сер. I, энтом., вып. 15. Л., ВАСХНИЛ, с. 1—68.
- Брызгалова В. А. 1950. Луговой мотылек и меры борьбы с ним. Иркутск. 27 с.
- Скобло П. С. 1933. Питание и плодовитость.— В кн.: Сб. ВИЗРа, № 7 (44), с. 61—64.
- Поляков И. Я., Хомякова В. О. 1976. Методические указания по выявлению, учету, прогнозу численности лугового мотылька и борьбе с ним. М. 34 с.

I. B. Klog, I. A. Tibatina

## ECOLOGY OF THE MEADOW BUTTERFLY (*LOXOSTEGE STICTICALIS* L.) IN WESTERN SIBERIA

Phenology of meadow butterfly and biotopical distribution of its caterpillars was studied in Western Siberia. It is shown that measures increasing the efficiency of agricultural production promote reproduction of this species. It was found that in studied region outbreak of meadow butterfly would occur when rains were often, peculiarly if rains were during two or more years successively. Meteorological factors are principal in regulation of dynamics of insects number.

УДК 576.313 : 577.15

Н. Д. БЕЛЯЕВ, Е. Е. ГОРБУНОВА, О. А. МАМАЕВА,  
Л. С. САНДАХЧИЕВ

## МИКРОИНЪЕКЦИИ ЭКЗОГЕННЫХ МАТРИЧНЫХ МОЛЕКУЛ В АЦЕТАБУЛЯРИЮ И АНАЛИЗ НОВОСИНТЕЗИРОВАННЫХ ПРОДУКТОВ

Изучена возможность применения ацетабуллярии в качестве тест-системы для изучения экспрессии вводимого в клетку генетического материала. Подобраны условия, обеспечивающие выживаемость растений после инъекции буферных растворов объемом 0,2—0,3 мкл на расстояние. Исследованы условия ингибирования синтеза эндогенных РНК и продемонстрирована стимуляция суммарного синтеза РНК и белка в растениях, инфицированных вирусом табачной мозаики.

В последние годы для изучения экспрессии инъецированного генетического материала широко используются ооциты *Xenopus laevis*. Удалось продемонстрировать синтез de novo белков после введения в ооцит соответствующих матричных РНК [1]. При этом эффективность трансляции, например, для глобиновой мРНК выше, чем в системе *in vitro*, и синтезированный продукт стабилен в ооците длительное время. Тем не менее эта система обладает рядом недостатков: выживаемость ооцитов после введения экзогенных макромолекул весьма низка, а ряд информационных РНК, в частности РНК фагов и растительных вирусов, в этой системе протранслировать не удалось [1].

В данной работе исследовались возможности применения ацетабуллярии в качестве тест-системы для введения экзогенных макромолекул и изучения их экспрессии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали штамм *A. mediterranea*, культивируемый по методу Керка [2]. Подготовка растений к инъекциям включала синхронизацию роста путем перерезания апикального конца и за 12 ч до инъекции очистку от бактериальных загрязнений по методу Стефанович [3]. Микроинъекции проводили на установке, которая включала бинокулярную лупу МБС-1, микроманипулятор ММ-1 и шприц высокого давления, изготовленный в КБ НИОХ СО АН СССР (рис. 1). Пипетки изготавливали из стеклянных капилляров 300—400 мкм с внутренним диаметром носика 15—20 мкм. При проведении микроинъекций фрагмент растения длиной 2,5 см укладывали на слой агара [4] в чашке Петри, находящейся на предметном столике бинокулярной лупы. Стебель перерезали и с помощью микроманипулятора вводили внутрь стебля пипетку на глубину 1,5 см. Инъецируемый материал медленно подавали с помощью шприца, осторожно перемещая пипетку из глубины стебля к перерезанному концу, так, чтобы вводимый материал распределялся равномерно по длине стебля. Немедленно после инъекции на перерезанный конец накладывали лигатуру. Растения после инъекции выдерживали в течение 12 ч

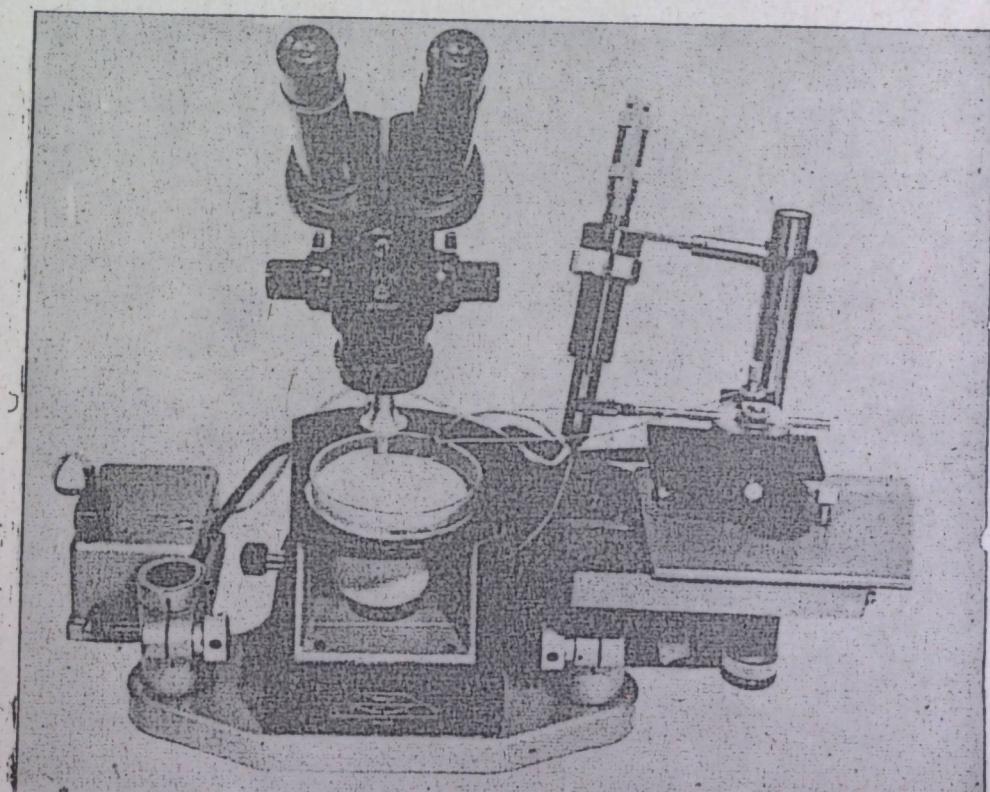


Рис. 1. Общий вид установки для проведения микроинъекций в ацетабуллярию.

при рассеянном освещении (800 люкс), а затем переносили на стеллаж с освещенностью 2000—2500 люкс [4].

Для инъекции использовали препарат ВТМ в 0,01 М трис-HCl буфере pH 7,0 в концентрации 50 мг/мл и фаг  $\lambda$  в том же буфере с добавлением 0,05 М  $MgCl_2$  и 0,001 М ЭДТА в концентрации  $10^6$  БОЕ/мл. В качестве контроля проводили инъекцию 0,01 М трис-HCl буфера pH 7,0.

Включение  $^3$ H-уридина и  $^{14}$ C-валина проводили согласно методам [3, 4]. При использовании актиномицина Д и рифамицина для ингибирования эндогенного синтеза РНК растений перед экспозицией инкубировали с радиоактивным предшественником в среде, содержащей антибиотики в концентрации 100 мкг/мл, а затем переносили в среду, содержащую  $^3$ H-уридин и антибиотик в той же концентрации.

Анализ суммарного синтеза РНК и белка проводили по включению  $^3$ H-уридина в кислотонерастворимую фракцию [3].

Титрование фага проводили по общепринятой методике [5]. Статистическая обработка результатов проведена по методу угла Фишера [6] для доверительной вероятности 0,95.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно показано, что введение в ацетабулярию буферных растворов в диапазоне pH от 6,5 до 8,5 в объеме 0,05—0,3 мкл существенно не влияет на выживаемость растений, которая составляет 90—95% и соответствует выживаемости после обычного перерезания стебля. Инъекции не оказывают на способности растений к дальнейшему морфогенезу. Оказалось возможным оценить оптимальный объем вводимого в клетку вещества, используя в качестве теста титрование гомогенатов растений, инъцированных различными объемами фага  $\lambda$ . В растения вводили различные объемы фага, затем немедленно замораживали в жидком азоте, и гомогенаты титровали на *E. coli*. На рис. 2 видно, что введение фага в объеме 0,06—0,3 мкл на растение приводит к пропорциональному увеличению титра фага, тогда как введение больших объемов лишь незначительно увеличивает титр фага, т. е. лишь 0,3 мкл вещества действительно остаются в клетке. Таким образом, объем вводимого материала для ацетабулярии 0,3 мкл, а для ооцита — значительно меньше, не более 0,05 мкл.

Анализ РНК, синтезированных в ацетабулярии после введения матричных макромолекул, невозможен без подавления мощного эндо-

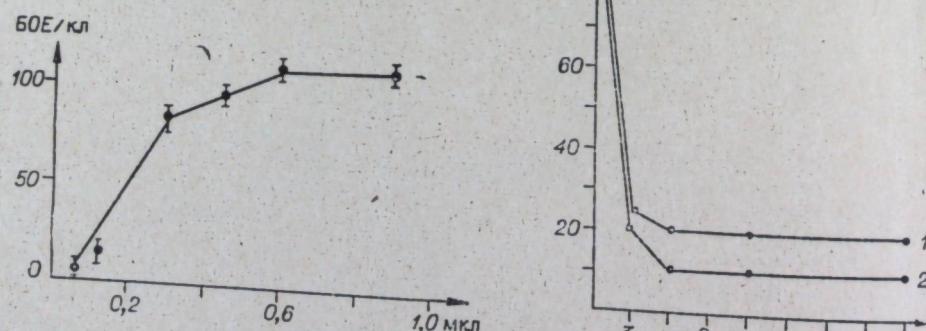
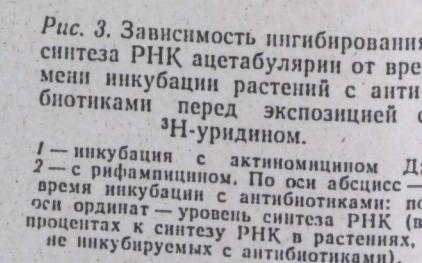


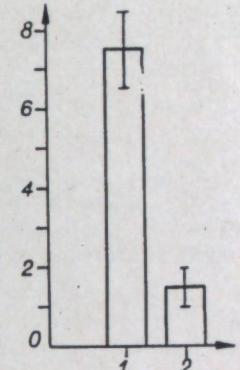
Рис. 2. Титрование гомогенатов растений после введения в них различных количеств фага  $\lambda$ .

По оси абсцисс — объем вводимого в клетку препарата фага  $\lambda$  (в микролитрах), по оси ординат — количество ближкообразующих единиц.



1 — инкубация с актиномицином Д;  
2 — с рифамицином. По оси абсцисс — время инкубации с антибиотиками; по оси ординат — уровень синтеза РНК (в процентах к синтезу РНК в растениях, не инкубируемых с антибиотиками).

Рис. 4. Включение  $^3$ H-уридина в растения, инъецированные ВТМ  $10^{-3}$  имп/мин (1) или буферным раствором (2) через 48 ч после введения препаратов.



генного синтеза РНК. Прединкубация растений с ингибиторами синтеза РНК — актиномицином Д и рифамицином — в течение 3—6 ч перед включением радиоактивного предшественника приводит к 75—80%-ному ингибированию синтеза РНК ацетабулярии. Инкубация растений с антибиотиками в течение 12, 18, 24 ч (на каждую точку брали не менее 30 растений и анализировали партиями по 10 экз.) не приводит к существенному увеличению процента ингибирования (рис. 3). Инкубация растений, инъецированных ВТМ и контрольных с актиномицином Д в течение 3 ч перед включением  $^3$ H-уридина (проанализировано 50 контрольных и 50 опытных растений партиями по 10 экз.), позволила зарегистрировать стимуляцию суммарного синтеза РНК через 48 ч после введения в растение ВТМ, что указывает на возможность репликации вирусных РНК в ацетабулярии (рис. 4).

Кроме того, в растениях, инъецированных ВТМ, удалось обнаружить стимуляцию синтеза суммарных белков по сравнению с контрольными растениями, которая обусловлена образованием вирус-специфических белков [7]. Стимуляция синтеза суммарных белков наблюдается не ранее, чем через 48 ч после введения ВТМ в «нерастущие» фрагменты [8] ацетабулярии, где синтез эндогенных белков значительно подавлен. Попытки опосредованного ингибирования синтеза белка с использованием актиномицина Д не увенчались успехом вследствие значительного количества долгоживущих матриц в цитоплазме ацетабулярии.

Таким образом, метод микронинъекций в ацетабулярию экзогенных макромолекул, включая вирусные структуры, с последующим анализом новосинтезированных продуктов является простым и весьма перспективным в исследованиях экспрессии генетического материала.

Новосибирский институт органической химии  
СО АН СССР

Поступила в редакцию  
28/X 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Gurdon J. B., Woodland H. R., Lingrel J. B. 1974. The translation of mammalian globin m-RNA injected into fertilized eggs of *Xenopus laevis*. — Develop. Biol., 39, 125—133.
- Keck K. 1964. Culturing and experimental manipulation of *Acetabularia*. — In: Methods in cell physiology. Acad. press, N. Y.—London, 1, 189—213.
- Степанович Л. Е., Савченко С. М., Сандакчев Л. С. 1975. Механическая очистка *Acetabularia mediterranea* от бактериальных загрязнений. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 134—139.
- Pressman E. K., Levin I. M., Sandakchhev L. S. 1973. Reassembly of an *Acetabularia mediterranea* cell from the nucleus, cytoplasm and cell wall. — Proto-plasma, 76, 326—332.
- Ellis E. L., Delbrück M. 1939. The growth of bacteriophage. — J. Gen. Physiol., 22, 365—376.
- Урбах В. Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд-во АН СССР.
- Беляев Н. Д., Горбунова Е. Е., Сандакчев Л. С. 1977. Ацетабулярия как новая тест-система для исследования экспрессии генетического материала. — Докл. АН СССР, 232, 1434—1437.
- Алексеев А. Б., Зубарев Т. Н., Стволинский С. Л., Языков А. А., Бетина М. И. 1974. Морфогенетическая активность РНП-комплексов ацетабулярии. — Докл. АН СССР, 215, 712—714.

N. D. Beluaev, E. E. Gorbunova, O. A. Mamaeva,  
L. S. Sandakhchiev

MICROINJECTION OF EXOGENOUS MACROMOLECULES  
INTO ACETABULARIA AND METHODS  
OF THE NEW-SYNTHESIZED PRODUCTS ASSAY

Acetabularia was used as test-system to investigate the expression of genetic material. The injection of various buffer solutions was not shown to affect the survival of plants while injecting not over 0,3  $\mu$ l. The inhibition conditions of the endo genic RNA synthesis were developed. The stimulations of the summary synthesis of RNA and proteins in cells injected with tobacco mosaic virus relative to test once was demonstrated.

УДК 631.520+633.14

А. Н. СИДОРОВ

ПСЕВДОСОВМЕСТИМОСТЬ У ОЗИМОЙ РЖИ  
(*SECALE CEREALE L.*)

Озимая рожь является типичным представителем перекрестноопыляющих видов растений с выраженным признаком самонесовместимости. Анализ 142 сортов и местных форм озимой ржи посевной (*Secale cereale L.*) различных эколого-географических групп, выполненный автором, показал, что лишь 42,3% исследованных растений оказались с признаком фертильности при самоопылении. В группе самофертильных растений низкоозерненные (1—9 зерен в колосе) составили 88,3% и лишь 2,3% растений показали высокую, генетически обусловленную самофертильность (>30 зерен в колосе) [1]. Таким образом, 57,7% из числа проверенных растений оказались явно самонесовместимыми, а подавляющая часть растений, имевших признаки фертильности, были слабо озернены.

Мутационный процесс играет важную роль в формообразовании как у дикорастущих, так и у культурных видов растений, и, в зависимости от типа размножения растений, будет идти по-разному. Исходя из того, что подавляющая часть спонтанных и индуцированных мутаций имеет рецессивный характер, самоопыление является основным путем их проявления. В популяциях перекрестников наблюдается значительное разнообразие по самым различным признакам. У озимой ржи своеобразным «ключом» к генофонду скрытых мутаций являются растения с генетически обусловленной самофертильностью. Эти растения не только выявляют мутации, возникающие непосредственно в них, но, скрещиваясь с самонесовместимыми растениями, способствуют проявлению мутаций, скрытых в последних. Однако, учитывая очевидную малочисленность (1—2%) высокосамофертильных растений [1, 2], можно полагать, что имеются и другие средства для проявления скрытых мутаций.

Известно, что в определенных условиях возделывания самонесовместимые растения могут образовывать семена. Такую фертильность относят в разряд псевдосовместимости и считают, что для ее проявления необходимы экстремальные условия. Случай же низкой озерненности колосьев ржи в обычных условиях почти не объясняется. Существующая гипотеза «обратных мутаций» едва ли способна здесь помочь. На экспериментальном материале озимой ржи автором была выполнена изоляция колосьев. На каждом растении в разные сроки инди-

видуально изолировали по нескольку колосьев. После уборки урожая материал (86 форм), охватывающий низкоозерненные растения, был подвергнут корреляционному анализу для выяснения возможной связи озерненности колосьев с погодными условиями в период их цветения.

Изучение корреляции между признаком озерненности и временем изоляции на материале 1041 колоса показало, что коэффициент экологической корреляции ( $r_e$ ) у исследуемых форм колебался от положительных до отрицательных показателей. В соответствии со значениями  $r_e$  материал был разделен на 2 группы. В первую группу, включавшую положительные  $r_e$ , вошло 49 форм с 573 колосьями. Ко второй группе был отнесен материал с нулевыми и отрицательными значениями (37 форм с 468 колосьями). По этим группам были получены следующие  $\bar{r}_e$ :

$$\text{I гр. } \bar{r}_e = 0,43 \pm 0,03^{+++};$$

$$\text{II гр. } \bar{r}_e = -0,36 \pm 0,04^{++}.$$

Анализируя полученные результаты, можно полагать, что характер  $r_e$  каждой формы был обусловлен как сроком цветения растений, так и различной реакцией разных форм на одни и те же условия. Факты низкой озерненности колосьев в подобных незэкстремальных условиях являются проявлением известной псевдосовместимости, играющей важную роль в формообразовательном процессе, так как она обеспечивает в широких масштабах гомозиготизацию возникающих рецессивных мутаций. Ввиду того, что в разные годы цветение растений может протекать в различных условиях, уровень формообразовательного процесса также может варьировать.

На основе полученного материала сделаны следующие выводы:

1. Псевдосовместимость у озимой ржи посевной (*Secale cereale L.*) может наблюдаться не только в экстремальных, но и в обычных, типичных для произрастания условиях.

2. Разные формы озимой ржи имеют различную степень проявления псевдосовместимости в нормальных условиях с колебанием коэффициента экологической корреляции ( $r_e$ ) между озерненностью и временем цветения колосьев от положительных до отрицательных значений.

3. Коэффициенты экологической корреляции одних и тех же форм озимой ржи в условиях разных вегетационных периодов, вероятно, могут варьировать.

4. Псевдосовместимость играет важную роль в формообразовательном процессе перекрестноопыляющихся видов растений, так как способствует проявлению спонтанных рецессивных мутаций.

5. Формы с повышенным выражением псевдосовместимости могут быть носителями более обширного генофонда и представлять интерес в селекционном отношении.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
6/II 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Сидоров А. Н. 1971. Изучение фертильности ржи при самоопылении.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 66—75.
2. Антропов В. И., Антропова В. Ф. 1935. Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.—Л., с. 245—266.

PSEUDOINCOMPATIBILITY  
IN WINTER RYE (*S. CECALE* L.)

The author concludes, that pseudoincompatibility may be observed not only under extreme conditions, but also under natural growth conditions.

This pseudoincompatibility plays an important role in the process of the emergence of new forms.

86 forms of winter rye were analysed. As a result it was found that under normal conditions of vegetation, various rye forms show different degrees of pseudoincompatibility with variations of the coefficient of ecological correlation ( $r_e$ ) between seed setting and the time of spikelet isolation ranging from positive to negative values.

УДК 575.5.612.015.3

Н. Н. ВОЛТЕНКО, Л. Н. ТРУТ, Н. К. ПОПОВА

**СЕРОТОНИН И 5-ОКСИИНДОЛУКСУСНАЯ КИСЛОТА МОЗГА  
ДОМЕСТИЦИРУЕМЫХ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ  
В ЭСТРАЛЬНОМ ЦИКЛЕ**

Селекция серебристо-черных лисиц на доместикационный эффект поведения ведет к изменению репродуктивных свойств, что выражается, с одной стороны, в более ранних сроках течки в сезоне размножения, более высокой плодовитости, предтековой активности вне сезона размножения, а с другой — в более длительном и менее четко выраженном периоде эструса у некоторых доместицируемых лисиц [1—3].

Роль серотонина в регуляции половой функции изучалась многими исследователями (обзор работ приведен в [4]). Показано, что повышение уровня серотонина путем введения малых его доз в третий желудочек мозга снижает содержание лютеинизирующего гормона в крови [5, 6]. Парентеральное введение серотонина тормозит овуляцию, вызванную сывороткой жеребых кобыл (СЖК) у неполовозрелых крыс [7—9], и спонтанную овуляцию у взрослых крыс [9—12]. Снижение уровня серотонина в мозге введением П-хлорфенилаланина за 3 ч до критического периода повышало процент овуляций, а за 20 ч — снижало процент овуляций [13]. Эти факты свидетельствуют об ингибирующем влиянии серотонина на овуляцию и преовуляторное созревание фолликулов.

Участие серотонина в регуляции половой функции самок доказывает изменение его содержания в целом гипоталамусе в разные фазы эстрадального цикла [12, 14, 15] и неодновременное изменение его уровня в областях гипоталамуса, ответственных за циклическую и тоническую секрецию гонадотропных гормонов [16, 17]. Отмеченные в процессе доместикации изменения в половой функции лисиц дали основания предположить, что произошли сдвиги в центральных нейрохимических механизмах ее регуляции. В данной работе изучалось содержание серотонина и его основного метаболита — 5-оксиииндолуксусной кислоты в мозге селекционируемых на доместикацию серебристо-черных лисиц в разные фазы эстрадального цикла.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Работа выполнена на взрослых самках серебристо-черных лисиц, содержащихся на экспериментальной звероводческой ферме Института цитологии и генетики СО АН СССР. Изучались две группы животных: выведенные из линий, селекциониру-

емых на доместикационный эффект поведения, и неселекционируемые, со свойственным им агрессивным типом поведения. Исследования проводились в анэструсе, или периоде полового покоя (ноябрь, декабрь), а также в сезон размножения (март): в третью стадию проэструса [18], когда в яичниках созрели фолликулы накануне овуляции, и в эструсе, при свежих кровоизлияниях в яичнике после овуляции. Фазы овариального цикла оценивали по колыбограмме, так как картина влагалищного эпителия отражает циклические колебания в функциональном состоянии яичников. У всех животных определяли содержание серотонина, а также уровень 5-оксииндолуксусной кислоты спектрофлюориметрическим методом [19] в трех отделах головного мозга: среднем мозге, гипоталамусе, гиппокампе. Для сравнения вариабельности уровня серотонина у селекционируемых и неселекционируемых лисиц рассчитывали коэффициент вариации  $C_v$ .

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Содержание серотонина в головном мозге в фазах эстрадального цикла изменяется у доместицируемых и недоместицируемых моноэстрочных серебристо-черных лисиц по-разному.

В среднем мозге наблюдался достоверный подъем уровня серотонина в проэструсе у недоместицируемых животных и лишь тенденция к нему у доместицируемых (рис. 1). В гипоталамусе, передний отдел которого связывают с регуляцией циклических процессов в половых железах [20, 21], в периоде анэструса у лисиц обоих типов поведения отмечено наибольшее содержание серотонина ( $1,34 \pm 0,08$  и  $1,71 \pm 0,12$  мкг/г соответственно) по сравнению с другими отделами мозга. Однако у недоместицируемых лисиц в период проэструса уровень серотонина повышался до  $1,94 \pm 0,13$  мкг/г (на 45%) и падал в эструсе до  $1,02 \pm 0,13$  мкг/г (на 52%),  $p < 0,05$ . У доместицируемых же лисиц в проэструсе отмечалась лишь тенденция к подъему уровня серотонина с последующим снижением его в эструсе. Изменения содержания серотонина в гиппокампе при более низких абсолютных значениях напоминали те, которые наблюдались в гипоталамусе: достоверные различия в уровне серотонина отмечены у недоместицируемых лисиц и недостоверные — у доместицируемых. В проэструсе у первых содержание серотонина повысилось на 139%, а у последних — примерно на 30%.

Типичная кривая изменения содержания серотонина в отделах головного мозга у недоместицируемых лисиц в различных фазах эстрадаль-

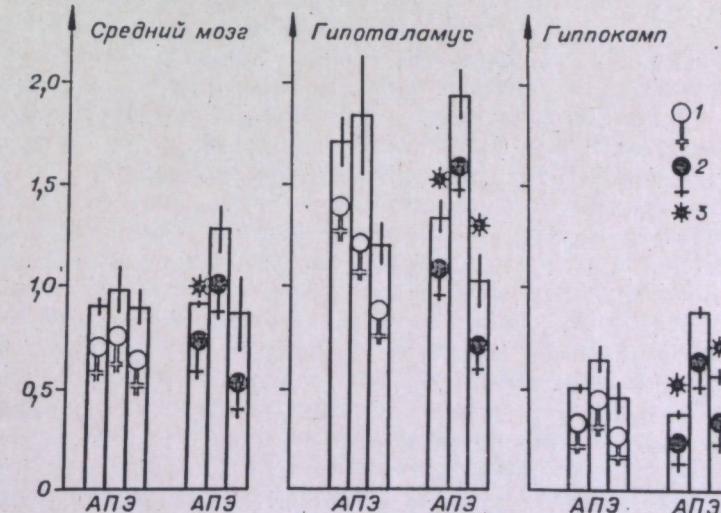


Рис. 1. Содержание серотонина (в мкг/г) в отделах головного мозга по фазам эстрадального цикла у доместицируемых (1) и недоместицируемых (2) серебристо-черных лисиц;  $p < 0,05$  (3).

Л — анэструс, П — проэструс, Э — эструс.

Коэффициент вариации уровня серотонина в головном мозге доместицируемых и недоместицируемых серебристо-черных лисиц в разные фазы эстрального цикла (в %)

Фаза эстрального цикла	Средний мозг		Гипоталамус		Гиппокамп	
	1	2	1	2	1	2
Анэструс . . .	12	3	18	15	4	0,9
Проэструс . . .	25	21	37	15	26	8
Эструс . . .	24	52	20	33	44	16

Примечание. 1 — доместицируемые лисицы; 2 — недоместицируемые лисицы.

ного цикла описана рядом исследователей [12, 14, 15] для гипоталамуса полигестрических животных. У доместицируемых лисиц этот эффект сглажен. Можно предполагать, что одна из причин наблюдаемого явления — большая изменчивость этого признака (см. таблицу).

При сравнении доместицируемых и недоместицируемых лисиц по отдельным фазам эстрального цикла (рис. 2) видно, что в период анэструса содержание серотонина в гипоталамусе и гиппокампе доместицируемых лисиц достоверно выше. Подобное явление наблюдалось у самцов серебристо-черных лисиц в весенний период [22]. Поскольку серотонин полифункционален, нельзя исключить, что более высокий его уровень у доместицируемых лисиц определяет и некоторые другие физиологические особенности их. Учитывая данные об ингибирующем влиянии серотонина на некоторые виды агрессивности [23], можно предположить, что более высокий уровень серотонина отражает отсутствие агрессии по отношению к человеку у доместицируемых лисиц.

В период проэструса, когда уровень серотонина повышался у селекционируемых лисиц более резко, содержание его в гиппокампе становилось достоверно выше, чем у селекционируемых лисиц. В гипоталамусе наблюдалась подобная же картина, но изменения были недостоверными из-за больших индивидуальных различий между селекционируемыми лисицами. Очевидно, что соотношение содержания серотонина в мозге доместицируемых и недоместицируемых животных непостоянно и зависит от функционального состояния серотонинergicеских структур.

Содержание 5-оксииндолуксусной кислоты, основного метаболита серотонина, в мозге серебристо-черных лисиц также изменялось в фазах эстрального цикла (рис. 3). В период проэструса у недоместицируемых лисиц наблюдалось достоверное снижение уровня 5-оксииндолуксусной кислоты в гиппокампе по сравнению с анэструсом, а в гипоталамусе отмечалась тенденция к ее снижению. В период эструса содержание 5-оксииндолуксусной кислоты недостоверно повышалось. У доместицируемых лисиц направление изменения ее уровня сохраняется, но различия недостоверны.

Уменьшение содержания 5-оксииндолуксусной кислоты в проэструсе в сочетании с нарастанием количества серотонина отражает накопление серотонина, в значительной степени связанное с понижением его разрушения и, вероятно, использования. Наибольшие изменения метаболизма серотонина в период проэструса происходят в гиппокампе и в гипоталамусе, где находятся аксоны серотонинergicеских нейронов [24—26]. По-видимому, снижение окислительного дезаминирования серотонина и функциональной активности серотонинergicеских структур перед овуляцией — очень важный момент в регуляции половой функции серебристо-черных лисиц, так как при этом устраняется тормозящее действие серотонина на выделение лютеинизирующего гормона, что способствует наступлению овуляции.

Наши результаты находятся в полном соответствии с данными работ [27], где показано повышение связывания серотонина в супрахи-

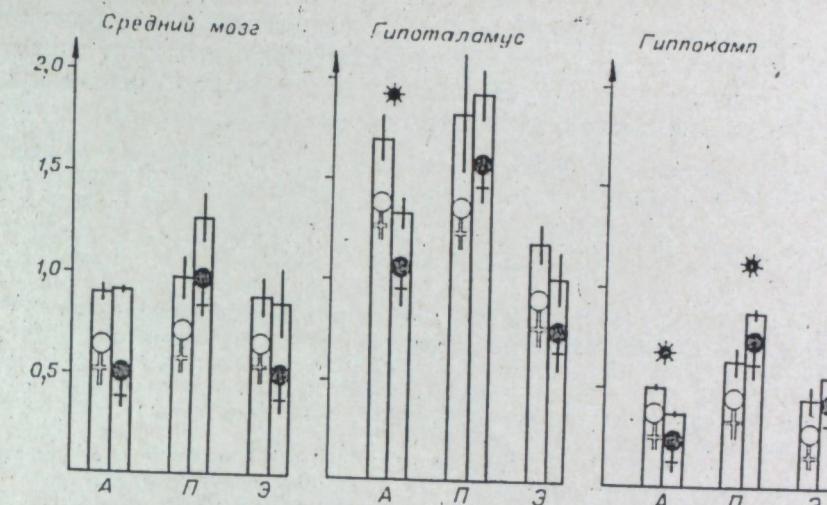


Рис. 2. Сравнение содержания серотонина у доместицируемых и недоместицируемых серебристо-черных лисиц в отдельных фазах эстрального цикла.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

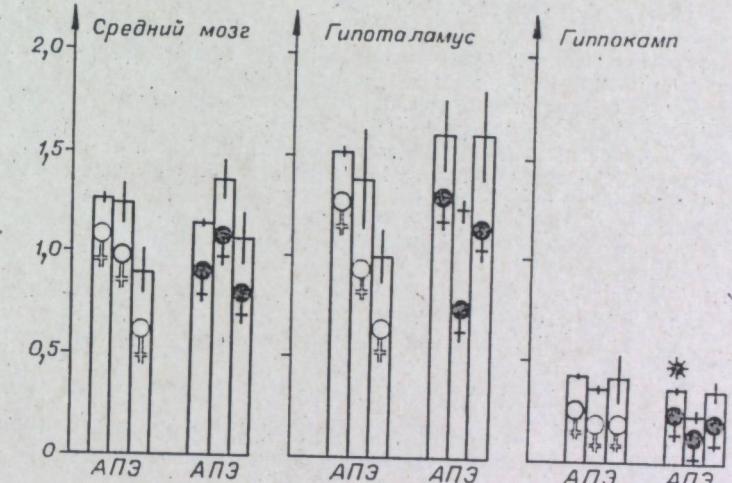


Рис. 3. Содержание 5-оксииндолуксусной кислоты (в мкг/г) в отдельных отделах головного мозга серебристо-черных лисиц.  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

азматической области гипоталамуса у крыс в критический период проэструса перед выбросом в кровь лютеинизирующего гормона. Авторы предположили, что устранение свободного функционально активного серотонина ограничивает его тормозящее действие на освобождающую гонадотропины систему и, следовательно, на выделение лютеинизирующего гормона и овуляцию.

Таким образом, процесс доместикации сопровождается изменением метаболизма серотонина в ряде образований головного мозга. Особенно отчетливые различия между доместицируемыми и недоместицируемыми лисицами отмечены в нарастании уровня серотонина и снижении 5-оксииндолуксусной кислоты в гипоталамусе в период проэструса. У доместицируемых лисиц динамика обмена серотонина была менее выражена, что зависело от больших индивидуальных различий. Недостаточное выделение лютеинизирующего гормона гипофизом, как известно, является причиной непрерывной течки и отсутствия овуляции.

Длительная или затянувшаяся течка у некоторых доместицируемых лисиц [1] может быть следствием недостаточного выделения лютенизирующего гормона в кровь, обусловленного серотониновым механизмом, в критический период проэструса.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию  
18/VII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Беляев Д. К., Трут Л. Н. 1964. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью.—Бюлл. Моск. общ. испытателей природы. Отд. биол., 69, вып. 3, 5—19.
2. Беляев Д. К., Трут Л. Н. 1964. Поведение и воспроизводительная функция животных. 2. Корреляция изменения при селекции на приручаемость.—Бюлл. Моск. общ. испытателей природы. Отд. биол., 69, вып. 4, 5—14.
3. Трут Л. Н., Брауде Г. Л., Беляев Д. К. 1970. Поведение и воспроизводительная функция животных. 5. Сезонная динамика половой активности самок серебристо-черных лисиц, селекционируемых на приручение. Бюлл. Моск. общ. испытателей природы. Отд. биол., 75, № 2, 139—144.
4. Науменко Е. В., Попова Н. К. 1975. Серотонин и мелатонин в регуляции эндокринной системы. Новосибирск, «Наука», 218 с.
5. Schneider H. P., McCann J. 1970. Mono- and indolamines and control of LH-secretion.—Endocrinology, 86, 1127—1133.
6. Kamberg I. A., Mical R. S., Porter J. C. 1970. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines and indolamines on LH-release.—Endocrinology, 87, 1—12.
7. O'Steen K. 1964. Serotonin suppression of luteinisation in gonadotropin-treated immature rats.—Endocrinology, 74, 885—888.
8. Jaitly K. D., Robson J. M., Sullivan E. M., Wilson C. 1968. The effects of amine oxidase inhibitors on ovulation, implantation and pregnancy.—J. Reprod. and Fertil., Suppl. 4, 75—79.
9. Endersby C. A., Robson J. M., Sullivan E. M., Wilson C. 1970. The effect of 5-hydroxytryptamine on ovulation in rats. Proc. of the Soc. for Endocrinol.—J. of Endocrinol., 48, 1—2.
10. Meyerson B. J., Sawyer Ch. A. 1968. Monoamines and ovulation in the rat. Endocrinol., 83, 1, 170—176.
11. Labhsetwar A. P. 1971. Effect of serotonin on spontaneous ovulation in rat.—Nature, 229, 5281, 203—204.
12. Плехова Е. И. 1972. Об участии серотонина в регуляции функций половых желез. Автореф. канд. дис. Харьков.
13. Kordon C., Glowinsky J. 1972. Role of hypothalamic monoaminergic neurons in the gonadotrophin release—regulating mechanisms.—Neuropharmacology, 11, 153—162.
14. Benetato G., Uluitu M., Bonciocat C., Suhaciuc G. H., Necula V. 1967. The effect of reserpine and sectioning of the medial forebrain bundle on the terms of the serotonin content in the rhinencephalon and hypothalamus.—Rev. roumaine physiol., 4, 89—105.
15. Баранов В. Г., Пропп М. В., Проймина Ф. И., Савченко О. Н. 1976. Значение катехоламинов и серотонина в регуляции циклической и тонической секреции гонадотропных гормонов.—Физiol. ж. СССР, 62, № 9, 1378—1385.
16. Бабичев В. Н., Адамская Е. И. 1976. Изменение содержанияmonoаминов в различных областях гипоталамуса в зависимости от стадий эстрального цикла.—Проблемы эндокринол., 22, № 4, 44—49.
17. Kueng W., Wirz-Justice A., Menzi R., Chappuis-Arndt E. 1976. Regional brain variations of tryptophan, monoamines, MAO, plasma free and total tryptophan during the estrous cycle of the rat.—Neuroendocrinology, 21, 4, 289—297.
18. Старков И. Д. 1937. Половой цикл серебристо-черных лисиц.—Успехи зоологии, 3, вып. 3, 385—401.
19. Scapagnini U., Vadenbroeck R., Schaeferdruyver A. de. 1969. Simultaneous estimation of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyindoleacetic acid in rat brain.—Biochem. pharmacol., 18, 4, 938—940.
20. Halasz B., Gorski R. A. 1967. Gonadotrophic hormone secretion in female rats after partial or total interruption of neural afferent to the medial basal hypothalamus.—Endocrinology, 80, 608—622.
21. Flerko B. 1968. On the mechanism of androgen—sterilisation. Atti Convegni Farmitalia, Ed. Minerva Medica, Torino, 27—44.
22. Попова Н. К., Войтенко Н. Н., Трут Л. Н. 1976. Изменения в содержании серотонина и 5-оксипролуксусной кислоты в головном мозге при селекции серебристо-черных лисиц по поведению.—Докл. АН СССР, 223, № 6, 1496—1500.

23. Попова Н. К., Никулина Э. М., Арав В. И., Кудрявцева И. Н. 1975. О роли серотонина в одном из видов агрессивного поведения «агрессии хищника».—Физiol. ж. СССР, 61, № 2, 183—186.
24. Fuxe K., Hökfelt T., Everitt B. J., Johansson O., Jonsson G., Lindström P. 1975. Anatomical and functional studies of monoamines in the limbic system. 7-th Intern. Congr. of Neuropathology, Budapest, Hungary, Proceed. 2, 185—190.
25. Hillarp N., Fuxe K., Dahlström A. 1966. Demonstration and mapping of central neurons containing dopamine, noradrenaline, and 5-hydroxytryptamine and their reactions to psychopharmacological agents.—Pharmacol. Rev., 18, 727—741.
26. Andén N. E., Dahlström A., Fuxe K., Larsson K. 1965. Mapping out of catecholamine and 5-hydroxytryptamine neurons innervating the telencephalon and diencephalon.—Life Sci., 4, 1275—1279.
27. Meyer D. C., Quay N. B. 1976. Hypothalamic and suprachiasmatic uptake of serotonin in vitro: twenty-four-hour changes in male and proestrus female rats.—Endocrinology, 98, 5, 1160—1165.

N. N. Voltenko, L. N. Trut, N. K. Popova

## SEROTONIN AND 5-HYDROXYINDOLEACETIC ACID CONTENT IN THE BRAIN OF DOMESTICATED SILVER FOXES IN DIFFERENT PHASES OF ESTROUS CYCLE

The content of serotonin and its main metabolite, 5-hydroxyindoleacetic acid (5-HIAA) in the midbrain, hypothalamus, and hippocampus of domesticated and non-domesticated silver foxes were determined in the anestrus, proestrus, and estrus. A significant increase in serotonin level in proestrus and a decrease in the estrus in nondomesticated foxes was found, whereas in domesticated animals there was only a tendency to corresponding changes. At the same time, in domestic foxes, there was a tendency to a decrease in 5-HIAA level in hypothalamus and hippocampus in proestrus and in nondomesticated—its significant decrease in hippocampus. Domesticated foxes were notable for a greater variability of serotonin level.

УДК 591.147.150+599.742.1

Л. В. ОСАДЧУК, П. М. КРАСС, Л. Н. ТРУТ,  
Л. Н. ИВАНОВА

## ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ ГОНАД У САМЦОВ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ С РАЗЛИЧНЫМИ НАСЛЕДСТВЕННО ДЕТЕРМИНИРОВАННЫМИ ФОРМАМИ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Ранее было установлено, что в процессе селекции серебристо-черных лисиц на доместикационный характер поведения происходят коренные изменения в воспроизводительной функции этих животных. Доместицированные лисицы размножаются в пределах сезона значительно раньше, и плодовитость их выше, чем у лисиц из неселекционируемой популяции [1]. В задачу настоящего исследования входило выяснение вопроса, затрагивает ли отбор по поведению эндокринную функцию гонад у самцов серебристо-черных лисиц.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на половозрелых самцах серебристо-черных лисиц (*C. vulpes fulvus* Desm.) в возрасте двух-трех лет, разводимых на экспериментальной звероферме Института цитологии и генетики СО АН СССР. Для исследования брались животные, селекционируемые в течение целого ряда поколений на доместикационное, ручное поведение.

дение (51 самец) и относительно дикие животные промышленной популяции с ярко выраженной агрессивной реакцией на человека (44 самца).

Об эндокринной функции гонад судили по уровню тестостерона в плазме периферической крови и по продукции этого гормона семенниками в опытах *in vitro*.

У 10 ручных и 9 относительно диких самцов в течение годового репродуктивного цикла ежемесячно или дважды в месяц проводили забор периферической крови из *V. saphena* (несколько самцов по ходу работы выбыли из исследуемой группы и были заменены новыми, адекватными по возрасту и поведению). Во время сезона размножения кровь у подопытных самцов бралась после подсадки к ним самки в эструсе (в течение приблизительно одного часа, независимо от того, было ли спаривание). Кровь центрифугировали и плазму хранили до определения в ней гормона при  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Для того чтобы оценить продукцию тестостерона семенниками и надпочечниками (как возможными продуцентами тестостерона), забор животных проводили в середине декабря, в период начала активации половой функции (20 доместицированных и 13 недоместицированных), и в середине марта, в период окончания сезона размножения (12 доместицированных и 13 недоместицированных самцов). Продукцию тестостерона гонадами и надпочечниками оценивали *in vitro*: железы инкубировали в бикарбонатном буфере Кребса — Рингера с добавлением глюкозы (200 мг%). Тестостерон в плазме, инкубатах семенников и надпочечников определяли при помощи стандартных наборов «Kit» фирмы «Cea-Ige-Sorin» (Франция).

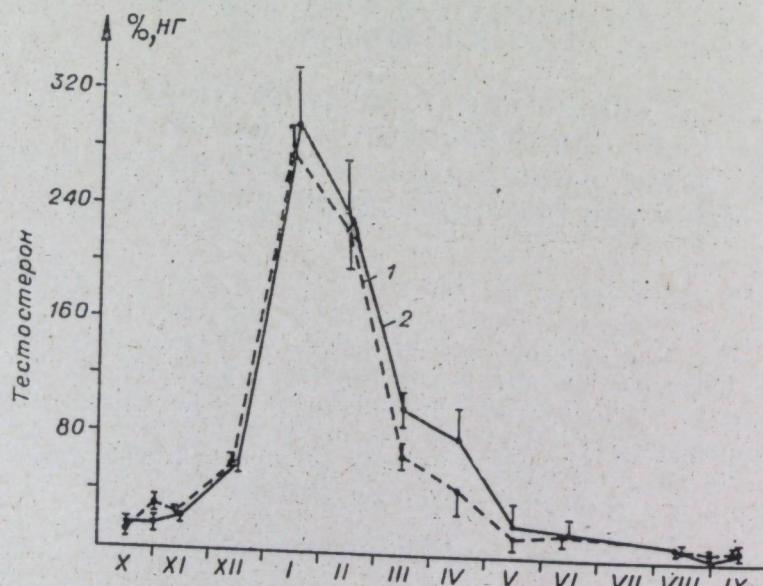
Дополнительным приемом, позволившим определить вклад тестостерона надпочечникового происхождения в общий уровень циркулирующего в крови тестостерона, послужила кастрация: 7 ручных и 6 относительно диких самцов были кастрированы в половозрелом возрасте (апрель), кровь для анализа брали при их забое в середине декабря.

Для оценки силы и направления связи между гормональными и негормональными показателями воспроизводительной функции учитывали продолжительность сезона размножения (время от покрытия первой самки до покрытия последней), количество спариваний за сезон, число рожденных щенков, приходящихся на одну покрытую или родившую самку.

Разности между выборочными средними оценивали по критерию Стьюдента, а также по непараметрическому критерию различий *U* (Вилкоксона — Манна — Уитни) [2].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лисицы относятся к моноэстрличным животным, гон у них бывает раз в году и длится с конца января до конца марта, причем самцы спариваются в течение всего указанного периода. Наши исследования показали, что как у доместицированных, так и у недоместицированных самцов наблюдается характерная сезонная динамика уровня тестостерона в плазме периферической крови (см. рисунок). Максимальные



Сезонная динамика уровня тестостерона в плазме периферической крови у самцов серебристо-черных лисиц с различными наследственно детерминированными формами оборонительного поведения.  
1 — доместицированные, 2 — недоместицированные.

Таблица 1  
Некоторые негормональные показатели воспроизводительной функции самцов серебристо-черных лисиц ( $M \pm m$ )

Показатель	Ручные (19)	Дикие (18)
Количество щенков на одну родившую самку	$4,1 \pm 0,6$	$5,1 \pm 0,5$
Количество щенков на одну покрытую самку	$3,7 \pm 0,6$	$4,3 \pm 0,5$
Количество спариваний за один сезон	$6,1 \pm 1,0^{**}$	$11,2 \pm 1,3$
Время от покрытия первой самки до покрытия последней, дни	$20,5 \pm 3,5^*$	$33,2 \pm 4,8$

Примечание. В табл. 1—4. Различия между группами статистически достоверны: \* $p < 0,05$ ; \*\* $p < 0,01$ ; в скобках дано число животных.

значения уровня тестостерона в плазме достигаются к январю ( $277,1 \pm 19,5$  нг% у ручных животных и  $296,0 \pm 30,0$  нг% у относительно диких), причем достоверных различий в это время между животными разных групп поведения не наблюдалось. Полученные данные свидетельствуют о том, что уровень тестостерона в крови четко коррелирует с сезонным проявлением половой активности животных.

Такие показатели воспроизводительной функции, как количество щенков, приходящихся на одну покрытую и на одну родившую самку, достоверно не различаются у доместицированных и относительно диких самцов, в то время как количество покрытий за сезон размножения достоверно ниже у первых, чем у вторых (табл. 1). Достоверные различия наблюдаются также и в продолжительности сезона спаривания: у ручных животных он в 1,6 раза короче, чем у относительно диких.

В марте содержание тестостерона в крови уменьшается у животных обеих групп (см. рисунок), причем у ручных самцов значительно, чем у относительно диких ( $p < 0,05$ ). В этот же период продукция тестостерона семенниками доместицированных самцов также достоверно ниже, чем у самцов промышленной популяции (табл. 2). Интересно, что в марте у доместицированных самцов в отличие от недоместицированных отсутствует корреляция между продукцией тестостерона семенниками *in vitro* и уровнем гормона в периферической крови (табл. 3). Эти данные свидетельствуют о более раннем угасании тестостерон-продуцирующей функции семенников в конце сезона размножения у доместицированных самцов по сравнению с недоместицированными.

Таблица 2  
Продукция тестостерона гонадами и надпочечниками *in vitro* у самцов серебристо-черных лисиц в различные периоды репродуктивного сезона ( $M \pm m$ )

Продукция <i>in vitro</i>	Декабрь		Март	
	ручные	дикие	ручные	дикие
Семенники, нг/100 мг/ч	$4,0 \pm 0,2$ (12)	$3,6 \pm 0,4$ (6)	$5,9 \pm 0,3^*$ (9)	$7,5 \pm 0,6$ (10)
Семенники, нг/обе железы/ч	$274,1 \pm 25,3$ (12)	$272,0 \pm 48,4$ (6)	$528,8 \pm 39,2^*$ (9)	$674,6 \pm 50,4$ (10)
Надпочечники, нг/100 мг/ч	$0,10 \pm 0,01$ (14)	$0,14 \pm 0,02$ (6)	$0,16 \pm 0,02$ (9)	$0,20 \pm 0,02$ (10)
Надпочечники, нг/обе железы/ч	$0,43 \pm 0,06^{**}$ (14)	$0,74 \pm 0,10$ (7)	$0,59 \pm 0,04^*$ (9)	$0,86 \pm 0,11$ (10)

Таблица 3

Коэффициенты корреляции между содержанием тестостерона в плазме периферической крови и продукцией этого гормона гонадами *in vitro* у самцов серебристо-черных лисиц в различные периоды репродуктивного сезона

Показатель	Ручные	Дикие
Март	0,55±0,23 (10)	0,86±0,08* (10)
Декабрь	0,63±0,17* (12)	0,86±0,09* (6)

наиболее высокое содержание тестостерона в крови у ручных самцов и  $0,1\pm0,1$  нг% у относительно диких, оно существенно увеличивается ( $57,7\pm7,7$  нг% и  $67,1\pm7,8$  нг% у доместицированных и недоместицированных животных соответственно). Начиная с мая и кончая февралем, между животными с различными наследственными детерминированными формами оборонительного поведения не наблюдалось достоверных различий по содержанию тестостерона в плазме периферической крови (см. рис.). Не различались они и по продукции этого гормона семенниками *in vitro* в период подготовки к гону — в середине декабря (табл. 2).

Известно, что тестостерон секретируется в кровь не только семенниками, но и надпочечниками. Исследование показало, что как перед сезоном размножения, так и в конце его продукция тестостерона надпочечниками *in vitro* существенно ниже, чем семенниками. Общая продукция гормона надпочечниками *in vitro* (выраженная в нг/обе железы/ч) в оба исследуемых периода у ручных самцов достоверно ниже, чем у диких, тогда как удельная (выраженная в нг/100 мг ткани/ч) одинакова у животных разных групп поведения (табл. 2).

При сопоставлении негормональных показателей воспроизводительной функции с содержанием тестостерона в плазме периферической крови во время сезона спаривания все коэффициенты корреляции оказались статистически недостоверными ( $p>0,05$ ) как у ручных, так и у относительно диких самцов серебристо-черных лисиц (табл. 4).

Известно, что значительные колебания уровня тестостерона в крови в течение года имеются у различных животных: у самцов лисиц *Vulpes vulpes* [3], норок [4], обезьян *Rhesus* [5], баранов [6]. Наивысшее содержание гормона отмечено в сезоны спаривания или повышен-

Различие по содержанию тестостерона в крови между доместицированными и недоместицированными самцами серебристо-черных лисиц сохраняется и в апреле ( $p<0,05$  по непараметрическому критерию *U*), когда уровень исследуемого гормона в плазме составляет  $47,0\pm17,9$  нг% у ручных и  $80,6\pm22,3$  нг% у животных относительно дикого типа поведения.

Наименьшее количество тестостерона в крови серебристо-черных лисиц обеих групп содержится в начале сентября ( $3,5\pm2,7$  нг% у ручных), к середине декабря

нога секреции активности. У самцов серебристо-черных лисиц, по нашим данным, уровень тестостерона в плазме периферической крови четко коррелирует с сезонным проявлением воспроизводительной активности. Максимальные значения уровня тестостерона в крови наблюдались у самцов серебристо-черных лисиц в сезон размножения. Однако связи между содержанием тестостерона в крови во время периода спаривания и такими показателями воспроизводительной функции, как количество рожденных щенков, приходящихся на одну покрытую и на одну родившую самку, количество спариваний за сезон размножения, не обнаружено в настоящем исследовании. По-видимому, эта связь гораздо сложнее и не носит линейного характера.

В литературе имеются сведения о содержании мужского полового гормона и у других представителей семейства псовых — собак [7—9], но их трудно сопоставить с нашими результатами ввиду того, что у самцов собак не изучалась сезонная динамика уровня тестостерона в крови и, кроме того, представленные авторами показатели имеют широкий размах колебаний (21,5—560 нг%). Сопоставление результатов нашего исследования с данными, полученными на других видах животных, показало, что содержание тестостерона в плазме периферической крови у самцов серебристо-черных лисиц вне сезона размножения значительно ниже, чем у самцов крыс [10], мышей [11], обезьян [5], а также у баранов [6] и кроликов [12], а в сезон размножения приближается к таковому у крыс и мышей.

Определение тестостерона в крови кастрированных самцов серебристо-черных лисиц, проведенное в настоящем исследовании ( $7,0\pm0,7$  нг% у относительно диких и  $7,4\pm0,6$  нг% у доместицированных), подтверждает, что доля тестостерона, секрецируемая надпочечниками в кровяное русло, не велика и уровень тестостерона в периферической плазме крови в исследуемые периоды обеспечивается в основном эндокринной функцией гонад. (табл. 2). Е. Эндреци [13] и Г. Вассерман с соавт. [14] также обнаружили лишь следовые количества тестостерона в венозной крови, оттекающей от надпочечников собак.

Интересное исследование по изучению годовой динамики уровня тестостерона в плазме периферической крови у самцов красной лисицы (*Vulpes vulpes*) было недавно проведено М. Жоффр и Ж. Жоффр [3]. Их результаты в основном согласуются с нашими наблюдениями, однако в сезон размножения (январь, февраль) уровень тестостерона у самцов серебристо-черных лисиц в наших опытах почти вдвое превышал таковой у самцов красной лисицы. Это несоответствие можно объяснить, во-первых, видовыми различиями в уровне тестостерона в сезон размножения и, во-вторых, особенностями в проведении эксперимента (дикие лисицы были отловлены из природной популяции и в дальнейшем содержались в лабораторных условиях). Вполне возможно, что содержание животных в неволе могло явиться стрессирующим фактором, подавившим эндокринные функции семенников. В работе не указано, в каких условиях содержались самцы во время взятия крови в сезон размножения, т. е. находились ли самцы и самки в одной клетке, в какой момент времени относительно спаривания животных забирались пробы крови. Нами [15] у неспаривающихся, но фертильных самцов серебристо-черных лисиц, содержащихся поодиночке, определялся уровень тестостерона в периферической плазме крови в январе, и полученные величины совпадали с данными М. Жоффр и Ж. Жоффр [3]. Если учесть, что в настоящем исследовании кровь у животных забиралась в сезон спаривания после подсадки самки в эструсе к подопытному самцу (приблизительно через час, независимо от того, было ли спаривание), то можно предположить, что у самцов лисиц такие раздражители, как вид и запах самки, а также акт спаривания являются факторами, вызывающими повышение уровня тесто-

Таблица 4

Коэффициенты корреляции между некоторыми негормональными показателями воспроизводительной функции и содержанием тестостерона в плазме периферической крови во время сезона размножения у самцов серебристо-черных лисиц

Показатель	Тестостерон в плазме, нг%	
	ручные (9)	дикие (10)
Количество щенков на родившую самку . . . . .	0,63±0,19	0,24±0,30
Количество щенков на покрытую самку . . . . .	-0,35±0,29	0,41±0,26
Количество спариваний за сезон . . . . .	-0,23±0,32	0,06±0,32
Время от покрытия первой самки до покрытия последней, дни . . . . .	0,29±0,31	-0,69±0,16

стерона в крови. Подобное предположение подкрепляется литературными данными. Уровень тестостерона в крови у самцов мышей и кроликов значительно увеличивается после спаривания или после помещения к самцам рецептивных самок [16, 17]. Последнее обстоятельство может отчасти объяснить более высокий уровень тестостерона в сезон размножения, полученный в данной работе по сравнению с результатами ранее выполненных исследований [3, 15]. Нами не было обнаружено достоверной разницы между доместицированными и относительно дикими самцами серебристо-черных лисиц по содержанию тестостерона в плазме периферической крови почти во всех сезонах года, за исключением марта и апреля. Не отличаются они и по продукции тестостерона семенниками *in vitro* в декабре. Однако весной содержание тестостерона в плазме и продукция этого гормона семенниками *in vitro* у ручных самцов достоверно ниже, чем у недоместицированных, что свидетельствует о более раннем снижении активности тестостерон-продуцирующей функции семенников у доместицируемых животных в сезон размножения. С этим, по-видимому, связаны и такие факты, как укороченная длительность сезона спаривания у доместицированных самцов, отсутствие корреляции между продукцией тестостерона семенниками *in vitro* и содержанием гормона в крови у ручных и наличие этой корреляции у относительно диких самцов (в марте).

Одна из возможных причин подобных односторонних изменений в функционировании половой системы у ручных самцов может быть связана с направлением отбора этих животных: доместицированные самки серебристо-черных лисиц покрываются в пределах сезона раньше, чем недоместицированные [1], а так как их в основном покрывают доместицированными самцами, то ручные самцы, покрывающие ручных самок в начале сезона размножения и получают селекционное преимущество.

Общая продукция тестостерона надпочечниками *in vitro* у ручных самцов серебристо-черных лисиц в оба исследуемые периода достоверно ниже, чем у диких. Поскольку половые гормоны и глюкокортикоиды в надпочечниках взаимосвязаны в цепях биосинтеза, то полученные результаты вполне согласуются с наблюдениями Л. Н. Трут с соавт. [18] и Н. М. Бажан с соавт. [19], показавшими снижение глюкокортикоидной функции надпочечников у доместицированных самцов серебристо-черных лисиц по сравнению с недоместицированными. Следует заметить, что снижение тестостерон-продуцирующей функции надпочечников ручных самцов, тем не менее не отражается на содержании этого гормона в периферической крови ввиду его крайне незначительной секреции надпочечниками по сравнению с гонадами.

## ВЫВОДЫ

1. Уровень тестостерона в плазме периферической крови у взрослых половозрелых самцов серебристо-черных лисиц обоих типов поведения обеспечивается в основном эндокринной функцией гонад, продукция тестостерона надпочечниками не вносит существенного вклада в этот параметр.

2. У взрослых половозрелых самцов серебристо-черных лисиц обнаружена сезонная динамика уровня тестостерона в периферической плазме крови, хорошо коррелирующая с сезонным характером половой активности этих животных. Максимальный уровень тестостерона наблюдается в сезон размножения (январь, февраль), минимальный — вне его.

3. Процесс отбора на доместикационный характер поведения приводит к более раннему угасанию эндокринной функции семенников в пределах сезона размножения: в период окончания гона (март, апрель)

тестостерон-продуцирующая функция гонад у доместицированных самцов серебристо-черных лисиц достоверно ниже, чем у недоместицированных, относительно диких животных.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
24/1 1978

## ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Д. К., Трут Л. Н. 1964. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью. — Бюлл. Моск. общ. испытателей природы. Отд. биол., 69, вып. 3, 5—19.
- Гублер Е. В., Генкин А. А. 1969. Применение критериев непараметрической статистики для оценки различий двух групп наблюдений в медико-биологических исследованиях. М., «Медицина». 32 с.
- Joffre M., Joffre J. 1975. Variations de la testosteroémie au cours de la période prépubère du Renard et au cours du cycle génital saisonnier du renard male adulte (*Vulpes vulpes*) en captivité. — Comp. Rendus Seances L'Acad. des Sciences, Paris, 281, 12, 819—821.
- Nieschlag E., Bieniek H. 1975. Endocrine testicular function in mink during the first year of life. — Acta endocrinol., 79, 375—379.
- Robinson I. A., Scheffler G., Eisele S. G., Goy R. W. 1975. Effects of age and season on sexual behavior and plasma testosterone and dihydrotestosterone concentration of laboratory-housed male Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). — Biology of Reproduction, 13, 203—210.
- Katongole C. B., Naftolin F., Short R. V. 1974. Seasonal variations in blood luteinizing hormone and testosterone levels in rams. — J. Endocrinol., 60, 101—106.
- Salutini E., Ghilarducci P. 1975. Il dosaggio radioimmunologico del testosterone plasmatico nel cane maschio in giovane età. — Atti. Soc. Ital. sci. vet. 29, 330—333.
- Comhaire F., Mattheeuws D., Vermeulen A. 1974. Testosterone and oestradiol in dogs with testicular tumours. — Acta endocrinol., 77, 408—416.
- Jones G. E., Baker K., Fahmy D. R., Boyns A. R. 1976. Effect of luteinizing hormone releasing hormone on plasma levels of luteinizing hormone, oestradiol and testosterone in the male dog. — J. Endocrinol., 68, 469—474.
- Bartke A., Steele R. E., Musto N., Caldwell B. V. 1973. Fluctuations in plasma testosterone levels in adult male rats and mice. — Endocrinology, 92, 1223—1228.
- Bartke A., Dalterio S. 1975. Evidence for episodic secretion of testosterone in laboratory mice. — Steroids, 26, 749—756.
- Moog B. C., Younglai E. V. 1975. Variations in peripheral levels of LH and testosterone in adult male rabbits. — J. Reprod. Fert. 42, 259—266.
- Endrőczi E. 1961. Studies of the adrenocortical and testicular androgenic and gestagenic steroid secretion in the dog. — Acta physiol. Acad. sci. hung., 21, 194—201.
- Wassermann G. F., Eik-Nes K. B. 1969. Interrelation between adrenal function and formation of testosterone *in vivo* in the testis of the dog. — Acta endocrinol., 61, 33—41.
- Осадчук Л. В., Красс П. М., Иванова Л. Н. 1977. Эндокринная функция гонад у серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus*) на различных стадиях репродуктивного цикла. — Изв. Сиб. отд. АН СССР. № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 118—120.
- Macrides F., Bartke A., Dalterio S. 1975. Strange females increase plasma testosterone levels in male mice. — Science, 189, 1104—1106.
- Younglai E. V., Moog B. C., Dimond P. 1976. Effects of sexual activity on luteinizing hormone and testosterone levels in the adult male rabbit. — J. Endocrinol. 69, 183—191.
- Трут Л. Н., Науменко Е. В., Беляев Д. К. 1972. Изменение гипофизарно-надпочечниковой функции серебристо-черных лисиц, селекционируемых по поведению. — Генетика, № 5, 35—37.
- Бажан Н. М., Красс П. М., Колпаков М. Г., Трут Л. Н. 1974. Изменение секреторной активности коры надпочечников у серебристо-черных лисиц в процессе доместикации. — Докл. Акад. Наук СССР, 216, 922—924.

L. V. Osadchuk, P. M. Krass, L. N. Trut,  
L. N. Ivanova

GONADAL ENDOCRINE FUNCTION  
IN MALE SIVER FOXES WITH DIFFERENT  
HEREDITARY DETERMINED FORMS  
OF DEFENSIVE BEHAVIOR.

The peripheral plasma testosterone content and the "in vitro" production of the hormone by testicles of male silver foxes, selected according to the domesticating behavioral effect (tame), did not differ from those of nondomesticated animals (wild) in all seasons of the year except spring. In March and April (the time of the reproduction termination) the plasma testosterone level and its "in vitro" production by testicles of tame males are significantly lower than in wild animals which is indicative of a more pronounced diminishing of testicular testosterone-producing function, in the limits of the reproductive season, in the former animals than in the later. With this, the fact of a shortened season of mating in domesticated males in comparison with nondomesticated ones is evidently associated.

УДК 591.147.8

Н. С. ЛОГВИНЕНКО, П. М. КРАСС

ВЛИЯНИЕ СВЕТОВЫХ РЕЖИМОВ НА ОНТОГЕНЕЗ  
ГОРМОНАЛЬНОЙ ФУНКЦИИ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ  
У СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ  
ДВУХ ГЕНЕТИЧЕСКИ ДЕТЕРМИНИРОВАННЫХ ТИПОВ  
ПОВЕДЕНИЯ

Известно, что фотопериодизм окружающей среды является одним из основных факторов, влияющих на важные характеристики воспроизводительной функции, такие как скорость полового созревания, сроки половой активности и др. [1]. Однако в ходе селекции серебристо-черных лисиц на доместикационные свойства поведения появляются признаки, свидетельствующие об исчезновении строгой сезонности размножения [2], что позволило выдвинуть предположение о снижении чувствительности эндокринной функции половых желез к сигнальному значению светового фактора окружающей среды [3].

Задача настоящего исследования — изучение влияния различных световых режимов на онтогенез гормональной функции гонад у серебристо-черных лисиц, селекционируемых и неселекционируемых на доместикационный тип поведения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа проведена на базе экспериментальной зверофермы ИЦиГ СО АН СССР. Выделены три экспериментальные серии животных, родившихся от доместикованных и недоместикованных самок, которые содержались в период беременности на разных световых режимах: 1) на естественном световом режиме (контрольная группа); 2) 20 ч света — 4 ч темноты (20C—4T); 3) 6 ч света — 18 ч темноты (6C—18T). Все животные воспитывались на этом световом режиме вплоть до полового созревания. Таким образом, животных двух типов поведения подвергали определенным световым воздействиям как в ходе пренатального, так и постнатального развития. Экспериментальный шед клеток с животными был не меньше 100 лк. В темновом шеде затемнение достигалось с помощью непрозрачного брезентового покрытия.

В период полового созревания, а именно в возрасте 5, 6, 7 и 8 мес у животных забиралась периферическая кровь, а в возрасте 8 мес определялась продукция половых гормонов гонадами в условиях *in vitro*. О становлении эндокринной функции половых

желез у самцов судили по уровню тестостерона в плазме крови и по продукции его гонадами, а у самок — по уровню эстрadiола в плазме крови и по продукции его яичниками. Определение гормонов проводили радиоиммунным методом с помощью стандартных наборов, поставляемых фирмой «Сеа — Ире — Сорин». Статистически результаты обработаны с помощью *t*-критерия Стьюдента и непараметрических критериев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание серебристо-черных лисиц в ходе онтогенеза на различных световых режимах по-разному отразилось на динамике половых гормонов в крови у селекционированных и неселекционированных животных в пубертатном периоде. Дополнительное освещение неселекционированных самцов привело к более раннему и более резкому повышению уровня тестостерона в крови в пубертатном периоде (табл. 1). Если в контрольной группе животных концентрация тестостерона возрастает к 7-му месяцу жизни, то в группе 20C—4T уровень тестостерона повышается уже к 6-му месяцу. В результате в возрасте 8 мес неселекционированные самцы из группы 20C—4T отличаются от контрольных в 2,7 раза более высоким уровнем тестостерона в крови и в столько же раз более высокой продукцией этого гормона семенниками (табл. 2). В литературе известно стимулирующее влияние дополнительного освещения на скорость полового созревания [1]. Вероятно, повышенная андрогенная активность гонад у дополнительно освещавшихся недоместикованных самцов обусловлена более ранней и сильной стимуляцией гонадотропной активности гипофиза [4]. Воспитание недоместикованных самцов в условиях затемнения (6C—18T) существенного влияния на изучаемые параметры не оказалось.

У доместикованных самцов всех экспериментальных серий динамика тестостерона в пубертатном периоде и секреторная активность семенников в возрасте 8 мес достоверно не различается (см. табл. 1, 2). Полученные данные свидетельствуют о том, что самцы серебристо-черных лисиц, не подвергавшиеся целенаправленной селекции на доместикационный тип поведения, находятся в большей зависимости от средовой фотопериодической стимуляции как фактора, участвующего в регуляции стадийного развития организма.

Дополнительное освещение неселекционированных самок привело к повышению уровня эстрadiола в крови уже к пятимесячному возрасту, в то время как у контрольной группы увеличение содержания эстрadiола в крови, связанное с половым созреванием, отмечается лишь к 6-му месяцу жизни (табл. 1). В возрасте 8 мес у самок из группы 20C—4T продукция эстрadiола яичниками оказалась в 1,5 раза выше по сравнению с контролем (см. табл. 2).

Воспитание неселекционированных самок в условиях затемнения (6C—18T) не изменило существенно динамику эстрadiола в крови в пубертатном периоде, однако несколько повысило эстроген-продуцирующую функцию их яичников. Возможно, что это повышение продукции эстрadiола яичниками самок из группы 6C—18T вызвано более активным метаболизмом гормона. Режим затемнения ведет наряду со снижением уровня гонадотропных гормонов к повышению концентрации пролактина в крови, который способен увеличить чувствительность гонад к действию ЛГ и ФСГ [5]. У всех экспериментальных серий доместикованных самок различий в динамике эстрadiола в крови в пубертатном периоде и в секреторной активности яичников в возрасте 8 мес не обнаружено.

Таким образом, результаты данной работы свидетельствуют о большей зависимости темпов возрастного изменения эндокринной функции половых желез от условий освещенности окружающей среды у неселекционированных животных по сравнению с селекционированными

**Таблица 1**  
Влияние световых режимов содержания на динамику половых гормонов в плазме периферической крови у серебристо-черных лисиц двух типов поведения в пубертатном периоде

Группы животных	Контроль		20С—4T		6С—18T	
	5 мес	6 мес	7 мес	6 мес	7 мес	б мес
<b>Самки</b>						
доместицированные	18,6 ± 1,9 (7)	18,0 ± 1,1 (9)	18,9 ± 0,8 (10)	17,9 ± 1,6 (8)	17,2 ± 1,0 (10)	18,6 ± 1,7 (9)
недоместицированные	14,0 ± 1,5 (5)	20,0 ± 2,0 (5)	21,3 ± 1,2* (9)	17,4 ± 1,3 (5)	20,2 ± 2,2 (9)	21,5 ± 1,4 (5)
<b>Самцы</b>						
доместицированные	0,21 ± 0,05 (13)	0,34 ± 0,06 (8)	0,65 ± 0,16 (5)	0,24 ± 0,03 (10)	0,34 ± 0,07 (15)	0,94 ± 0,07 (5)
недоместицированные	0,21 ± 0,04 (20)	0,18 ± 0,03 (17)	0,48 ± 0,06 (9)	0,16 ± 0,03 (5)	0,46 ± 0,05* (5)	1,10 ± 0,13* (6)

Примечание. В табл. 1, 2 звездочки обозначены достоверные различия по сравнению с контрольной группой ( $p < 0,05$ ); в скобках указано число животных в группе.

Показатели	Доместицированные				Недоместицированные	
	Контроль	20С—4T	6С—18T	Контроль	20С—4T	6С—18T
<b>Концентрация эстрadiола в крови, пг/мл</b>						
Продукция эстрadiола яичниками, пг/ч/кг	34,8 ± 3,6 (8)	29,2 ± 1,5 (10)	34 ± 4,5 (7)	28,7 ± 3,3 (9)	32,7 ± 3,7 (7)	27 ± 1,1 (14)
Концентрация тестостерона в крови, нг/мл	0,5 ± 0,06 (14)	2,4 ± 0,3 (11)	2,6 ± 0,2 (12)	1,5 ± 0,2 (9)	2,4 ± 0,4* (7)	2,0 ± 0,1* (11)
Продукция тестостерона семенниками, нг/ч/кг	265 ± 36 (11)	273 ± 21 (18)	0,7 ± 0,1 (15)	0,5 ± 0,06 (10)	1,2 ± 0,2* (7)	0,4 ± 0,06 (14)

на ручной тип поведения. Дополнительное освещение в ходе онтогенеза неселекционированных лисиц обоего пола приводит к ускорению темпов их полового созревания. Это выражается в более раннем повышении уровня половых гормонов, связанного с началом полового созревания, и в более высокой гормональной активности гонад. Селекция серебристо-черных лисиц на доместикационные свойства поведения ведет к снижению чувствительности эндокринной функции половых желез к сигнальному значению светового фактора. Возможно, это связано с изменениями в центральных звеньях функциональной оси, регулирующей активность репродуктивной системы, в ходе направленной селекции.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
23/II 1978

## ЛИТЕРАТУРА

- Эмме А. М. 1960. Фотоперiodическая реакция размножения.—Усп. совр. биол., 49, 240—259.
- Трут Л. Н., Брауде Г. Л., Беляев Д. К. 1970. Поведение и воспроизводительная функция животных. V. Сезонная динамика половой активности самок серебристо-черных лисиц, селекционируемых на приручение.—Бюл. МОИП, 75, 139—145.
- Беляев Д. К. 1972. Генетические аспекты доместикации животных и растений. «Наука», с. 39.
- Чазов Е. И., Исаченков В. А. 1974. Эпифиз: место и роль в системе нейроэндокринной регуляции. М., «Наука», с. 193.
- Вех F. I., Bartke A. 1977. Testicular LH binding in the hamster: modification by photoperiod and prolactin.—Endocrinology, 400, 1223—1226.

N. S. Logvinenko, P. M. Krass

## LIGHT REGIMENS EFFECTS ON THE ONTOGENESIS OF THE GONAD HORMONE FUNCTION IN SILVER FOXES OF TWO GENETICALLY DETERMINED TYPES OF THE BEHAVIOR

The selection of silver foxes for domesticating properties of the behavior leads to a decrease in the sensitivity of the gonad endocrine function to the signal significance of the light factor.

Н. А. ДУДАРЕВА, В. С. ДАШКЕВИЧ

УДК 577.213.3

## ВЛИЯНИЕ МЕТОДОВ ОЧИСТКИ И ФРАГМЕНТАЦИИ ДНК С РАЗЛИЧНОЙ ТРАНСКРИПЦИОННОЙ АКТИВНОСТЬЮ НА ХАРАКТЕР ИХ РЕНАТУРАЦИИ

Геномы эукариотов характеризуются определенным соотношением повторяющихся и уникальных последовательностей нуклеотидов [1—4]. К уникальным относятся последовательности, содержание которых в геноме не превышает одной или нескольких копий. Разнообразие повторяющихся последовательностей ДНК с частотами встречаемости от десятков и сотен раз до миллионов делят в основном на 2 класса: высокоповторяющаяся фракция имеет частоту повторяемости  $10^5$ — $10^6$  (к этому классу относятся сателлитные ДНК) и среднеповторяющаяся

(интермедиатная) фракция ДНК, которая представлена более гетерогенным классом молекул с частотой повторяемости от  $10^2$  до  $10^5$ .

Соотношение повторяющихся и уникальных последовательностей определяют по скорости ренатурации, т. е. по скорости восстановления двунитчатой структуры комплементарными однонитчатыми фрагментами. Скорость ренатурации при прочих равных условиях (время реакции, концентрация ДНК, температура, pH среды, ионная сила) зависит от частоты встречаемости определенных последовательностей нуклеотидов в геноме.

Однако при оценке количества ренатурированной ДНК могут возникнуть ошибки, зависящие от размеров фрагментов денатурированной ДНК и примесей РНК, которые входят в состав природных комплексов РНК—ДНК и не чувствительны к действию РНКазы [5]. Чем больше размер фрагментов ДНК, тем больше частично ренатурированных молекул окажется во фракции двунитчатой ДНК [4]. Количества ренатурированной ДНК будет завышаться также примесями комплексов РНК—ДНК.

Мы использовали метод ренатурации для оценки соотношения повторяющихся и уникальных последовательностей нуклеотидов во фракциях ДНК печени крыс, различающихся транскрипционной активностью [6]. Транскрипционно активная ДНК, сходная по своим свойствам с эухроматиновой ДНК [7], содержит в своем составе 10–12% гибридной РНК [5]. В связи с этим представлялось существенным оценить вклад гибридов РНК—ДНК во фракцию ренатурированной ДНК и разработать метод освобождения от РНК гибридных молекул без значительной деградации ДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выделения фракции ДНК использовали крыс-самцов линии Вистар одного возраста (2–2,5 мес). Фракции ДНК выделяли из клеток печени по методу [8], модифицированному В. С. Дашкевич и Т. В. Аршиновой [9]. Транскрипционно активную ДНК (ДНКI), составляющую около 20% генома, выделяли депротеинизацией в 1 М растворе NaCl при pH 6,4 в 75%-ном феноле. Фракцию ДНК (ДНКII), представляющую, очевидно, репрессированные участки генома (70%), депротеинизировали в 0,14 М растворе NaCl при pH 8,5 и 66%-ном феноле. Выделенные препараты ДНК подвергали очистке, следуя в основном методу Томаса и др. [10] с некоторыми модификациями [9].

Фрагментацию ДНК производили обработкой ультразвуком на ультразвуковой установке (УМ1-0,4, Ленинградский завод высокочастотных установок). Образец ДНК с концентрацией 400–500 мкг/мл озвучивали импульсами по 2 мин в течение 15 мин при 18 кГц, 0,4 кВт при постоянном охлаждении, затем осаждали двойным объемом холодного этанола и растворяли в 0,03 М натрийфосфатном буфере (НФБ), pH 6,8.

Коэффициенты седиментации фрагментов ДНК определяли в щелочном градиенте, фуге Beckam L5 75 в роторе SW50,1 в течение 5 ч при 40 000 об/мин; 4–5°C. Градиент раскалывали со дна пробирок с автоматической регистрацией оптической плотности в проточной кювете (Uvicord II L кв, Швеция).

Реассоциацию однонитчатой ДНК исследовали хроматографией на гидроксиапатите, синтезированном по методу Тизеллуса и др. [11]. Для реассоциации ДНК переводили в 0,12 М НФБ или 0,24 М НФБ, pH 6,8 (для реассоциации уникальных последовательностей) и проводили инкубацию при 60°C. Для построения кривых реассоциации из растворов ДНК через определенные промежутки времени отбирали пробы и определяли отношение реассоциированных и нереассоциированных молекул после фракционирования препарата на термостатированных колонках с гидроксиапатитом. Денатурированную (однонитчатую) ДНК элюировали 0,12 М НФБ, а реассоциированные (двунитчатые) молекулы — 0,5 М НФБ. Кривые кинетики реассоциации строили, как описано в [1], определяя процент ренатурированной ДНК в зависимости от параметра  $C_0 t$  — произведения концентрации фрагментированной ДНК (в молях нуклеотидов/литр) на время ренатурации при 60°C в 0,12 М НФБ (в секундах).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее В. С. Дашкевич и Т. В. Аршиновой [9] феноловым методом из клеток печени крыс выделены функционально различные фрак-

ции ДНК, различающиеся содержанием устойчивой к действию РНКазы гибридной РНК. Количество гибридной РНК в транскрипционно активной ДНК—ДНКI составляет ~12%, а в ДНКII ~2% [6]. Такое количество гибридной РНК остается в препаратах после стандартной обработки препаратов ДНК РНКазой при 37°C.

Для более полного удаления примеси гибридной РНК мы применили два способа очистки ДНК. Первый способ — удаление гибридной РНК обрабатывали РНКазой А (10 мкг РНКазы A/1 мг ДНК) 20 мин при 37°C, затем инкубационную смесь прогревали 10 мин при 85°C (условия частичной денатурации ДНК) и вновь инкубировали 20 мин при 37°C с РНКазой. Во втором способе очистки использовали мягкий щелочной гидролиз РНК в 0,3 н. NaOH при 37°C в течение 16 ч. После щелочного гидролиза проводили нейтрализацию 2 М  $\text{H}_3\text{PO}_4$  до pH 6,8 и получали денатурированную ДНК в 0,2 М НФБ.

Как было установлено, оба способа очистки снижают содержание гибридной РНК до следовых количеств. На рис. 1 представлены кривые ренатурации неподвергнутых дополнительной очистке препаратов ДНК (a, b) и после очистки РНКазой и щелочью (в). В случае ДНКII, где вклад гибридной РНК крайне мал, дополнительные обработки не влияют на характер кривых ренатурации (рис. 1, б). Что касается транскриптивно активной ДНК с высоким содержанием гибридной РНК (~12%), то освобождение от РНК значительно снижает фракцию ренатурированной ДНК по сравнению с исходным препаратом (рис. 1, а). Из этого следует, что РНК—ДНК гибридный комплекс имитирует ренатурацию ДНК и что оба способа удаления гибридных молекул РНК дают идентичные результаты.

Однако под действием щелочи происходит деградация молекул ДНК. Так, мягкий способ денатурации ДНК—0,5 н. NaOH, 60°C,

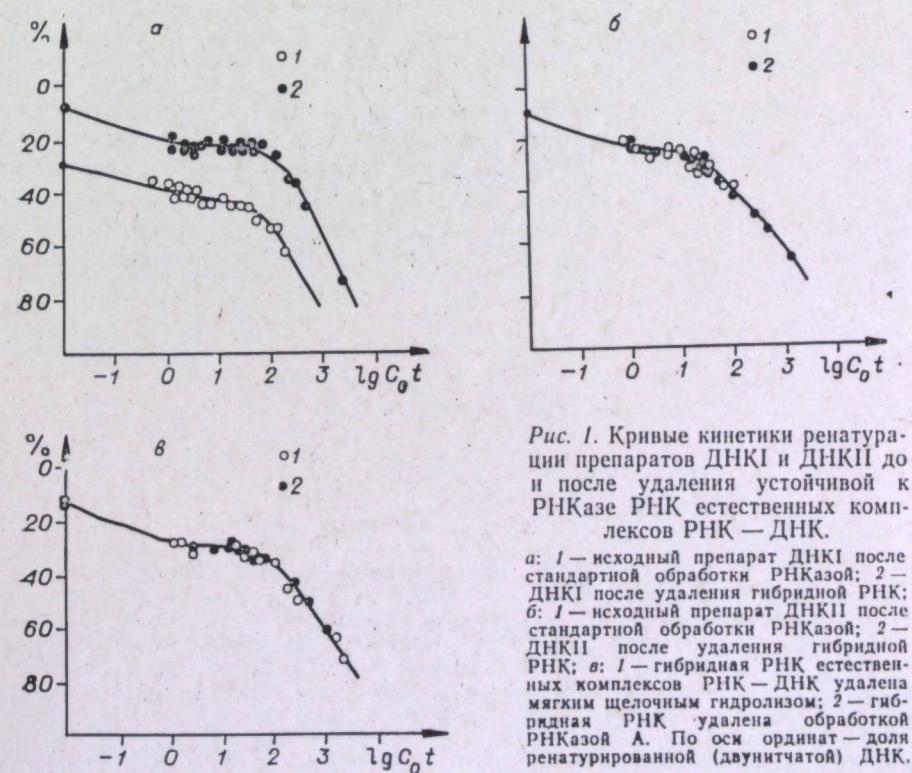


Рис. 1. Кривые кинетики ренатурации препаратов ДНКI и ДНКII до и после удаления устойчивой к РНКазе РНК естественных комплексов РНК—ДНК.

а: 1 — исходный препарат ДНКI после стандартной обработки РНКазой; 2 — ДНКI после удаления гибридной РНК;  
б: 1 — исходный препарат ДНКII после стандартной обработки РНКазой; 2 — ДНКII после удаления гибридной РНК;  
в: 1 — гибридная РНК—ДНК удалена мягkim щелочным гидролизом; 2 — гибридная РНК удалена обработкой РНКазой А. По оси ординат — доля ренатурированной (двунитчатой) ДНК.

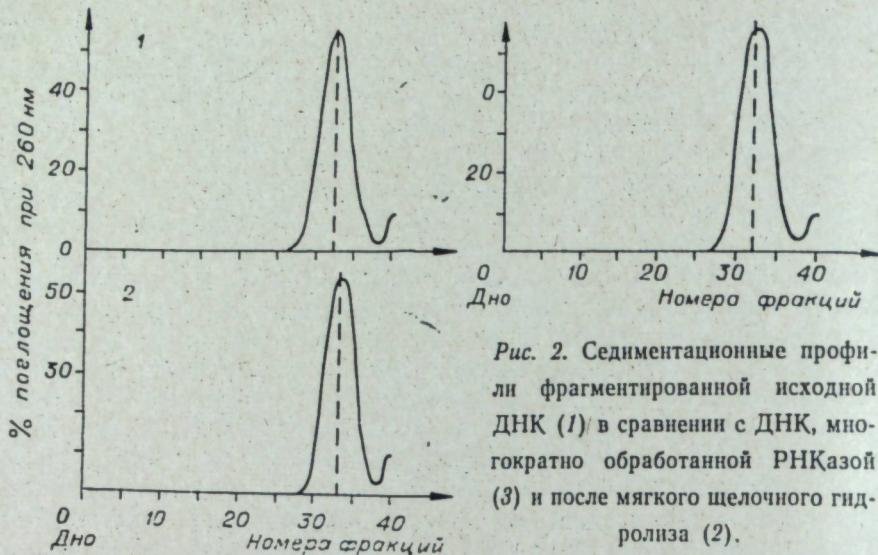


Рис. 2. Седиментационные профили фрагментированной исходной ДНК (1) в сравнении с ДНК, многократно обработанной РНКазой (3) и после мягкого щелочного гидролиза (2).

15 мин сопровождается деградацией до 5% ДНК [12]. К деградации рестриктов до фрагментов в 300 нуклеотидов приводит их кипячение в 0,3 н. NaOH в течение 15 мин [13].

В связи с этим мы считали необходимым проверить, происходит ли деградация фрагментированной ДНК в процессе очистки препарата от примеси гибридной РНК путем мягкого щелочного гидролиза. Для этого фрагментированную ДНК после обработки РНКазой и щелочью анализировали в щелочном градиенте сахарозы. Как видно на рис. 2, коэффициенты седиментации всех трех образцов совпадают и равны 5S, значит мягкие условия щелочного гидролиза не вызывают значительной деградации ДНК.

## ВЫВОДЫ

Предложено два способа очистки препаратов ДНК от примесей гибридной РНК. Показано, что при мягком щелочном гидролизе (0,3 н. NaOH, 37°C, 16 ч) не происходит значительной деградации ДНК, поэтому этот способ может быть рекомендован для очистки препаратов ДНК, которые готовят для исследования методом ренатурации и особенно методом гибридизации РНК—ДНК, когда крайне нежелательно вводить в реакционную смесь РНКазу.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
26/VII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Britten R. J., Kohne D. E. 1968. Repeated sequences in DNA.—Science, 161, N 3841, 529—541.
- Walker P. M. B. 1969. The specificity of molecular hybridization in relation to studies on higher organisms.—Prog. Nucleic Acid Res. Molec. Biol., 9, 301—326.
- Тимофеева М. Я., Эйнер Г. И., Куприянова Н. С. 1975. Сравнительное исследование повторяющихся нуклеотидных последовательностей в ДНК дифференцированных тканей и при малигнизации.—Мол. биол., 9, вып. 1, 126—133.
- Pays E., Ronisse A. 1975. Interspersion of repetitive sequences in rat liver DNA.—Biochem. a. Biophys. Res. Commun. 62, N 4, 862—867.
- Дышлиц Г. М., Дашкевич В. С., Салганик Р. И. 1968. Исследование некоторых свойств «гибридной» РНК в составе ДНК печени крыс.—Мол. биол., 2, вып. 4, 508—512.

- Дашкевич В. С., Дударева Н. А., Гуткина Н. И. 1977. Исследование структуры ДНК при репликации и транскрипции в клетках эукариотов.—Тез. сообщ. VI Всесоюз. симпозиума. Структура и функции клеточного ядра. Алма-Ата, с. 7—8.
- Дашкевич В. С., Аршинова Т. В. 1977. Транскрипция и репликация ДНК в активном и препрессированном хроматине регенерирующей печени крыс.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 83—86.
- Стражевская Н. Б., Стручков В. А. 1971. О различном структурно-функциональном состоянии ДНК в животной клетке в норме и после облучения.—Радиобиол., 11, вып. 5, 649—655.
- Дашкевич В. С., Аршинова Т. В. 1973. Выделение фракции реплицирующей печени крыс бездетергентным фенольным методом.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 133—135.
- Thomas C. A., Bergs Jr. K. I., Kelly T. J. 1966. In: Procedures in nucleic acid research, G. L. Contoni, D. R. Davies, Ed. N. Y., Acad. Press, P. 535—545.
- Tisellius A., Hjerten S., Levin O. 1956. Protein chromatography on calcium phosphate column.—Arch. Biochem. and Biophys. 65, № 1, 132—155.
- Дрожденюк А. П., Сулимова Г. Е., Ванюшин Б. Ф. 1976. Деградация ДНК при стандартной щелочной или термической денатурации.—Биохимия, 41, вып. 7, 1250—1255.
- Sambrook J., Botchan M., Gallimore P., Ozanne B., Pettersson U., Williams J., Sharp P. A. 1975. Viral DNA sequences in cells transformed by simian virus 40, adenovirus type 2 and adenovirus type 5.—Cold Spring Harbor Symp. Quan. Biol., 39, 615—632.

N. A. Dudareva, V. S. Dashkevich

## THE INFLUENCE OF PURIFICATION AND FRAGMENTATION OF DNA FRACTIONS DIFFERENT IN TRANSCRIPTIONAL ACTIVITY ON ITS RENATURATION PROPERTIES

Obtained by means of phenol fractionation the transcriptionally active rat liver DNA contains 10—12% RNA resistant to RNase action after standard treatment with RNase at 37°C. The hybrid RNA of transcriptionally active DNA produces the increase in the amount of repeated sequences in that DNA. Two methods were used to purify sonicated DNA: treatment with RNase A with heating the mixture at 80—85°C (the conditions of partial denaturation) and subsequent incubation at 37°C (1) and alkaline hydrolysis in 0,3 N NaOH at 37°C during 16 hr. (2).

The proposed methods allow to remove the hybrid RNA and don't change the size of DNA fragments, that has been demonstrated by sedimentation in the alkaline gradient of sucrose (the size of fragments is 5'S). The identical data were obtained on renaturation kinetics of DNA fractions purified by means of these two methods.

УДК 547.563.32

В. А. КРАТАСЮК, А. С. РАЙТ, В. К. РАЙТ,  
Р. И. САЛГАНИК

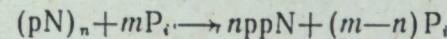
## ИССЛЕДОВАНИЕ ФОСФОРОЛИЗА ВЫСОКОПОЛИМЕРНЫХ РНК ВОДОРАСТВОРIMЫМ И ИММОБИЛИЗОВАННЫМ ПРЕПАРАТАМИ ПОЛИНУКЛЕОТИДФОСФОРИЛАЗЫ

### *ESCHERICHIA COLI*

В связи с возрастающей потребностью в синтетических полириво-нуклеотидах, применяемых в составе двусpirальных комплексов в качестве противовирусных средств и необходимых для молекулярно-биологических и молекулярно-генетических исследований, становится важ-

ной разработка экономического и эффективного способа получения рибонуклеозид-5'-дифосфатов (НДФ) — субстратов для ферментативного синтеза полирибонуклеотидов.

Исходя из природных РНК, наиболее коротким путем НДФ могут быть получены посредством фосфоролиза, катализируемого полинуклеотидфосфорилазой (КФ 2.7.7.8, ПНФаза) по схеме:



где  $(pN)_n$  — полирибонуклеотид,  $P_i$  — ортофосфат,  $pppN$  — НДФ, а  $n$  и  $m$  — коэффициенты [1]. Потенциальные возможности такого способа получения НДФ остаются в настоящее время в значительной степени неопределенными, так как поиск оптимальных условий количественного превращения природных РНК в НДФ выполнен лишь в единичных исследованиях [2—4].

Данная работа посвящена изучению и оптимизации условий фосфоролиза рибосомальной РНК *E. coli* и высокомолимерной РНК из печени крупного рогатого скота водорастворимой и иммобилизованной ПНФазой и подбору условий хроматографического разделения НДФ фосфоролизата.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы рРНК *E. coli* и высокомолекулярная РНК из печени крупного рогатого скота (производство СКТБ биологически активных веществ, Новосибирск). Препараты РНК дополнительно очищали с целью отделения примесных белков и полисахаридов по методикам, приведенным в работах [5, 6]. Характеристики препаратов РНК представлены в таблице. Разделение НДФ проводили на целлюлозе ДЕ-52 фирмы Whatman (Англия).

Выделение и иммобилизация ПНФазы *E. coli* описаны в работах [7, 8]. Активность ПНФазы определяли реакции полимеризации АДФ, принимая за единицу активности такое количество фермента, которое превращало за 1 ч 1 мкмоль субстрата при 37°C в оптимальных условиях [8].

Глубину в реакции фосфоролиза РНК определяли по накоплению кислоторастворимой фракции, принимая за 100% кислоторастворимую фракцию щелочного гидролизата РНК.

В качестве гомогенного реактора с полупроницаемой мембранный использовали ячейку для ультрафильтрации, модель 402, ультрафильтр PM-10 (Amicon, Голландия). 50 мл реакционной смеси, содержащей 50 о. е./мл рРНК *E. coli*; 0,1 М три-НСl, pH 8; 0,05 М KН<sub>2</sub>РО<sub>4</sub>; 7,5 ММ Mg (CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub>; 0,75 ММ Na<sub>2</sub>ЕДТА и 0,02% NaN<sub>3</sub> помещали в резервуар ячейки и добавляли 1560 ед. ПНФазы. Фосфоролиз вели при 45°C и постоянном перемешивании, контролируя реакцию по кислоторастворимой фракции. После выхода реакции на плато реакционную смесь разделяли фильтрованием через мембрану под давлением 1—5 атм скатого воздуха. К ПНФазе, задержанной на мемbrane резервуара ячейки, добавляли следующую порцию раствора РНК (50 мл) и проводили процесс, как описано выше.

Разделенные хроматографией на целлюлозе ДЕ-52 НДФ идентифицировали по спектральным характеристикам и по объему элюции свидетелей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Фосфоролизу подвержены природные полиринуклеотиды всех типов — транспортные, матричные и рибосомальные РНК [1]. Самым неподходящим источником НДФ является, очевидно, тРНК, так как она обладает прочной вторичной структурой и ее полный фосфоролиз протекает в достаточно жестких условиях [2]. Кроме того, выделение индивидуальных НДФ из фосфоролизата тРНК методически трудно выполнимо, поскольку в составе тРНК есть минорные основания — до 10%. По всем критериям мРНК является, по-видимому, наилучшим субстратом для ПНФазы [1], однако ее содержание в биомассе мало. Только рРНК, составляющая до 82% клеточной РНК и практически не содержит

## Характеристики препаратов РНК

Препарат	Весовая экстинция, ед. опт. пл./мг см	D <sub>220</sub> /D <sub>260</sub>	D <sub>280</sub> /D <sub>260</sub>	L <sub>280</sub> /D <sub>260</sub>
РНК из печени . . . . .	17,2	0,42	0,89	0,48
РНК из печени, очищенная от белков . . . . .	19,7	0,44	0,90	0,48
РНК из печени, очищенная от полисахаридов . . . . .	19,7	0,45	0,89	0,49
рРНК <i>E. coli</i> . . . . .	18,5	0,41	0,89	0,47
рРНК <i>E. coli</i> , очищенная от белков . . . . .	19,8	0,39	0,90	0,48

Приложение. Весовая экстинция и спектральные отношения определены при pH 7,0 ( $\lambda = 260$  нм).

жащая минорных оснований, может служить источником для ферментативного получения НДФ.

Для количественного превращения тРНК, наиболее устойчивой к действию ПНФазы, реакцию фосфоролиза проводят при 60°C в присутствии 0,01 М ортофосфата и 0,5 ММ соли магния [2]. Эти условия имеют, однако, ограниченную практическую ценность из-за низкой (1—5 о. е./мл; в среднем 0,4 ММ) концентрации субстрата в реакционной смеси. Повышение же концентрации до 10—12 ММ, судя по данным работы [9], снижает степень фосфоролиза на 60—65%.

Увеличив по сравнению с [2] концентрацию РНК до 50 о. е./мл (~6,5 ММ) и оставив неизмененными концентрации ортофосфата и соли магния, мы нашли, что рРНК *E. coli* фосфоролизуется в таких условиях практически полностью — на 93%, тогда как высокомолекулярная РНК из печени фосфоролизуется лишь наполовину (рис. 1, а. 1 и 1, б, 1 соответственно).

Отмеченные различия в степени превращения РНК могли быть вызваны специфическими — белковыми или полисахаридными — примесями в препарате РНК из печени. В связи с этим оба препарата РНК были подвергнуты дополнительной очистке от белков, как в [5], в процессе которой повысилась также весовая экстинция препаратов (см. таблицу). Эффект от очистки выразился в увеличении скорости и глубины реакции (рис. 1, а, 2 и 1, б, 2), однако около 40% РНК из печени

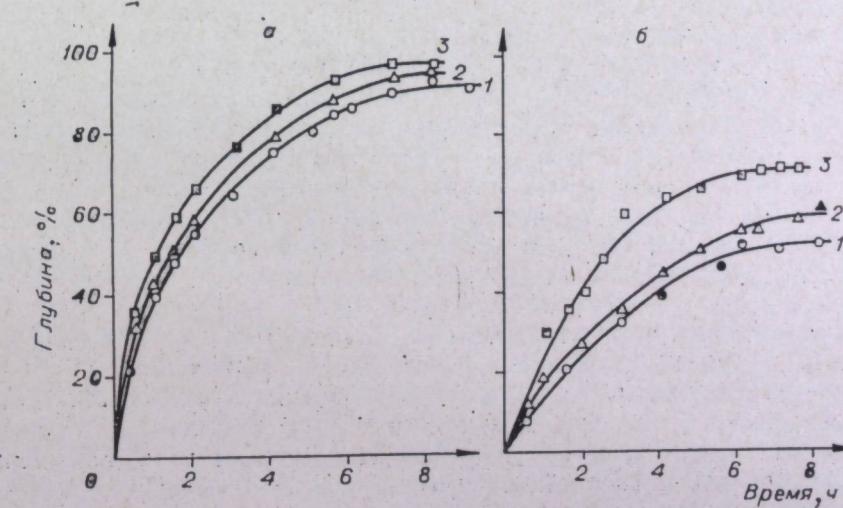


Рис. 1. Кинетика реакции фосфоролиза рРНК *E. coli* (а) и высокомолекулярной РНК из печени (б).

Реакционная смесь (1,5 мл): 50 о. е./мл РНК; 0,1 М три-НСl, pH 8,0; 0,01 М KН<sub>2</sub>РО<sub>4</sub>; 5 ММ Mg (CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub>; 0,5 ММ Na<sub>2</sub>ЕДТА и 75 ед. ПНФазы. Температура реакции 60°C. 1 — исходные препараты РНК; 2 — препараты РНК, очищенные от белков; 3 — препараты РНК, обработанные щелочной фосфатазой.

ни остается все же нефосфоролизованной. Несколько меньшей (31%) оказалась доля резистентной РНК из печени у препарата, очищенного от полисахаридов [6]. Таким образом, имеющиеся в препаратах рРНК *E. coli* и РНК из печени примеси обусловливают различия в реакциях фосфоролиза этих РНК лишь в небольшой степени.

Причиной неполного превращения препарата из печени мог оказаться фосфат на 3'-концах у части молекул РНК, наличие которого, как известно [1], ингибирует фосфоролиз. Из рис. 1, б, 3 видно, что скорость и глубина реакции фосфоролиза РНК из печени, обработанной щелочной фосфатазой, заметно увеличились, хотя эффект не был таким значительным, как в случае фосфоролиза предварительно дефосфорилированной низкополимерной дрожжевой РНК [4].

Препятствием в реакции фосфоролиза полинуклеотидов является также их вторичная структура, образуемая комплементарными последовательностями [1]. Из сопоставления состава оснований следует, что доля гуанина и цитозина, определяющая прочность вторичной структуры, у РНК из печени выше, чем у рРНК *E. coli* [10]. С целью снижения стабильности структурных образований мы уменьшили ионную силу в реакционной смеси, вводили мочевину (до 1 М), заменяли ионы магния на ионы цинка и меди, однако во всех случаях наблюдали только падение скорости реакции.

При инкубации реакционных смесей (свыше 4 ч) медленно образовывались опалесценции, вследствие взаимодействия ионов двухвалентных металлов и фермента. Так как скорость образования опалесценций повышалась с ростом температуры, во избежание потери ферментативной активности в дальнейшем фосфоролиз проводили при 45°C.

Увеличив концентрацию ортофосфата в реакционной смеси, добились количественного превращения РНК из печени в НДФ: рис. 2 свидетельствует, что насыщающим (как и для ПНФазы *Azotobacter aqilis* в близких условиях [3]) является 0,05 М ортофосфат. Учитывая, что оптимальная концентрация ионов магния в реакции фосфоролиза, катализируемой ПНФазой *E. coli*, была установлена по скорости фосфоролиза полиадениловой кислоты [11], мы провели аналогичный эксперимент, используя в качестве субстрата РНК из печени. Из рис. 3 видно, что скорость реакции растет с повышением концентрации соли магния вплоть до 7,5 мМ.

В оптимизированных условиях, т. е. в 0,05 М ортофосфате в присутствии 7,5 мМ Mg(CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub> (pH8; 45°C), оба препарата РНК количественно превращаются в НДФ, хотя скорость фосфоролиза РНК из печени в 6 раз меньше скорости фосфоролиза рРНК *E. coli* (рис. 4). В реакции фосфоролиза природных РНК наблюдается ингибирование продуктом [4], причем наибольший ингибирующий эффект у пуриновых НДФ. Так как доля пуриновых оснований у РНК из печени ниже, чем у рРНК *E. coli* [10], то отличия в кинетике фосфоролиза этих РНК следует отнести на счет различий в их вторичной структуре и конформации.

Как отмечалось в [9], трудоемкость процедур выделения ПНФазы, свободной от вредных в реакции фосфоролиза активностей, и дорогоизна препаратов фермента делают необходимым поиски экономичного способа его практического применения. Один из возможных вариантов решения этой задачи заключается в получении и использовании иммобилизованной, связанной с водонерастворимой матрицей ПНФазы.

На рис. 5 представлены кинетические кривые фосфоролиза рРНК *E. coli*, водорастворимой и иммобилизованной на силохроме С-1 ПНФазой. Хотя активность, оцененная по реакции полимеризации АДФ, обеих форм фермента в этом опыте была взята одинаковой, фосфоролиз иммобилизованной ПНФазой протекает с существенными различиями: 20% полинуклеотида фосфоролизуется быстро, а затем процесс идет

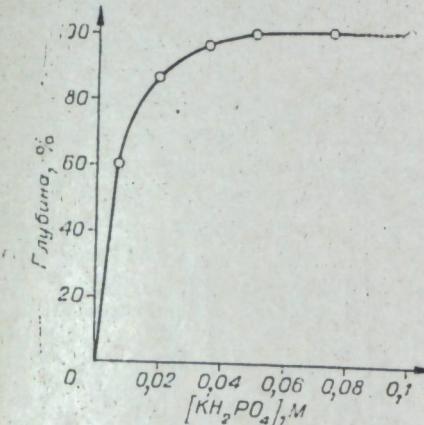


Рис. 2. Зависимость глубины реакции фосфоролиза РНК из печени от концентрации ортофосфата.

Состав компонентов реакционной смеси см. в подписи под рис. 1 (за исключением ортофосфата). Температура реакции 45°C.

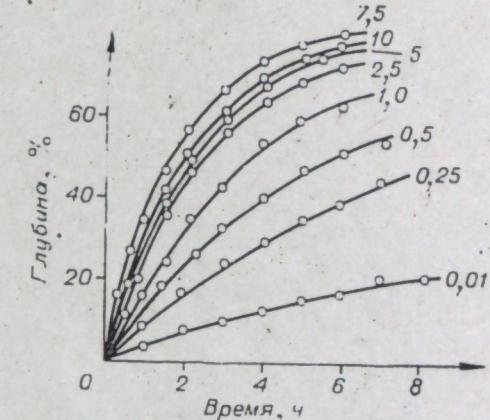


Рис. 3. Зависимость кинетики реакции фосфоролиза РНК из печени от концентрации соли магния.

Реакционная смесь (1,5 мл) содержала 50 мкг/мл РНК; 0,1 М трис-HCl, pH 8,0; 0,05 М K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> и 75 ед. ПНФазы. Температура реакции 45°C. Концентрация (мМ) Mg (CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub> указана на кинетических кривых.

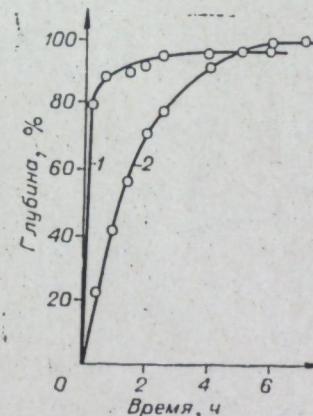


Рис. 4. Кинетические кривые фосфоролиза рРНК *E. coli* (1) и РНК из печени (2).

Условия опыта см. в подписи под рис. 3; концентрация Mg(CH<sub>3</sub>COO)<sub>2</sub> — 7,5 мМ.

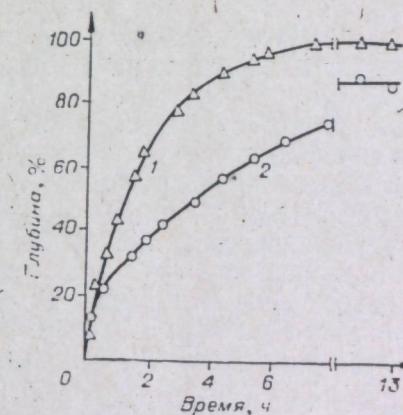


Рис. 5. Кинетика фосфоролиза рРНК *E. coli* иммобилизованной (2) и водорастворимой (1) ПНФазой.

с постоянной в 3,4 раза меньшей скоростью, чем фосфоролиз несвязанной ПНФазой, причем 10—13% полимера остается устойчивым к действию иммобилизованного фермента. По-видимому, среди популяции молекул РНК в препарате есть такие, размер которых позволяет им проникать в поры носителя без существенных препятствий, и они фосфоролизуются с довольно высокой скоростью. Оставшаяся масса полимера становится доступной иммобилизованному ферменту лишь по мере диффузии внутрь гранул, что и лимитирует скорость фосфоролиза. Более выражено влияние стерических факторов проявляется в проточном варианте при использовании иммобилизованной ПНФазы, упакованной в терmostатируемую колонку,— предельно достижимой при этом глубиной оказываются 37%.

Очевидно, что для более эффективного использования иммобилизованной на силохроме ПНФазы в реакции фосфоролиза высокополимерных РНК требуется предварительно снижать степень их полимерно-

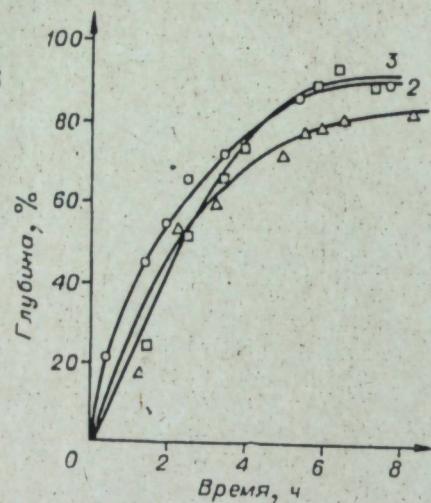


Рис. 6. Кинетические кривые фосфоролиза рРНК *E. coli* в гомогенном реакторе с ультрафильтрационной мембраной.

1 — 1-я, 2 — 11-я и 3 — 18-я порция реакционной смеси.

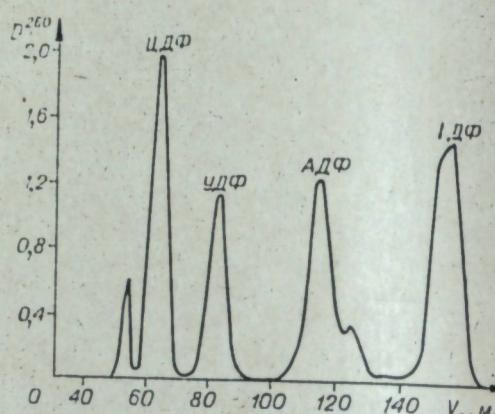


Рис. 7. Хроматография фосфоролизата рРНК *E. coli* на целлюлозе ДЕ-52.

сти. Другой путь преодоления стерических осложнений заключается в иммобилизации фермента на более макропористом или вовсе непористом носителе.

Многократное использование ферментов без какой-либо их модификации возможно при проведении реакций в гомогенных реакторах, ограниченных ультрафильтрационной мембранный. Варьируя размеры пор мембранны, можно селективно фракционировать реакционные смеси; конструкция же реактора позволяет вести процесс как непрерывно (при поддержании реагирующей среды в стационарном состоянии), так и с последовательной сменой (после завершения реакции) раствора субстрата. Нами реализован последний вариант.

В модельном эксперименте (подробно описанном в методической части) использовали мембрану с размером пор  $\leq 20 \text{ \AA}$ . После выхода реакции на плато образовавшиеся НДФ отфильтровывали под давлением сжатого воздуха, а ПНФаза (размер молекулы  $85 \text{ \AA}$  [1]) удерживалась на мембране. Это обстоятельство позволило выполнить фосфоролиз 19 порций по 50 мл раствора рРНК *E. coli* с концентрацией  $\sim 6,5 \text{ mM}$  с одним и тем же, первоначально добавленным к первой порции, количеством фермента. При средней продолжительности реакции фосфоролиза одной порции 7 ч за 19 циклов в НДФ количественно было превращено около 2,5 г рРНК. На рис. 6 приведены кинетические кривые фосфоролиза 1, 11 и 18-й порций. Видно, что за такой срок практически не происходит уменьшения ферментативной активности.

Данные, полученные в представленном выше эксперименте, с учетом возможного пропорционального увеличения объема реактора и загрузки субстрата и фермента могут быть использованы для сопоставления экономической эффективности предлагаемого и известных способов получения НДФ. Отметим, что для успешной реализации испытанного варианта фосфоролиза необходимы высокоочищенные препараты рРНК и проведение процесса в стерильных условиях.

Важной составной частью способа получения индивидуальных НДФ фосфоролизом рРНК является разделение фосфоролизата. Наиболее эффективно для этой цели может быть использована хроматография на ДЕАЕ-целлюлозе ДЕ-52, элюция НДФ с которой осуществляется гра-

диентом концентрации (0,003—0,3 М) формиата аммония при pH 4,4 [12]. Преимущества этой системы перед другими, например, [9], связаны с ее высокой разрешающей способностью и относительно высоким значением pH, исключающим гидролиз НДФ в процессе их хроматографии и выделения. В качестве примера деления фосфоролизата (из 9-й порции) мы приводим рис. 7. Очевидно, что хроматография на целлюлозе ДЕ-52 может быть применена для разделения НДФ и в промышленном варианте.

Новосибирский государственный университет,  
Специальное конструкторско-технологическое бюро  
биологически активных веществ,  
Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/IX 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Godefroy-Colburn T., Grunberg-Manago M. 1972. Polynucleotide phosphorylase.—In: The Enzymes, 7. Academic Press. 553—574.
2. Thang M. N., Guselbauer W., Zachau H. G., Grunberg-Manago M. 1967. Degradation of transfer ribonucleic acid by PNPase.—J. Mol. Biol., 26, 403—421.
3. Ishii K., Shimizu S., Shioi I. 1967. Degradation of yeast ribonucleic acid by PNPase from Azotobacter agilis. II.—J. Biochemistry, 62, 673—678.
4. Ishii K., Shimizu S., Shioi I. 1967. Degradation of yeast ribonucleic acid by PNPase from Azotobacter agilis. II.—J. Biochemistry, 62, 673—678.
5. Stanley W. M., Bock R. N. 1965. Isolation and physical properties of the ribosomal ribonucleic acid of *E. coli*.—Biochemistry, 4, 1302—1311.
6. Bellamy A. R., Ralph R. K. 1966. In: Procedures in Nucleic Acid Research. (Cantoni J. L., Davies D. K., eds) N. Y.—London. Harper & Row. 156—160.
7. Кумарев В. П., Райт А. С., Райт В. К., Салганик Р. И. 1976. Иммобилизация белков и ферментов на альдегидосилохромах.—Биохимия, 2, 700—705.
8. Райт А. С., Райт В. К., Салганик Р. И. 1976. Свойства иммобилизованной на альдегидосилохроме ПНФазы.—Биохимия, 2, 706—712.
9. Бреслер С. Е., Фирсов Л. М., Чернаенко В. М. 1974. Получение природных нуклеозиддифосфатов фосфоролизом рибосомальных РНК.—Прикл. биохимия и микробиол., 10, 80—85.
10. Дэвидсон Дж. 1968. Биохимия нуклеиновых кислот. М., «Мир», с. 44.
11. Babinet C., Roller A., Dubert J. M., Thang M. N., Grunberg-Manago M. 1965. Metal ions requirement of PNPs.—Biochem. Biophys. Res. Commun., 19, 95—101.
12. Rustum J. M., Schwartz H. S. 1973. Methods for the separation and identification of ribonucleotides on DEAE-cellulose.—Anal. Biochem., 53, 411—419.

V. A. Kratasiyk, A. S. Ryte,  
V. C. Ryte, R. I. Salganik

## INVESTIGATION OF PHOSPHOROLYSIS OF HIGH POLYMER RNA BY FREE AND IMMOBILIZED POLYNUCLEOTIDE PHOSPHORYLASE FROM *ESCHERICHIA COLI*.

The conditions of quantitative phosphorolysis of *E. Coli* rRNA and of high polymeric RNA from bovine liver by *E. coli* PNPase were studied and optimized. The founded differences in the kinetics of phosphorolysis of these RNA were accounted for differences in their secondary structure and conformation. Repeating use of the same quantity of PNPase in the conversion of RNA to NDP can be achieved by exploitation of homogeneous reactor with ultraporous membrane that is permeable for NDP and is unpermeable for PNPase. The data of the model experiment can be used for estimation of economical efficiency of the producing of NDP by phosphorolysis of RNA. PNPase immobilized on macroporous matrix was not efficient in degradation of high polymer RNA.

Т. П. НЕКРАСОВА

## ПАРТЕНОСПЕРМИЯ И ПАРТЕНОКОНИЯ У ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Развитие плодов без семян, называемое партенокарпийей, свойственно многим лиственным древесным породам. У хвойных это явление распространено еще шире [1]. Девственное развитие семян без опыления получило название партеноспермии [2]. Партеноспермия хвойных представляет собой частный случай, один из видов партенокарпии, на- шедшей свое место в схеме, разработанной В. А. Поддубной-Арнольди [3] для покрытосеменных растений. У хвойных партеноспермия возникает при отсутствии опыления, следовательно, она может быть отнесена к автономной или неиндуцированной партенокарпии. Партеноспермия характерна для лиственницы, пихты, ели и можжевельника, сосна же ею не обладает. Это различие связано с особенностями морфогенеза семяпочек [4]. У хвойных с двухлетним циклом развития шишечек семяпочки формируются очень быстро, еще до опыления их размеры приближаются к размерам зрелых семян, в них закладываются оболочки и начинает формироваться женский гаметофит. У пихты сибирской опыление застает семяпочку в начале нуклеарной стадии развития зародышевого мешка. Поэтому отсутствие опыления дезорганизует последующее развитие проталлума, но не нарушает уже сложившихся вегетативных структур семени — его оболочек.

У сосны обыкновенной, обладающей трехлетним циклом развития шишки, формирование семяпочки растянуто на два года. Во время опыления (до образования зародышевого мешка) семяпочка находится в фазе раннего мегаспорогенеза. Отсутствие пыльцы лишает ее стимула к завершению развития, вся семяпочка засыхает, развивается только летучка. У сосны кедровой (кедр сибирский) в этом случае от семяпочки остается сухой остаток, а чешуйка разрастается односторонне.

Пустые семена у хвойных первой группы образуются как в результате партеноспермии, так и вследствие отмирания зародышей, у сосны обыкновенной и кедра сибирского — только по второй причине. Поэтому ошибочно считать все пустые семена партеноспермическими [5]. Партеноспермия у пихты сибирской — обычное и чрезвычайно широко распространенное явление, имеющее отрицательное значение для естественного и искусственного возобновления этой породы.

У пихты сибирской периодичность урожаев резко выражена. В районе нашего исследования (предгорье Салаира, Масляниковский район Новосибирской области) наблюдается двухлетняя периодичность урожаев. В несеменные годы в урожае участвуют лишь единичные деревья, у которых ритм плодоношения не совпадает с массовым. Насыщенность воздуха пыльцой в такие годы низкая.

Двухлетнее изучение пыльцевого режима в пихтовых насаждениях выявило значение количества пыльцы в образовании партеноспермических семян.

В семенном 1976 г. на 1 мм<sup>2</sup> поверхности в лесу выпало 226, а в несеменном 1977 г. 52 пыльцевых зерна, на редине соответственно 162 и 37 пыльцевых зерен. В среднем продукция пыльцы в 1977 г. была в 4 раза меньше.

Опыленность семяпочек изучали путем детального анализа шишек. В шишках чешуйка за чешуйкой с помощью бинокулярного микроскопа просматривали семяпочки. Отмечали количество пылинок на чешуйке и в устье микропиле, затем семяпочку взрезали и подсчитывали

Опыленность шишечек пихты сибирской (1977 г.)

№ дерева	Число просм. шишечек	Число просм. семяпочек	Дата взятия образца	% опыленных			Среднее число пыльцевых зерен		
				чешуйек	устьев семяпочек	и нуцеллусов	на 1 чешуйку	в 1 устье	на 1 микропиле
5	10	100	7/VI	98,4	78,3	Не просм.	8,61	2,65	Не просм.
8	5	1400	27/VI	29,0	21,4	0,58	0,52	0,58	0,01
9	5	1230	4/VII	12,9	7,9	0,60	0,29	0,21	0,01
10	5	500	6/VII	8,6	26,8	2,40	0,16	0,85	0,06

число пылинок в пыльцевой камере. Пыльца на чешуйках и в камере обычно хорошо видна примерно в течение месяца. Однако с наружных частей шишки она постепенно уносится ветром, а в пыльцевой камере через месяц прорастает.

В 1976 г. с помощью такого анализа было установлено, что число пыльцевых зерен на чешуйках составляло в среднем 14—16, в устьях микропиле — 3—7. Число зерен в пыльцевых камерах колебалось от 1 до 18, но в большинстве случаев оно не было большим: примерно по 15% составляли группы семяпочек с 1—2, 3—4 и 5—7 зернами. Лишь в единичных семяпочках было более 7 пыльцевых зерен. Количество пустых семян в урожае 1976 г. составило 15%, в том числе 12% за счет неопыления и 3% в связи с отмиранием зародышей. Таким образом, даже в условиях семенного года 12% семян пихты были партеноспермическими.

Резкое снижение пыльцевой продукции в 1977 г. существенно повлияло на опыленность семяпочек (см. таблицу).

Вылет пыльцы в 1977 г. начался 26 мая, закончился 6 июня. Почти на всех чешуйках шишек 7 июня можно было видеть пыльцу, но уже только около восьми, а в устьях микропиле — около двух зерен. В течение месяца с каждым последующим анализом количество пыльцы на чешуйках семяпочек уменьшалось, видимо пыльца сдувалась ветром. Естественно, что эта пыльца никакой роли в опылении не играла.

Интересные особенности отмечены в состоянии микропиле. В 1976 г. пыльца буквально закрывала собой вход в микропиле и, не прорастая, набухала там. Создавалось впечатление, что обилие пыльцы даже мешало нормальному зарастанию устья микропиле, хотя в литературе [6] указывается на стимулирующую роль пыльцы в закрытии микропиле путем разрастания клеток эпидермиса.

Через три недели после опыления (в 1977 г.) устья микропиле были закрыты. Меньшая часть из них оказалась закупоренной пробочками какого-то вещества, повторявшими форму отверстия с тонким, как волосок, направленным к нуцеллусу, коротким окончанием. Это либо застывшие капли смолы, либо кристаллизовавшиеся опылительные капли, на которые не попала пыльца, и они остались не втянутыми обратно в пыльцевую камеру.

Большинство микропиле были закрыты сильно разросшимися в виде выступов интегументами. На них нередко можно было видеть передложенную пыльцу, которая, как и пыльца на чешуйках, никакого значения для опыления не имела. Можно предположить, что эту категорию семяпочек с рано застраивающими пыльцеводами составили слабо опыленные семяпочки с единичными пыльцевыми зернами в микропиле. Очень возможно, что небольшое количество пыльцевых зерен действительно оказывает стимулирующее воздействие на разрастание тканей семяпочки, тогда как обилие пыльцы тормозит его, создавая слишком высокую концентрацию выделяемых веществ или даже мешает зарастанию чисто механически.

В пыльцевых камерах (1977 г.) пыльца встречалась очень редко, опылено всего около 1% семяпочек. На нутеллусах опыленных семяпочек обычно можно видеть по одному пыльцевому зерну, что меньше минимума, поскольку семяпочки пихты сибирской чаще всего имеют по два архегония. Известно [3, 7], что обилие пыльцы составляет необходимое условие не только успеха самого опыления, но, в силу избирательности оплодотворения, важно также для повышения жизнеспособности зародыша и нормального развития дочернего растения. Практически весь небольшой урожай шишек у пихты в 1977 г. имел партеноспермические семена.

В неопыленных семяпочках наблюдалось прекращение развития эндосперма. Если в семенном 1976 г. к 20—22 июня эндосperm имел студенистую консистенцию и легко мог быть вынут из семяпочки, то в несеменном 1977 г. он оставался полужидким и вялым до конца июня. Архегонии в нем так и не сформировались, хотя обычно они появляются в последней декаде июня. В июле в неопыленных семяпочках можно было наблюдать полное разрушение эндосперма.

Возникает вопрос о возможности развития шишек с пустыми семенами. Известен определенный процентный уровень содержания неопыленных семяпочек, допускающий развитие шишек, по-видимому, этот уровень специфичен для каждого вида хвойных. Так, у сосны обыкновенной он равен 60, у *Pinus cembra* — 65, у *P. reuze* — 70% [8].

Шишечки пихты сибирской развиваются при любом содержании партеноспермических семян вплоть до 100%-ного. О нормальном росте таких шишечек свидетельствуют сравнительные величины их длины и толщины, например, в 1976 г. — 7,2 и 2,2 см и в 1977 г. — 7,0 и 2,4 см. Разница находится в пределах индивидуальной изменчивости шишечек. Таким образом, рост шишечек у пихты сибирской не зависит от наличия зародышей в семенах.

Способность шишечек не опадать, а развиваться с пустыми семенами С. З. Курдиани [2] называл полной партеноспермией. По-видимому, целесообразнее принять для этого явления термин партенокония, предложенный Р. Сарвасом [8]. Это позволит более четко различать исследуемые явления. Пихта сибирская и лиственница обладают партеноспермий и партеноконией. Сосна обыкновенная не партеноспермична, но способна к частичной партеноконии, поскольку у нее изредка встречаются нормальные по размерам шишечки с одними летучками, т. е. шишечки, развившиеся при полном неопылении семяпочек. Такие шишечки встречаются в молодняках сосны Новосибирской области. Встречаемость партеноконических шишечек у сосны составляет 1—2%.

## ВЫВОДЫ

1. Следует различать понятия партеноспермии (развитие семян без опыления) и партеноконии (развитие неопыленных шишечек).
2. Пихта сибирская обладает партеноспермий и партеноконией.
3. Несеменные годы у пихты сибирской характерны не только малым числом плодоносящих деревьев, но и повышенной партеноконией в связи с недостатком пыльцы.
4. Заготовка шишечек пихты сибирской в годы слабых урожаев нецелесообразна из-за высокого процента пустых семян.

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

Поступила в редакцию  
23/XII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Кобранов Н. П. 1925. Из области лесного семеноведения.— Вестник опытного дела среднечерноземной области в 1924 г. Воронеж.
2. Курдиани С. З. 1914. Из биологии плодоношения лесных пород.— Сельское хозяйство и лесоводство, III, II.
3. Поддубная-Ариольди В. А. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., «Наука». 481 с.
4. Некрасова Т. П. 1977. К вопросу о партеноспермии.— В кн.: Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции. Тез. докл. Всес. совещ. Минск, с. 14—15.
5. Кочкарь Н. Т. 1977. Определение спелости семян ели.— Лесн. хоз.-во, № 4, с. 59—60.
6. Linskens H. T. 1967. Pollen. Handbuch der Pflanzenphysiologie. XVIII. Springer Verlag. Berlin—Heidelberg, N. Y., 368—406.
7. Тер-Аванесян Д. В. 1949. Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растений.— Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, 28, вып. 2. Л., с. 119—133.
8. Sarvas R. 1962. Investigations on the Flowering and Seed Crop of *Pinus sylvestris*.— Comm. Inst. Forest. Fenn. 53, Helsinki, s. 1—198.

T. P. Nekrasova

## PARTHENOSPERMY AND PARTHENOCONY IN SIBERIAN FIR

In nonpollinated ovules of Siberian fir the degeneration of endosperm takes place before formation of archegonia, the ovules develop into empty seeds (parthenospermy). The growth of cones is independent on the presence or the absence of embryos in seeds. Cones with only empty seeds have normal sizes (parthenocony).

УДК 582.394 : 72+558.995

В. П. АМЕЛЬЧЕНКО

## О НЕДОРАЗВИТИИ СЕМЯНОК ПОЛЫНЕЙ

Систематика полыней основывается на особенностях строения их корзинок, в том числе на недоразвитии и редукциях цветков [1—3]. Однако эти признаки мало исследованы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучались корзинки у 25 видов полыней на территории Красноярского края и Тувинской АССР в период их цветения и плодоношения в августе—сентябре 1974—1975 гг. Для этого проводился отбор 30 корзинок с одной особи в средней части соцветия в пределах одного местообитания. При расчетах за 100% принималось отдельно количество краевых и центральных семяночек. О недоразвитии семяночек судили по двум показателям: морфологии\* (размеры, форма и характер ослизнения семяночек) и способности к прорастанию. Последний показатель сравнивали с объемом зародыша, который определяли визуально путем просматривания под микроскопом набухших семяночек при увеличении 3,5×7, так как зародыш полыней имеет в норме крупные семядоли, более или менее плотно прилегающие к покровам семян [4, 5].

\* Для целей нашего исследования мы ограничились изучением морфологических особенностей семяночек. В дальнейшем желательно дополнить эти исследования сравнительно-анатомическими, подобными тем, что были проделаны А. А. Коробковым [4] для полыней Северо-Востока СССР.

Семянки прорашивали в чашках Петри на увлажненной водой фильтровальной бумаге. Опыт закладывали в трехкратной повторности для каждого образца семянок. Наибольшее количество их относится к 5 видам, по видовым эпитетам которых описано 5 типов недоразвития семянок. Прорашивание проводили на рассеянном солнечном свете при температуре 21—27°C.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее была отмечена связь недоразвития семянок с особенностями их расположения в пределах общего соцветия [6, 7]. Кроме того, нами выявлено, что недоразвитие семянок связано с расположением семян на цветоложе и проявляется как у краевых, так и у центральных семянок.

Недоразвитые семянки характеризуются следующими особенностями: мелкими размерами, крючковидной или палочковидной формой, неравномерно морщинистой поверхностью перикарпия, слабо развитым зародышем, который занимает менее 1/2 объема семени, низкой всхожестью (10—30%) и длительным периодом прорастания (2—3 недели). Зрелые семянки значительно крупнее (в 2—5 раз), бочонкообразные, обратнояйцевидные или цилиндрические по форме, с гладкой, обычно сильно ослизывающейся поверхностью перикарпия и крупным зародышем, который занимает 4/5 и более объема семени. Такие семянки обладают наиболее высокой всхожестью (80—100%) и наиболее коротким периодом прорастания (3—7 дней).

Наряду с недоразвитыми семянками в корзинках полыней некоторых видов встречаются ихrudименты, представляющие собой сильно измененный остаток оболочки перикарпия. Наиболее часто недоразвиты центральные, в первую очередь так называемые «осевые» семянки, значительно реже — краевые, особенно «наружные» и «промежуточные» (см. рис. 1—3).

Анализ количества недоразвитых семянок и характера их редукции у исследуемых видов показал, что недоразвитие в пределах первого подрода — *Artemisia* Less — может быть следующим: слабым — количество недоразвитых семянок среди краевых составляет 0,6—8,9%, среди центральных — 3,7—29,9%; средним — количество недоразвитых семянок среди краевых варьирует от 0,7 до 43,4%, среди центральных — от 36,3 до 56,5%; значительным — количество недоразвитых семянок составляет среди краевых 25,7—72,5%, среди центральных 46,4—81,7% (см. таблицу).

У видов второго подрода — *Dracunculus* (Bess.) Peterm — наряду с относительно высоким недоразвитием некоторых «наружных» семянок и более значительным недоразвитием «внутренних» (52,7—76,1%) наблюдается полная редукция завязей всех центральных семянок, что способствует 100%-ному недоразвитию их. Лишь у некоторых видов обеопольные цветки имеютrudименты семянок в форме кольца, состоящего из одной оболочки перикарпия (рис. 1, 4, д).

Виды третьего подрода — *Seriphidium* (Bess.) Peterm — отличаются полной редукцией краевых цветков (100%) и почти полным отсутствием нормально развитых центральных семянок. Недоразвитие последних, в особенности «осевых», достигает 90—100% и распространяется на «периферические» семянки (см. таблицу).

Если расположить исследованные виды полыней в порядке нарастания у них количества недоразвитых семянок и редукции их, принимая во внимание таксономическое положение видов, можно выделить 5 типов недоразвития семянок \*:

\* Количество недоразвитых семянок находится в сильной зависимости от условий обитания видов, в том числе от степени засушливости климата. В данной статье этот вопрос не рассматривается.

Количество недоразвитых семянок у полыней из Приенисейской Сибири, %

Тип	Вид рода <i>Artemisia</i> L.	Место сбоя ра образ- зов	Колич. недоразвитых семян в одной корзинке в среднем			
			1974 г.		1975 г.	
			краевые ♀ семянки	централь- ные δ се- мянки	краевые ♀ семянки	централь- ные δ се- мянки
<i>Первый подрод</i>						
1	<i>A. absinthium</i> DC.	Томск	0,9	3,7	1,6	10,8
	<i>A. sieversiana</i> Willd..	Хакасия	0,7	7,8	2,7	13,6
	<i>A. jacutica</i> Drob.	Тыва	0,8	12,8	5,6	25,7
	<i>A. macrocephala</i> Jacq.	Хакасия	0,6	16,4	—	—
	<i>A. annua</i> L.	Тыва	0,9	28,1	8,5	29,3
	<i>A. vulgaris</i> L.	Хакасия	0,7	49,7	8,9	29,9
2	<i>A. anethifolia</i> Web.	Томск	7,9	36,3	40,2	45,2
	<i>A. pectinata</i> Pall.	Хакасия	19,3	46,3	—	—
	<i>A. gmelini</i> Web.	Тыва	—	—	43,4	47,6
	<i>A. santolinifolia</i> Turcz.	Томск	25,7	47,9	30,2	56,5
	<i>A. macrantha</i> Ledeb.	Хакасия	35,4	48,5	—	67,5
3	<i>A. laciniata</i> Willd.	Томск	—	—	39,1	46,4
	<i>A. macrobotrys</i> Ledeb.	Тыва	—	—	39,9	67,2
	<i>A. latifolia</i> Ledeb.	Томск	—	—	47,2	67,6
	<i>A. obtusiloba</i> Ledeb.	Тыва	—	—	59,6	81,6
	<i>A. frigida</i> Willd.	Хакасия	50,1	69,8	—	61,7
	<i>A. sericea</i> Web.	Тыва	47,2	69,9	72,3	80,2
	<i>A. caespitosa</i> Ledeb.	Канс	—	—	72,5	81,7
4	<i>A. glauca</i> Pall.	Томск	—	—	69,9	100
	<i>A. dracunculus</i> L.	Хакасия	26,5	100	—	—
	<i>A. commutata</i> Bess.	Томск	37,3	100	76,1	100
	<i>A. tomentella</i> Trautv.	Канс	—	100	67,2	100
	<i>A. marschalliana</i> Spreng.	Томск	18,7	100	54,9	100
	<i>A. scoparia</i> W. et K.	Тыва	27,3	100	55,4	100
	<i>A. scoparia</i> W. et K.	Канс	19,2	100	69,5	100
	<i>A. scoparia</i> W. et K.	Тыва	41,9	100	59,7	100
	<i>A. scoparia</i> W. et K.	Канс	14,0	100	49,9	100
<i>Второй подрод</i>						
5	<i>A. nitrosa</i> Web.	Хакасия	100	65,7	100	—
	<i>A. nitrosa</i> Web.	Канс	—	—	100	92,3
	<i>A. nitrosa</i> Web.	Тыва	100	89,1	100	99,7
	<i>A. nitrosa</i> Web.	—	—	—	—	—
	<i>A. nitrosa</i> Web.	—	—	—	—	—
	<i>A. nitrosa</i> Web.	—	—	—	—	—
<i>Третий подрод</i>						

Примечание. Знак — означает, что исследование не проводилось.

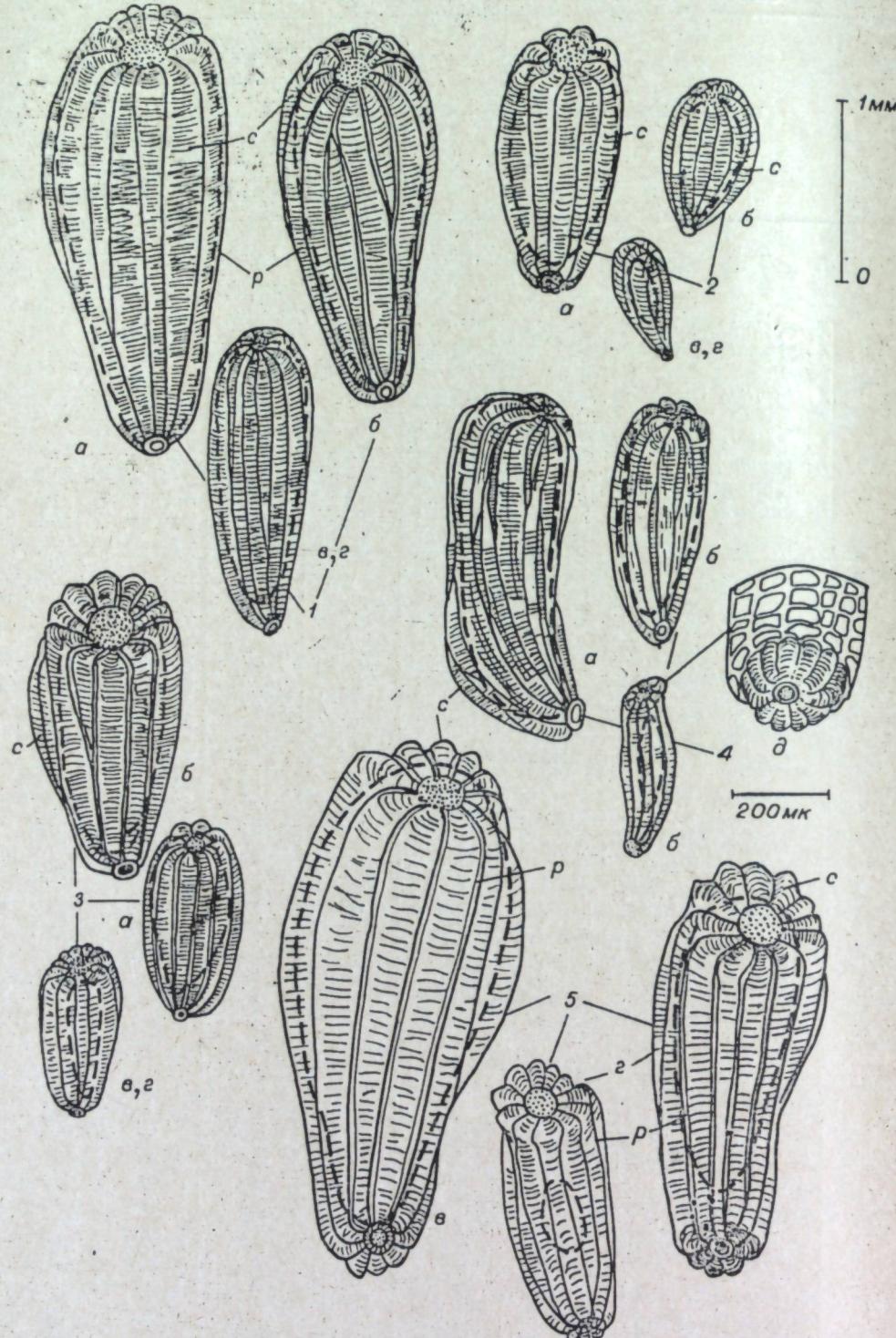


Рис. 1. Морфологические особенности семянок полыней из приенисейской Сибири.  
 1-й тип — *Artemisia sieversiana* Willd (1); 2-й тип — *A. annua* L. (2); 3-й тип — *A. gmelini* Web. (3);  
 4-й тип — *A. glauca* Pall. (4); 5-й тип — *A. nitrosa* Web. (5). Штриховой линией обозначены контуры се-  
 мядоли зародыша семянки. Буквами — семянки, сформированные из завязей цветков, которые под-  
 разделяются на группы: а — «наружные» семянки (1, 2) из завязей наружных рядов краевых цвет-  
 ков, б — «внутренние» (2, 3) из завязей внутренних рядов краевых цветков, в — «промежуточные»  
 (1, 2) у видов 1, 2, 3, 4-го типов образуются из завязей первых рядов центральных цветков, у ви-  
 дов 5-го типа «периферические» (1, 2) формируются из завязей первых рядов центральных цветков,  
 г — «осевые» семянки (2, 3) образуются из самых центральных «осевых» цветков, д — рудимент  
 завязей цветков у *Artemisia glauca* Pall., с — слизевые клетки в набухшем состоянии, р — бороздки  
 или углубления между слизевыми клетками.

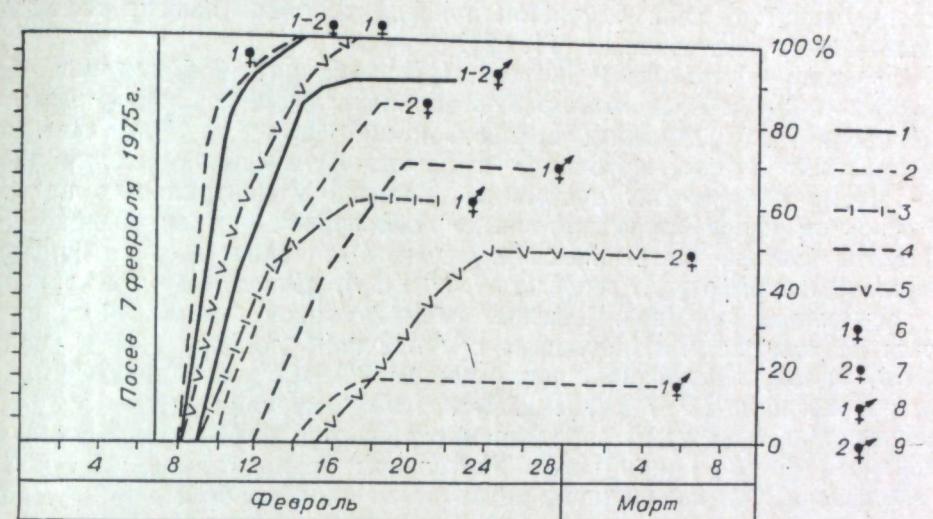


Рис. 2. Всходесть семянок полыней (по типам).

1-й тип — *A. sieversiana* Willd. (1, 2, таблица) — объединяет некоторые виды секции *Absinthium* DC. из подрода *Artemisia*. Им свойственно слабое недоразвитие семянок при отсутствии редукций. По морфологическим особенностям и характеру прорастания краевые и центральные семянки довольно сходны, но у центральных всхожесть на 10—30% ниже.

2-й тип — *A. annua* L. (рис. 1, 2, таблица) — включает некоторые виды секций *Artemisia* и *Abrotanum* Bess. из подрода *Artemisia*. Все они характеризуются средним недоразвитием семянок, проявляющимся постоянно и особенно значительно в засушливые годы (ср. данные о недоразвитии семянок за 1974 и 1975 гг., из которых последний был более засушливым (см. табл. 1)). Семянки видов 2-го типа имеют и более заметное морфологическое отличие. Центральные семянки, особенно «осевые», более мелкие, морщинистые со слабо развитым зародышем. У них более продолжителен период прорастания (2—3 недели) и ниже всхожесть на (30—40%), чем у таких же семянок 1-го типа. Некоторые центральные семянки совсем не прорастают, что значительно снижает семенную продуктивность видов этого типа и затрудняет их семенное размножение.

3-й тип — *A. gmelini* Web. (рис. 1, 2, таблица) — объединяет большинство видов секций *Abrotanum* и *Absinthium* подрода *Artemisia*. Они отличаются значительным недоразвитием, особенно среди краевых и центральных семянок. Большая часть семянок, особенно «осевых» относится кrudиментам. Рудименты семянок у видов первого подрода отмечались и другими исследователями [2, 6—12], однако особого таксономического значения этому не придавалось.

У видов рассматриваемого типа всхожестью обладают преимущественно «внутренние» семянки и реже «промежуточные» (см. рис. 1, 2). У «внутренних» семянок период прорастания составляет около двух недель, к концу этого срока всхожесть достигает 60—70%, у «промежуточных» период прорастания более длителен — более трех недель, а всхожесть невысока — не более 30%, т. е. ниже, чем у видов предыдущих типов. Вероятно, высокое недоразвитие краевых и центральных семянок, частичная редукция некоторых из них, а также невысокая всхожесть, являются основными причинами низкой семенной продуктивности полыни.

жесть у полыней типа *A. gmelini* привели к полной замене семенного размножения вегетативным [11, 12].

4-й тип — *A. glauca* Pall. (рис. 1, 2, таблица) — объединяет виды второго подрода *Dracunculus*. У этих видов наряду с недоразвитием некоторой части краевых семянок, в частности «внутренних», все центральные («промежуточные» и «осевые») семянки лишены завязей. Нами обнаруженыrudименты завязей у центральных цветков в основном среди «промежуточных» обоеполых цветков. Однакоrudименты завязей встречаются у видов 4-го типа и среди краевых цветков, например у *A. scoparia* W. et K., *A. glauca* и др., обитающих в засушливых условиях. Краевые семянки видов 4-го типа различаются по всхожести. «Наружные» семянки наиболее крупные и зрелые имеют высокую всхожесть, достигающую 90—100%, и короткий период прорастания (5—7 сут.). «Внутренние» краевые семянки более мелкие с недоразвитым зародышем отличаются и более низкой всхожестью (30—60%) при более длительном периоде прорастания (до трех недель). У большинства видов этого типа преобладает семенное размножение.

5-й тип — *A. nitrosa* Web. (рис. 1, 2, таблица) — свойствен видам подрода *Seriphidium*. В связи с отсутствием краевых цветков семянки этих видов формируются только из завязей обоеполых центральных цветков. Среди последних чаще недоразвиваются самые центральные — «осевые» семянки, а также многие «периферические». Недоразвитие у видов рассматриваемого типа составляет около 90%, иногда достигает 100%, т. е. в корзинках полыней этого типа практически не образуется зрелых семянок. На это явление указывали многие исследователи полыней [6, 7, 11, 12]. Всхожесть «периферических» семянок достигает 60—70%, именно среди них формируются наиболее крупные и зрелые семянки, но и они прорастают медленнее по сравнению с предыдущими типами: на 7—8-й день, что сближает их до некоторой степени 3-го типа. «Оевые» семянки здесь не вызревают совсем, имеются толькоrudименты их.

Крайне низкая семенная продуктивность и низкая всхожесть семянок полыней 5-го типа, как и 3-го типа, компенсируется почти полным переходом их к вегетативному размножению. Сопоставляя степень недоразвития и редукции семянок у полыней различной таксономической принадлежности с особенностями их размножения, можно представить следующую схему их эволюции (рис. 3).

Известно, что предки современных видов полыней произрастали в относительно умеренных климатических условиях [12—14]. В корзинках видов, сформированных в таких условиях, вероятно, могли быть развиты краевые и центральные цветки, из завязей которых формировались зрелые семянки, что обеспечивало их семенное размножение. Из современных видов полыней к исходным формам, согласно нашим исследованиям, наиболее близки корзинки полыней типа *A. sieversiana*, у которых недоразвитие семянок выражено в наиболее слабой степени. Можно допустить, что под влиянием аридизации климата (повышение температуры, сухости воздуха, усиление инсоляции), начавшейся еще в третичный период и продолжающейся до настоящего времени, семенная продуктивность полыней значительно снизилась в связи с недоразвитием некоторой части краевых и центральных семянок. Это могло привести к возникновению полыней типа *A. annua*, отличающихся преимущественным недоразвитием центральных цветков, и полыней типа *A. gmelini*, у которых недоразвитие сказалось наиболее значительно среди краевых и центральных цветков. В конечном итоге недоразвитие перешло в деградацию центральных цветков, в особенности их гинецея у видов второго подрода, а также к редукции краевых цветков и семянок у видов третьего подрода. Нахождение у *Artemisia rhodantha* Rupr.

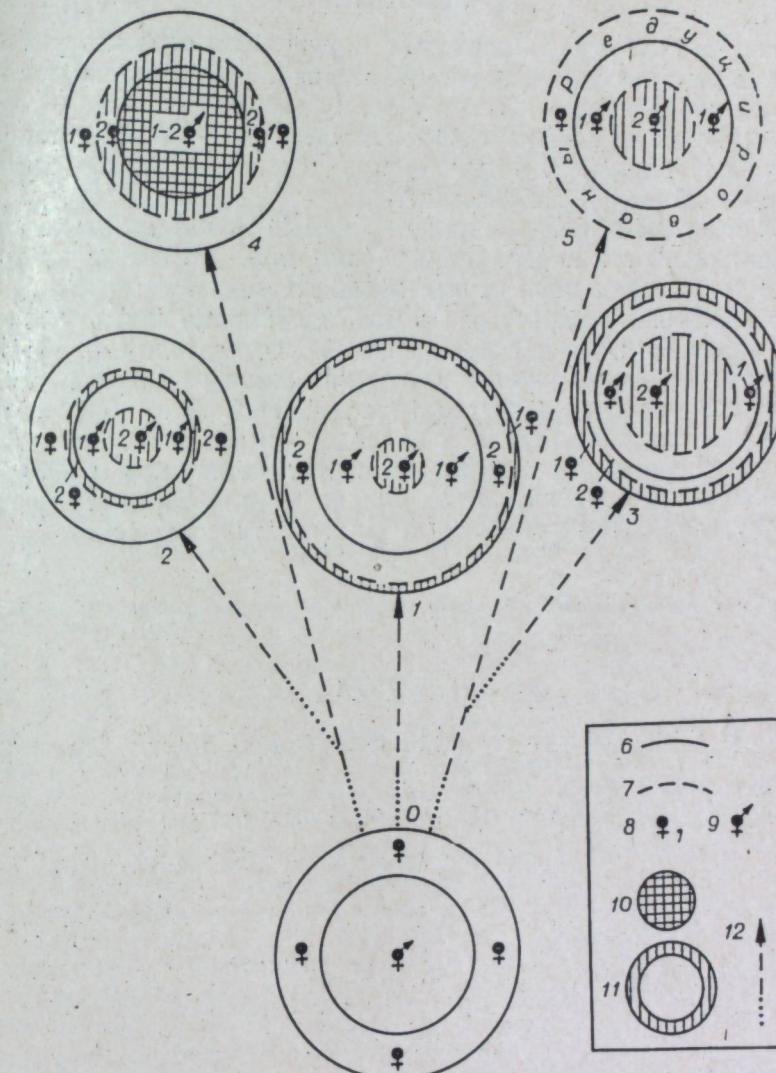


Рис. 3. Схема возможной эволюции полыней приенисейской группы. Диаграммы корзинок. 0 — гипотетический тип корзинки полыней; 1-й тип — *A. sieversiana* Willd. (1); 2-й тип — *A. annua* L. (2); 3-й тип — *A. gmelini* Web. (3); 4-й тип — *A. glauca* Pall. (4); 5-й тип — *A. nitrosa* Web. (5); 6 — естественные границы между краевыми и центральными цветками и семянками; 7 — условные границы внутри рядов краевых и центральных цветков и семянок; 8 — краевые цветки и семянки; 9 — центральные цветки и семянки; 10 — редукция семянок; 11 — недоразвитие семянок; 12 — возможное направление эволюции корзинок полыней (см. также обозначения к рис. 1, 2).

(одного из представителей подрода *Seriphidium*) краевых пестичных цветков [15] может рассматриваться, на наш взгляд, как доказательство наличия их в прошлом у других видов этого подрода.

Возникает вопрос, почему именно пестичный, а не тычиночный аппарат цветков полыней претерпел столь значительные изменения.

Возможность подобного направления эволюции полыней вытекает, по мнению многих исследователей [2, 3, 12—14], из того факта, что развитие современных нам видов полыней связано с приспособлением предковых форм к аридизации климата как основному фактору приспособительной эволюции полыней. Аридизация климата, согласно некоторым данным [16—19], сказывается наиболее значительно в первую очередь на недоразвитии гинецея и нередко приводит к полной его деградации.

## ВЫВОДЫ

1. Степень недоразвития цветков и редукции семянок у полыней находится в прямой зависимости от степени аридизации климата и сопряжена с переходом их к вегетативному размножению.

2. Явление недоразвития цветков и семянок полыней распространено довольно широко и встречается в различных таксономических группах полыней — подродах и секциях.

3. Среди видов первого подрода *Artemisia* наименьшим недоразвитием характеризуются виды секции *Absinthium*. Другие виды первого подрода, а также виды двух других подродов можно рассматривать как результат адаптации двух ветвей полыней к аридному климату, берущих начало от видов, близких к современным представителям р. *Artemisia*.

4. Признаки недоразвития и редукции семянок и цветков полыней имеют важное значение в систематике полыней. Они характеризуют внутриродовые таксоны: секции и подроды. Тесная связь полыней, относящихся к различным подродам, по структуре цветков и общая тенденция гинецея к недоразвитию под влиянием аридизации климата свидетельствует, по нашему мнению, о филогенетическом единстве рода *Artemisia*.

Томский государственный университет

Поступила в редакцию  
25/III 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Крылов П. Н. 1949. Флора Западной Сибири, вып. XI. Томск, с. 2760—2822.
- Поляков П. П. 1961. Материалы к систематике рода *Artemisia* L.—полынь.— В кн.: Материалы к флоре и растительности Казахстана. Алма-Ата, с. 136—177.
- Поляков П. П. 1967. Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата, с. 148—173.
- Коробков А. А. 1973. Морфолого-анатомические особенности семянок полыней (*Artemisia* SSP.) Северо-Востока СССР.—Бот. ж., 58, № 9, 1302—1315.
- Алимухамедова С. 1969. Об особенностях строения семянок полыней.—Узб. биол. ж., № 1, 39—42.
- Носова Л. И. 1972. Урожай семян полыни розовоцветковой — *Artemisia rhodantha* Ruprecht на Памире.—Бот. ж., 57, № 2, 254—260.
- Носова Л. И. 1973. Потенциальная семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Ruprecht (Compositae).—Бот. ж., 58, № 2, 899—904.
- Руми В. А. 1945. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских видов полыней.—Бюлл. АН УзССР, № 7, 22—25.
- Руми В. А. 1947. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских видов полыней.—Бюлл. АН УзССР, № 2, 20—23.
- Rydberg P. A. 1916. *Artemisia* L.—In: North American Flora, 34, 244—285.
- Синьковский Л. П. 1952. О семенном возобновлении пустынных полукустарников на пастбищах Казахстана и республик Средней Азии.—Бот. ж., 37, № 4, 522—525.
- Беспалова З. Г. 1964. Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана.—Бот. ж., 49, № 2, 223—229.
- Крашенинников И. М. 1946. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии.—В кн.: Матер. по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М.—Л., с. 87—194.
- Крашенинников И. М. 1958. Роль и значение ангарского флористического центра в филогенетическом развитии основных евразиатских групп полыней подрода *Euartemisia*.—В кн.: Матер. по истории флоры и растительности СССР, вып. 3. М.—Л., с. 64—128.
- Носова Л. И. 1976. Цветение и плодоношение *Artemisia rhodantha* Ruprecht — доминанта высокогорных пустынь.—Бот. ж., 61, № 2, 226—234.
- Моношко В. А. 1937. Половые формы цветковых растений и закономерности в их географии и происхождении.—Тр. по прикладной ботанике, генетике, селекции, сер. 1, 2, 107—128.
- Минина Е. П. 1938. О фенотипических изменениях признаков пола у высших растений под влиянием условий питания и других внешних воздействий.—Докл. АН СССР, 21, № 6, 301—305.
- Ермолаева Е. Н., Щеглова О. А. 1940. К вопросу о влиянии внешней среды на развитие генеративных органов растений.—Сов. ботаника, № 5—6, 221—233.
- Джапаридзе 1965. Пол у растений. Ч. 2. М. 302 с.

V. P. Amelchenko

## ON THE UNDERDEVELOPMENT OF THE ACHENES OF WORMWOODS IN CONNECTION WITH TAXONOMY

The achenes of 24 species from genus *Artemisia* L. have been studied. It has been established 5 types of the underdevelopment and the reduction them, which show the close connection of species from different subgenera. The work shows that there aren't any reason to accept the standpoint of P. P. Poljakov about the necessity of the division of the wormwoods into three independent subgenera: *Artemisia*, *Oligosporus*, *Seriphidium*.

УДК 575.125 : 127.3

В. А. СОКОЛОВ, Т. Ю. ИВАНЬКИНА

## ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ У ПШЕНИЦЫ, ПЫРЕЯ И НЕПОЛНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ АМФИДИПЛОИДОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР

Работами лаборатории цитогенетики Института цитологии и генетики СО АН СССР показано, что неполные пшенично-пырейные амфидиплоиды (НППАД), полученные Г. Д. Лапченко путем скрещивания гексаплоидной мягкой пшеницы ( $2n=42$ , геномная формула AA BB DD) с пыреем сизым ( $2n=42$ , геномная формула согласно Вакару [1]  $B_aB_a D_aD_a X_aX_a$ ), обладают разной зимостойкостью: НППАД 829, у которого к 42 хромосомам пшеницы добавлен геном  $X_a$  пырея (геномная формула AA BB DD  $X_aX_a$ ,  $2n=56$ ), более зимостоек, чем НППАД 822, у которого к геному пшеницы добавлен геном  $D_a$  пырея (геномная формула AA BB DD  $D_aD_a$ ,  $2n=56$ ). При изучении физиологических и морфологических особенностей этих форм установлено следующее:

1. Наличие более вязкой цитоплазмы у зимостойких форм [2].
2. Разница в морфологии митохондрий пырея и пшеницы [3].
3. Количественное преобладание у высокозимостойкого НППАД митохондрий пырейного типа (до 70%), у малозимостойкого — пшеничного типа [4].

4. Быстрое осуществление защитной реакции в проростках (колоэптиле) зимостойких форм, выражаящейся в снижении функциональной активности митохондрий пырейного типа при сохранении их морфологической организации [2, 3].

5. У проростков малозимостойких форм при перенесении их в  $t=0$ ,  $-4^{\circ}\text{C}$  дыхание и окислительное фосфорилирование сначала несколько возрастает, затем быстро снижается. При этом нарушается морфологическая структура митохондрий [2, 3].

Видимо, высокая зимостойкость НППАД обеспечивается определенными генами пырея, локализованными в хромосомах генома  $X_a$ , обеспечивающими нормальное функционирование митохондрий пырейного типа при пониженных температурах [5].

Однако полученные результаты, вскрыв значение функции митохондрий у зимостойких форм, не позволяют понять биохимические механизмы, лежащие в основе устойчивости к низким температурам. Дополнительную информацию об адаптивной реакции клетки на температурные воздействия может дать изучение ферментов, так как на уровне их функционирования осуществляется взаимодействие генотип — среда.

Известно, что в клетках одного организма может присутствовать несколько различных молекулярных вариантов белка, обладающих одинаковой ферментативной специфичностью и имеющих достаточно

строгую тканевую и субклеточную локализацию. Такие молекулярные варианты получили название изоферменты или изозимы [6]. Относительно причин полиморфизма отдельных ферментов нет единого мнения. Одни авторы считают, что полиморфизм возник в результате «недарвиновской эволюции» — накопления селективно-нейтральных аллелей (неизбежный «эволюционный шум») [7, 8], другие, наоборот, полагают, что это эволюционно выработанная форма поддержания физиологического гомеостаза [8, 9].

Экспериментальные данные свидетельствуют, что электрофоретические варианты некоторых ферментов связаны с экogeографическими условиями произрастания вида и возможен адаптивный синтез новых изозимов в ответ на внешнее воздействие [10].

В данной работе изучалась активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (ГБФДГ) — важного фермента в энергетическом метаболизме клетки при адаптации к холodu [11]. Проведен сравнительный электрофоретический анализ ферментов, так как один из возможных путей адаптации — наличие у зимостойких форм изозимов, успешно функционирующих при низких температурах.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом служили проростки пшеницы Лютесценс 329, пырея, НППАД 829, НППАД 822. Проращивали материал в темноте при  $t=18^{\circ}\text{C}$ . Как только проростки достигали величины 3,0—3,5 см, часть материала (контроль) оставляли при той же температуре, но при слабом естественном свете (I вариант), на другую часть действовали низкими температурами на свету (II вариант:  $t=0^{\circ}\text{C}$ , 48 ч; III вариант:  $t=-4^{\circ}\text{C}$ , 12 ч). В варианте IV изучали спектр изозимов при восстановлении после промораживания. С этой целью проростки варианта III выдерживали при  $0^{\circ}\text{C}$  в течение 48 ч и при  $18^{\circ}\text{C}$  — 72 ч.

Для экстракции растворимых белков зеленеющие проростки растирали в стеклянных гомогенизаторах в дистиллированной воде при соотношении веса и объема 1:1. Для защиты белков добавляли меркаптоэтанол в конечной концентрации 0,01%. Гомогенат центрифугировали в центрифуге К-24 в течение 50 мин при  $20 \cdot 10^3 \text{ g}$ . Для определения активности ферментов и получения форограмм использовали супернатант. Количество белка определяли по Лоури. Активность ГБФДГ определяли по Кочеткову [12].

Диск-электрофорез белков проводили в 7,5%-ном поликариламидном геле в системе Дэвиса. Гистохимическое выявление соответствующих ферментов на электрофорограммах проводили общепринятыми методами. Оценку достоверности различий по активности ГБФДГ между вариантами проводили по критерию Стьюдента с  $p \geq 0,95$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Активность ГБФДГ.** Результаты измерения активности ГБФДГ представлены в таблице. Активность ГБФДГ у пшеницы и НППАД 822, по зимостойкости близкого к пшенице, при температурных воздействиях практически не изменяется. У пырея и НППАД 829 в контроле ( $18^{\circ}\text{C}$ ) активность в два раза ниже, чем у пшеницы и НППАД 822, но после обработки холодом она возрастает в два раза.

Видимо, такая реакция пырея и НППАД 829 связана с присутствием генома X. Необходимо отметить, что увеличение числа хромосом у НППАД 822 по сравнению с пшеницей не приводит к возрастанию удельной активности ГБФДГ.

Весьма вероятно, что наблюдаемый параллелизм между степенью зимостойкости изучаемых форм и обнаруженной реакцией на низкие температуры не случаен. Гексозомонофосфатный шунт, ключевой фермент которого — ГБФДГ, является поставщиком НАДФН и пентоз. При полном окислении одной молекулы глюкозы через гексозомонофосфатный путь синтезируется 36 молекул АТФ, чистый выход составляет 30 молекул АТФ.

Действие низких температур на активность ГБФДГ у пшеницы, пырея и НППАД,  $\Delta E_{340} / 1 \text{ г. белка за 1 мин}$

Варианты	Пшеница	НППАД 822	НППАД 829	Пырей
I (контроль)	$\pm 0,053$	0,042	0,027	0,026
	$\pm 0,002$	$\pm 0,001$	$\pm 0,0005$	$\pm 0,0003$
II	0,046	0,042	0,043	0,066
	$\pm 0,0003$	$\pm 0,002$	$\pm 0,001$	$\pm 0,003$
III	0,048	0,044	0,052	0,050
	$\pm 0,0004$	$\pm 0,0001$	$\pm 0,004$	$\pm 0,0005$

Энергия, запасенная в НАДФН, используется в основном для синтетических процессов, необходимых для перестройки метаболизма при действии низких температур [11].

Аналогичные результаты получены при изучении активности ГБФДГ у побегов тополя: активность этого фермента с приближением зимы возрастает в несколько раз, а затем снижается к лету [11]. При сравнении изучения воздействия холода на чувствительные и устойчивые к нему растения выясено, что у резистентных форм не происходит накопления глюкозо-6-фосфата (т. е. ГБФ нормально метаболизируется через гексозомонофосфатный шунт), в то время как у нерезистентных происходит девятикратное увеличение содержания ГБФ [11].

**Изозимный спектр ГБФДГ.** Качественная картина изозимов ГБФДГ у всех форм и во всех вариантах была одинакова (рис. 1), однако количественно НППАД 829 и пырей в контроле уступали НППАД 822 и пшенице по активности всех пяти фракций. При действии низких температур активность ГБФДГ у НППАД 829 и пырея возрастает за счет увеличения относительной активности 2-, 3- и 4-й зоны.

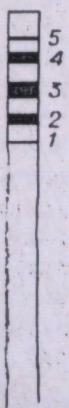
**Изозимный спектр МДГ.** Малатдегидрогеназа катализирует превращение яблочной кислоты в оксалацетат и обратно. Эта реакция осуществляется различными метаболическими путями, и поэтому активность МДГ обнаружена во многих органеллах клетки: митохондриях (один из ферментов цикла Кребса), глиоксисомах, хлоропластах и цитоплазме.

В контрольном варианте для всех образцов характерно присутствие трех быстромигрирующих зон активности (рис. 2, 1, 2, 3). Зоны 4 и 5 с МДГ-активностью тоже присутствуют у всех форм и являются наиболее интенсивными. Пшеница и НППАД 822 имеют по одной медленномигрирующей фракции (6), пырей и НППАД 829 по три (6, 7, 8). Очевидной является связь между присутствием 7 и 8 фракций на зимограммах и наличием генома X<sub>a</sub> у исследуемых форм. Наиболее интенсивны, а следовательно, и более активны фракции 4 и 5 у пырея и НППАД 829, а у пшеницы и НППАД 822—4, 5, 6. Таким образом, в контрольном варианте пшеница и НППАД 822 качественно отличаются от пырея и НППАД 829.

У всех образцов, подвергнутых воздействию низких ( $0$ ,  $4^{\circ}\text{C}$ ) температур, выявляется дополнительная быстромигрирующая фракция 3a. Кроме того, у пырея и НППАД 829 появляется дополнительная фракция 4a. По соотношению активностей между фракциями сохраняется картина, наблюдавшаяся в контроле.

В варианте IV у пшеницы выявляются только пять первых фракций (1, 2, 3, 3a, 4), при этом четвертая фракция наиболее интенсивна.

Рис. 1. Изозимный спектр ГБФДГ у пшеницы, пырея, НППАД.



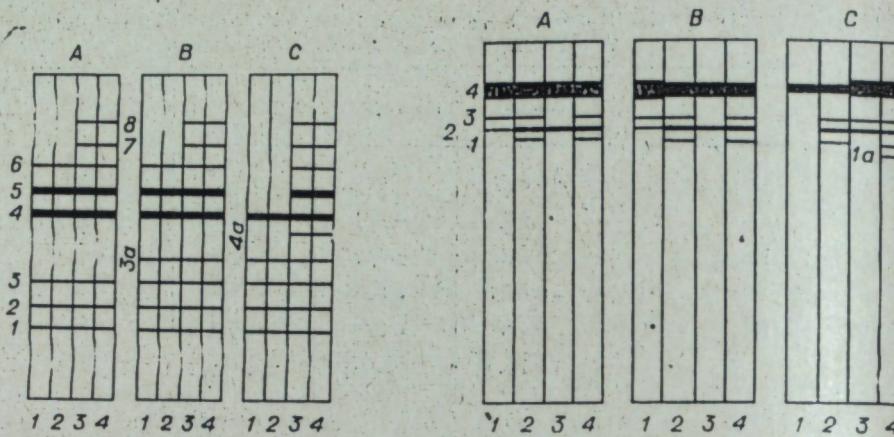


Рис. 2. Изозимный спектр МДГ.

1—пшеницы, 2—НППАД 822, 3—НППАД 829, 4—пырей в контроле; А; В при действии низких температур (0°C, 48 ч, —4°C, 12 ч); С при выдергивании после промораживания (—4°C) на 0°C, 48 ч, а затем при 18°C, 72 ч.

Появление новых зон активности под действием низких температур, вероятно, обусловлено конформационными изменениями молекул фермента. Увеличение активности в 4-й зоне у пырея и НППАД 829 связано с наличием у этих форм генома X. Уменьшение спектра МДГ у пшеницы при действии низких температур, очевидно, связано с разрушением внутриклеточных структур, в том числе и митохондрий, что ведет к исчезновению соответствующих зон активности на зимограммах.

**Изозимный спектр ГДГ.** Глутаматдегидрогеназа локализирована в основном в митохондриях и осуществляет следующую реакцию: кетоглутаровая кислота + NH<sub>3</sub> + NAD + H<sub>2</sub>O → глутаминовая кислота + NAD + H<sub>2</sub>O. Глутаминовая кислота — важное звено в цепи обмена аминокислот, поскольку ее синтез, катализируемый ГДГ, дает около 3/4 всех аминогрупп.

Наблюдавшиеся на электрофорограммах спектры активности ГДГ представлены на рис. 3. Наиболее активной у всех образцов является 4-я зона (от 75 до 85% от общей активности). Варианты I, II и III не различались между собой по качественной картине, однако у всех образцов во II и III вариантах наблюдалось снижение активности в 4-й зоне на 10—15%. В варианте IV у пшеницы наблюдается только слабая 4-я зона; у НППАД 822 — 2, 3, 4-я зоны у НППАД 829 добавилась фракция 2a; у пырея к четырем имевшимся ранее фракциям добавилась быстромигрирующая 1a. Необходимо отметить снижение относительной активности 4-й зоны у НППАД 822, НППАД 829 и пырея в этом варианте, что связано с возрастанием активности других фракций. Мы считаем, что наблюдаемые изменения в спектре ГДГ связаны в основном с действием низких температур, хотя в IV варианте нельзя исключить и онтогенетических изменений (наблюдения проводили через 5 дней). Влияние низких температур на спектр ГДГ доказывает, во-первых, изменение относительных активностей фракций после охлаждения, во-вторых, изменения в изозимном составе ГДГ пшеницы, являющиеся, возможно, результатом разрушения митохондрий. Возрастание активности быстромигрирующих фракций ГДГ у зимостойких форм может быть связано либо с необходимостью синтеза глутаминовой кислоты, либо, наоборот, с ее дезаминированием и включением кетоглутаровой кислоты в цикл Кребса.

В исследуемых образцах не обнаружено какой-либо связи между количеством изозимов и пloidностью, но наблюдается связь между

Рис. 3. Изозимный спектр ГДГ. Обозначения те же, что и на рис. 2.



присутствием генома X<sub>a</sub> и 1-й фракцией ГДГ. Необходимо отметить, что увеличение числа изозимов после воздействия низкими температурами наблюдается только в образцах с геномом X<sub>a</sub>, возможно, что они конформационного происхождения.

## ВЫВОДЫ

1. Уровень активности ГБФДГ у исследованных форм зависит от геномного состава и не обнаруживает связи с пloidностью. При воздействии низких температур у зимостойких форм с геномом X (НППАД 829 и пырей) наблюдается значительное увеличение активности ГБФДГ, изозимный спектр при этом не меняется.

2. Изозимный спектр МДГ у изученных форм достаточно близок и с увеличением пloidности число изозимов не возрастает. Низкие температуры приводят к изменению в спектре изозимов МДГ.

3. Изозимный спектр ГДГ не обнаруживает связи ни с пloidностью, ни с геномным составом. Для всех форм характерной и наиболее интенсивной является 4-я фракция. После промораживания ее активность у пшеницы и НППАД 822 резко снижается, что, вероятно, связано с разрушением митохондрий.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
30/XI 1976

## ЛИТЕРАТУРА

1. Вакар Б. А. 1948. Мейоз у гибридов пшеницы, эгилопса, ржи и пырея. — Тр. Белорус. с.-х. ин-та, 13, 1, 73—89.
2. Усова Т. К., Боржковская Г. Д. 1970. К вопросу об энергетической эффективности дыхания у озимых растений при моделировании температурных условий. — Физiol. раст. 17, 6, 1164—1168.
3. Боржковская Г. Д., Усова Т. К., Сафонова В. Т. 1971. О функциональной активности митохондрий озимой пшеницы и пшенично-пырейных гибридов с различной степенью зимостойкости. — Физiol. раст. 18, 3, 539—545.
4. Христолюбова Н. Б., Сафонова В. Т. 1973. Электронно-микроскопическое изучение клеток колеоптилей пшеницы, пырея и их гибридов при разных температурах. — Физiol. раст. 20, 4, 834—839.
5. Федотова В. Д., Усова Т. К., Хвостова В. В. 1973. К изучению роли генома X пырея в наследовании физиологических основ зимостойкости. — Генетика, 9, № 10, с. 30.
6. Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. — Nature, 217, 625.
7. Yamazaki T., Maguyama T. 1973. Evidence that enzyme polymorphism is selectively neutral. — Nature New Biology, 245, 144, 140—141.
8. Ратнер В. А. 1976. О некоторых теоретических проблемах молекулярной генетики. — Ж. общ. биол. 27, № 1, 18.
9. Hamrick J. L., Allard R. W. 1972. Microgeographical variation in allozyme frequencies in *Avena barbata*. — PNAS 69, 8, 2100—2104.
10. Кретович В. Л., Каракина Т. И., Сидельникова Л. И., Колошина Г. С. 1971. Влияние света на изозимы глутаматдегидрогеназы проростков гороха. — ДАН СССР, 201, 5, 1252—1254.
11. Sagisaka S. 1974. Transition of metabolism in living poplar bark from growing to wintering stages vice-versa. — Plant Physiol., 54, 544—549.
12. Кошетов Г. А. 1971. Практическое руководство по энзимологии. М., «Высшая школа», с. 71.

STUDY OF THE ACTIVITY OF SOME ENZYMES  
IN WHEAT, AGROPYRONS & WHEAT AGROPYRONS  
INCOMPLETE AMPHIDIPOLOIDS UNDER THE EFFECT  
OF LOW TEMPERATURE

This study demonstrates the effect of low temperatures on the wheat (2n=42, AA BB DD), Agropyron (2n=42, BaBa DaDa XaXa), & Wheat Agropyron amphidiploids 829 (2n=56, AA BB DD XaXa), & 822 (2n=56, AA BB DD DaDa). The activity of glucose-6-phosphate dehydrogenase (G-6-PDH), its isozyme patterns as well as the isozyme patterns of malate dehydrogenase (MDH) & glutamate dehydrogenase (GDH) were investigated. In the winterhardy Agropyron & amphiploid 829 activity of G-6-PDH increases twofold, as compared with control level, after low temperature exposure. Some quantitative & qualitative changes in the isozyme patterns of MDH & GDH were observed as a result of low temperature treatment.

УДК 581.132+581.1.036

Г. И. ГИРС, О. Н. ЗУБАРЕВА

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ХЛОРОФИЛЛАЗЫ  
В ХВОЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВЫСОКИХ ТЕМПЕРАТУР

Огневое повреждение сосны способно вызвать изменение активности физиологических процессов в кроне даже при низовых пожарах слабой интенсивности. После тепловых повреждений может происходить нарушение пигментного комплекса и деградация фонда хлорофилла, что вызывает изменение оптических свойств и отражательной способности кроны.

Деградация хлорофилла может идти двумя путями: дефитолизацией или феофитинизацией. Известно, что хлорофилла — фермент, осуществляющий в хлоропластах этерификацию хлорофилла фитолом на последних этапах синтеза хлорофилла и обратную реакцию — отщепление фитолы [1]. Наибольшая активность фермента на протяжении роста и функционирования листа свойственна молодым листьям, у которых идет накопление фонда пигментов, и желтеющим листьям [2, 3]. Вероятно, это связано с преобладанием различных функций хлорофиллазы — синтезирующей и гидролизующей. Данных об изменениях активности хлорофиллазы под влиянием высокой температуры нам не встречалось. Имеются сведения, что температурный оптимум для этого фермента +25°C [4], а нагрев листьев и снижение pH клеточного сока стимулирует превращение хлорофилла в феофитин [5]. Нами было проведено изучение температурной зависимости активности хлорофиллазы, что представляет определенный интерес для практической диагностики.

Изучение активности хлорофиллазы проводилось на полностью сформировавшейся хвои текущего года в фазе осеннего расцвечивания листьев. Хвою помещали в полиэтиленовые пакеты, рассчитанные на навеску в 1 г, для фиксации температуры непосредственно около хвои вводили в пакет термометр и опускали пакет в водяную баню ультратермостата. Экспозиция опыта — 10 мин, навеска 1 г, повторность определения трехкратная. Активность хлорофиллазы в хвое после прогрева определяли модифицированным методом Веста и Мак-Кинея [6]. Одновременно определялось количество хлорофилла, образовавшегося неферментативным путем под действием температуры, и феофитина по появлению пятен на хроматограммах.

Температурное воздействие безусловно отражается на активности хлорофиллазы, однако физиологическая сущность активизации в зави-

симости от силы действующей температуры проявляется по-разному. Наши наблюдения показали, что супероптимальные температуры вызывают достоверное повышение содержания хлорофилла уже через 1 ч после прогревов, тогда как сублетальные и летальные температуры приводят к деградации хлорофилл-белкового комплекса и снижению количества зеленых пигментов. Быстрое увеличение количества хлорофилла дает возможность предположить, что реализуется фонд ближайших его предшественников и, следовательно, активизируется работа хлорофиллазы, тогда как распад пигментов может быть связан с гидролитической активностью фермента или образованием феофитина.

В хвое текущего года содержание хлорофиллов невелико — около 17 мкг/г сырой навески, причем соотношение хлорофилла *a* и *b* составляет примерно 3:1. Прогрев при температурах 24—40°C не вызывал достоверного увеличения количества хлорофиллов неферментативным путем. После действия сублетальных температур (44—48°C) количество хлорофилла непосредственно после прогрева возрастало на 17—18% по сравнению с контролем. Летальные температуры (выше 50°C) приводили к резкой автодефитолизации хлорофилла. Так, нагрев при 52°C вызвал увеличение количества хлорофилла до 165% от контроля, а при 64°C — до 1080%. Поправка на автодефитолизацию хлорофилла вводилась при расчете активности хлорофиллазы.

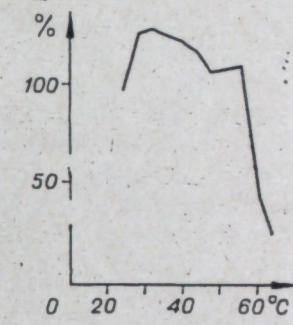
Активность хлорофиллазы в контрольных образцах хвои составляла в этот период 82,3±3,1 мкг/г сырой навески за 1 ч и варьировалась в повторностях незначительно (коэффициент вариации 9,2%). После прогревов хвои максимальная активность фермента (126—128% от контроля) отмечалась при действии температур 28—32°C (см. рисунок). В области супероптимальных температур (36—44°C) активность хлорофиллазы также выше контроля (117—122%). А. А. Шлык [1] считает, что при этих температурах не нарушается нативное состояние хлорофилла и способность хлорофиллазы к этерификации хлорофилла. Можно предположить, что после действия температур 28—44°C преобладает синтезирующая функция хлорофиллазы. Это подтверждается также повышением количества хлорофилла в хвои после действия подобных температур. Высокая активность хлорофиллазы отмечалась и после десятиминутного прогрева при 52—56°C. Однако после прогрева такой интенсивности хвои текущего года усыхает на 4—5-й день, поэтому, вероятно, в данном случае преобладает гидролитическая активность хлорофиллазы. Резкое падение активности фермента отмечалось только после действия суперлетальных температур (60—64°C), непосредственно убивающих хвоя.

Сравнение уменьшения количества хлорофилла и накопления хлорофилла в хвои после прогревов показывает, что в основном эти процессы протекают синхронно.

Приведен баланс хлорофилла и хлорофилла (*a+b*) после прогревов, мкг/г сырой навески за 2 ч экспозиции.

Пигмент, °C	28	32	36	40	44	48	52	56	60	64
Хлорофилл	-42	-49	-34	-35	-37	-50	-26	-53	-108	-122
Хлорофиллд	+39	+34	+35	+41	+34	+14	+26	+46	+9	-29

Это позволяет считать, что под действием повышенных температур в диапазоне от 28 до 56°C, т. е. до летальной границы теплового воздействия, деградация хлорофилла идет путем дефитолизацией под дей-



Изменения активности хлорофиллазы в хвое сосны после прогревов различной интенсивности (%) к контролю).

ствием хлорофилазы. Только летальные температуры ( $60-64^{\circ}\text{C}$ ), инактивируя фермент, приводят к авторазрушению хлорофилла и хлорофиллидов. Однако в этих случаях деградация фонда зеленых пигментов идет активнее с одновременным быстрым распадом хлорофилла. После действия летальных температур на хроматограммах появляется неяркая полоса феофитина, количество которого незначительно. Поскольку после действия супероптимальных и сублетальных температур появление феофитина не регистрировалось, можно предположить, что этот путь катаболизма хлорофилла не свойствен хвою сосны.

Таким образом, благодаря высокой термоустойчивости хлорофилазы в хвою сосны распад зеленых пигментов под действием высоких температур идет преимущественно путем дефитолизацией с накоплением хлорофиллидов. Причем после действия летальных температур усиливается неферментативный распад хлорофилла. Поскольку хлорофиллиды *a* и *b* имеют такой же спектр поглощения, что и соответствующие хлорофиллы, цвет хвои при тепловом повреждении первоначально не меняется и видимые изменения в отмирающей хвои появляются спустя несколько суток в результате накопления продуктов более глубокого распада хлорофилла. Резкое изменение окраски хвои наблюдается только после действия суперлетальных температур, непосредственно убивающих хвою.

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

Поступила в редакцию  
6/VI 1977

#### ЛИТЕРАТУРА

- Шлык А. А. 1965. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, «Наука и техника», 396 с.
- Судьнина О. Г., Довбиш К. П., Голод М. Г., Фомишина Р. М. 1975. К вопросу о состоянии хлорофилазы и ее изменчивости.— Укр. бот. ж., 32, № 3, 330—334.
- Судьнина О. Г., Голод М. Г., Довбиш Е. Ф., Байдулова-Бабко Т. Ю. 1976. Динамика содержания пигментов и хлорофилазной активности разных белковых фракций в онтогенезе листа.— Укр. бот. ж., 33, № 2, 132—136.
- Благовещенский А. В. 1958. Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. М., Изд-во АН СССР, 346 с.
- Haisman D. R., Clarke M. W. 1975. The interfacial factor in the heat-induced conversion of chlorophyll to pheophytin in green leaves.— J. Sci. Food and Agr., 26, N 8, 1111—1126.
- Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. 1975. Большой практикум по физиологии растений. М., «Высшая школа», 392 с.

G. I. Girs, O. N. Zubareva  
CHLOROPHYLLASE CHANGE ACTIVITY  
IN PINE'S NEEDLE BY EFFECT  
OF HIGH TEMPERATURE

Pine needle chlorophyllase displays maximum activity at  $+28-32^{\circ}\text{C}$ . Activity of enzyme is depressed by heating it at  $+56^{\circ}\text{C}$ . Comparison of diminution of the chlorophyll after heating the needle and accumulation of chlorophyllide and pheophytin indicates that dephitollisation of chlorophyll is the predominant way of dissociation of green pigments of pine under thermal treatment.

В. Н. ГАБЕЕВ

#### ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ НА РОСТ И СОСТОЯНИЕ КУЛЬТУР СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

С целью изучения влияния почвенной засухи (одного из наиболее часто встречающихся и губительно влияющих на растения критических условий произрастания) на рост, размеры хвои, влажность, транспирацию сосны в раннем возрасте нами был проведен следующий эксперимент.

Выделен участок деградированного чернозема, на котором произрастали 6-летние культуры сосны (на пятый год после посадки 2-летних сеянцев). На деревянный каркас (ширина 5 м, длина 8 м и высотой 2,5 м), смонтированный над культурами сосны с момента наступления периода интенсивного роста (15 мая 1973 г.), была натянута полиэтиленовая пленка, позволившая отвести атмосферные осадки за пределы экспериментального участка, вокруг которого была выкопана траншея глубиной 1 м и шириной 35 см. Таким образом, был создан искусственный засушник, в котором почвенная засуха была достигнута двумя путями: отводом атмосферных осадков и дренажем участка. Опытные растения находились на расстоянии не менее 150 см от дренажной траншеи, их корневые системы почти не были повреждены при копке траншеи. Основная масса корней размещалась на глубине до 35—40 см, лишь отдельные нитевидные вертикальные корни достигали глубины 85 см.

Опыт проводился в двух вариантах: 1 — сосны лишены поступления атмосферных осадков с начала опыта и до конца вегетационного периода, 2 — часть сосен после завершения линейного роста побегов (с 4 июля) обильно поливалась. Пленка с каркаса была снята 15 октября и больше не натягивалась.

Влажность почвы в засушнике и на контрольном участке изучали после снятия полиэтиленовой пленки. Почва на опытном участке быстро высохла (табл. 1). Уже в первой половине июня количество воды в почве опытного участка по сравнению с контролем значительно снизилось — например, на глубине 20 и 50 см соответственно в 2 и 2,3 раза. Позднее в засушнике водный режим стал крайне неблагоприятным. По сравнению с контролем в нем в июле на глубине 20 и 50 см было меньше влаги соответственно в 3 и 2,4 раза, а в августе — в 3,5 раза. Следует отметить, что в лесостепи Приобья и прилегающих районах хотя и нередки засушливые периоды в весенне-летний период, однако гидрологический режим почв в местах произрастания сосны и в естественных условиях, как правило, благоприятнее, чем в засушнике. Например, в 1969 г. (самом засушливом за последние 40 лет) в районе

Таблица 1

Глубина, см	Засушник				Контроль			
	16 мая	5, 16 июня	5, 16, 30 июля	16, 30 августа	16 мая	5, 16 июня	5, 26, 30 июля	16, 30 августа
20	27,9	15,8	11,3	9,8	28,4	32,5	34,5	33,6
50	81,8	35,9	32,8	21,0	84,7	82,8	80,1	77,1
100	187,0	71,4	66,3	44,6	191,0	180,1	163,9	145,9
150	292,0	112,4	92,1	65,0	297,0	278,0	249,4	222,9

Таблица 2

Влажность надземных частей и корней сосны на опытном и контрольном участках  
(% к сырому весу)

Дата определения влажности	Хвоя		Побеги			Ствол	Корень	
	1973	1972	1971	1973	1972	1971		
15 мая	—	48,6	46,9	72,3	64,8	63,3	61,2	62,0
		49,5	46,6	71,9	65,4	63,2	63,0	62,8
28 июня	69,3	55,0	53,1	75,7	66,1	64,9	61,1	64,1
	73,9	57,8	55,4	78,8	70,0	71,4	66,6	70,2
13—14 июня	64,7	—	—	62,7	—	—	—	—
	70,4			68,8				
20—28 июля	62,5	55,9	—	64,9	57,7	—	59,4	63,6
	64,3	55,3		67,7	61,3		67,8	71,5
4 августа	60,2	56,3	—	51,9	55,8	—	61,5	62,6
	64,7	59,5		63,1	62,7		62,9	72,0
15 сентября	58,0	56,0	—	53,5	53,3	—	53,6	55,5
	55,9	54,5		51,7	52,1		61,6	61,2

Примечание. В числителе — экспериментальные данные, в знаменателе — контроль.

расположения экспериментального участка за июнь и первую половину июля по сравнению с многолетней средней нормой выпало осадков почти в 4 раза меньше. Содержание же воды в почве было значительно менее критическим, чем в засушнике в 1973 г. Так, в слое 50 см в 13-летних культурах на выщелоченном черноземе воды оказалось в 2,3 раза больше, а в естественном сосняке IV класса возраста на темно-серой лесной почве в 1,9 раза больше.

Влияние недостатка влаги в почве на растения было разнообразным. Хвоя последних двух лет имела самую низкую влажность весной (табл. 2). Остальные части деревьев в это время имели довольно высокую оводненность. С июля почва высохла крайне сильно, однако влажность хвои была выше, чем в опыте и на контроле в период ее весеннего снижения. Влажность хвои и ветвей уменьшилась в среднем соответственно на 2,9 и 4,1% (табл. 3). Хотя в целом разница небольшая, критерий достоверности  $t_d$  имеет незначительное значение и для хвои и для ветвей, тем не менее в год проведения эксперимента из общего количества сосен в опыте (вариант 1) усохло 17%\*. Кроме того, у 24% сосен обнаружилась суховершинность (усохли центральные и боковые побеги последних двух лет), остальные 59% деревьев никаких внешних признаков болезни не проявили. В варианте 2 усохших деревьев не было. Влияние почвенной засухи на рост, физиологические процессы и состояние в течение двух лет было значительным. В варианте 1 хвоя, образовавшаяся в год проведения опыта, была по длине на 25,1% короче (табл. 4), а по весу на 75,4 — 50% меньше по сравнению с контролем (табл. 5). Отрицательное воздействие экстремальных условий почвенной влаги наблюдалось и на хвое следующего года. Вес ее у опытных деревьев составил 67,5—44,2%, на поливаемом участке — 92,8% от веса хвои контрольных деревьев. Хвоя, образовавшаяся на третий год с момента проведения эксперимента, практически имела одинаковый вес на всех участках — разница не превышала 2,2%.

\* Усыхание деревьев здесь не следует рассматривать как следствие естественного процесса изреживания насаждения, так как культуры только вступают в фазу смыкания и в период наиболее интенсивного роста в высоту, который в этих условиях у сосны наступает в возрасте 6—8 лет.

Таблица 3

Статистические показатели влажности хвои и ветвей в различных условиях влагообеспеченности (% к сырому весу)

Вариант опыта	$M \pm t$	C, %	P	$\sigma$	$t_d$
---------------	-----------	------	---	----------	-------

## Хвоя

Засушник	59,5 ± 1,0	7,7	1,6	4,6	2,0
Контроль	62,4 ± 1,1	8,6	1,8	5,4	

## Ветви

Засушник	59,5 ± 1,0	8,9	1,8	5,3	
Контроль	63,6 ± 1,8	14,3	2,8	9,0	1,3

Соотношение длины хвои у соснов, произрастающих в различных условиях влагообеспеченности

Вариант опыта	1972 г.	1973 г.	1974 г.
1a	100	64,8	88,7
	105,3	74,9	84,5
2	100	58,6	91,2
	108,1	69,1	104,7
Контроль	100	107,1	110,6
	100	100	100

Примечание. В числителе — процент от длины хвои 1972 г., в знаменателе — от длины хвои контрольных деревьев.

Таким образом, полив деревьев в засушнике в июле, августе и сентябре не оказал в год опыта сколько-нибудь заметного влияния на рост хвои. Его положительное воздействие на размеры хвои сказалось лишь на следующий год.

Почвенная засуха большее отрицательное влияние на прирост деревьев в высоту и по диаметру оказала не в текущем году, а на следующий (табл. 6). Прирост здоровых деревьев (вариант 1a) в длину и по толщине по сравнению с контролем в год проведения эксперимента составил соответственно 65,6 и 26,7%, а на следующий год 37,3 и 23,1%. Отвод атмосферных осадков за пределы опытного участка только в течение второй половины мая и всего июня был настолько губительным, что даже проводившийся в июле—сентябре обильный полив сосен не вызвал заметного увеличения прироста деревьев ни в текущем, ни в последующем году (вариант 2). Лишь на третий год деревья в засушнике сравнялись с соснами из контрольного участка по размерам хвои и приблизились вплотную по показателям текущего прироста деревьев в высоту и по диаметру. Из-за дефицита влаги в почве у сосен (вариант 1a) прирост в высоту прекратился на 9 дней и по толщине на 27 дней раньше по сравнению с деревьями из контрольного участка, что соответственно составляет 15,5 и 31,5%.

Таблица 5

Вес 100 пар хвои сосны, произрастающей в различных условиях влагообеспеченности

Вариант эксперимента	Состояние деревьев	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.
1a	Здоровые	100 120,2	42,1 50,0	61,9 67,5	103,4 101,9
1b	Суховершинные	100 100	24,8 24,6	48,6 44,2	98,4 97,7
1v	Усохшие	100 57,6	34,8 20,0	—	—
2	Здоровые	100 130	36,6 47,0	78,8 92,8	108,4 102,2
Контроль	Здоровые	100 100	99,1 100	108,1 100	100,4 100

Примечание. В числителе — процент от прироста 1972 г., в знаменателе — от прироста контрольных деревьев.

Таблица 4

Соотношение длины хвои у соснов, произрастающих в различных условиях влагообеспеченности

стабилизации

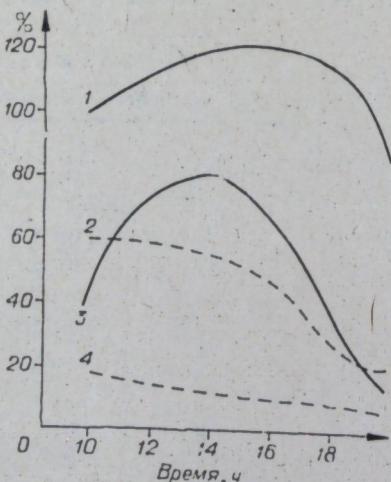
Таблица 6

Соотношение прироста сосны в различных условиях влагообеспеченности

Варианты эксперимента	Состояние деревьев после эксперимента	1971 г.	1972 г.	1973 г.	1974 г.	1975 г.
<i>В высоту</i>						
1a	Здоровые	100 95,6	106,8 78,3	89,5 65,6	61,4 37,3	139,4 87,2
1б	Суховершинные	100 108,7	118,0 91,3	70,0 57,1		
1в	Усохшие	100 100	119,5 98,3	98,2 50,7		
2	Здоровые	100 86,9	111,5 80,0	84,6 47,8	87,2 47,9	168,0 98,6
Контроль	Здоровые	100 100	130,5 100	150,0 100	154,3 100	160,2 100
<i>По диаметру</i>						
1a	Здоровые	100 86,7	125 81,4	100 26,7	75,0 23,1	128,9 77,5
1б	Суховершинные	100 116,7	100 100	57,1 26,7	5,7 3,1	
1в	Усохшие	100 100	103,3 91,8	66,7 26,7		
2	Здоровые	100 83,3	140 100	100 33,3	80,0 30,4	150,7 81,6
Контроль	Здоровые	100 100	116,7 100	250 100	216,7 100	220,0 100

Примечание. В числителе — процент от прироста 1971 г., в знаменателе — от прироста контрольных деревьев.

Интересные материалы получены при определении интенсивности транспирации (ИТ). В целом она в засушнике по сравнению с контролем была ниже в июне почти в два раза, а в июле — в 3,5 раза\*. На рисунке показана динамика интенсивности транспирации. За 100% принята ИТ в 10 ч утра в середине июня. Установлено, что в эксперименте у сосен произошло глубокое нарушение не только транспирации, но и общей тенденции динамики ее дневного хода — максимальные величины ИТ были обнаружены в 10 ч утра, в то время, как у контрольных деревьев этот показатель наибольшую величину имел в самые жаркие часы дня, т. е. в 14—15 ч. Интересно, что в конце июля ИТ в течение дня на опытном участке у сосен меняется крайне незначительно. Это вызвано понижением влажности различных органов сосен, большим дефицитом влаги



Интенсивность транспирации сосны в засушнике (2, 4) и на контроле (1, 3).

1, 2 — в середине июня 1973 г., 3, 4 — в конце июля 1973 г.

\* Приводятся данные по определению транспирации с 15 по 20 июня и с 25 по 30 июля.

ги в почве и крайне незначительным поступлением воды в растения. Очевидно, в связи с этим в соснах возникло явление остаточного водного дефицита. Поэтому растения в целях экономного расходования влаги мобилизуют выработанные ими защитные приспособления — закрывают устьица, тем самым они предотвращают обезвоживание ассимиляционного аппарата, ветвей, стволов и корней деревьев.

## ВЫВОДЫ

1. Искусственно созданная почвенная засуха оказывает разностороннее отрицательное влияние на сосну в раннем возрасте. Она вызывает депрессию ростовых и физиологических процессов, ослабление растения вплоть до его гибели.

2. Различные органы сосны неодинаково реагируют на дефицит влаги в почве. В год засухи недостаток сильнее отражается на размерах хвои, меньше всего — на приросте в высоту. На следующий год показатели хвои несколько увеличиваются, зато прирост стволов по толщине и в длину значительно уступает прошлогоднему, однако усыхания деревьев не наблюдается.

3. Для роста и развития сосны (в нашем случае в раннем возрасте) важное значение имеют не только текущие или прошлогодние осадки, но и выпадающие в период полного цикла развития органов растений (от закладки почки до завершения роста побегов и хвои).

4. Усыхание только 17% сосен в засушнике, где были созданы более неблагоприятные условия, чем в естественном сосняке даже в самые засушливые годы, свидетельствует об исключительной устойчивости сосны Приобья. Можно предположить, что продолжительные засухи не приведут к гибели культуры сосны в возрасте до 15 лет на черноземных и темно-серых лесных почвах и естественных сосняков на темно-серых лесных почвах.

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

Поступила в редакцию  
7/VII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Габеев В. Н. 1976. Некоторые лесоводственные и физиологические особенности сосны в Западной Сибири. — В кн.: Повышение эффективности лесного хозяйства в Западной Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 12—52.
- Литвинов Л. С. 1951. О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. Львов.
- Сказкин Ф. Л. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л., «Наука». 120 с.

V. N. Gabeyev

## INFLUENCE OF THE SOIL DROUGHT ON THE GROWTH AND STATE OF USUAL PINE CULTURES

Influence of the artificial soil drought on the growth of the pine and its physiological state at the young cultures was studied under cover of polyethylene film. The experiment showed that the soil drought affected the moisture and the transpiration of the pine in the current year. The measurements of the needle were small in the year when the experiment was carried out. The soil drought has more negative effect on the increase of height and diameter of the trees showed in a year.

Т. А. КУЗНЕЦОВА

## ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ КАТАЛАЗЫ ЭРИТРОЦИТОВ КРОВИ ПОРОСЯТ

В течение жизни животного организма биохимические процессы протекают с различной активностью, подвергаются значительным качественным и количественным изменениям. Как правило, при этом меняется состояние ферментных систем клеток тканей и органов.

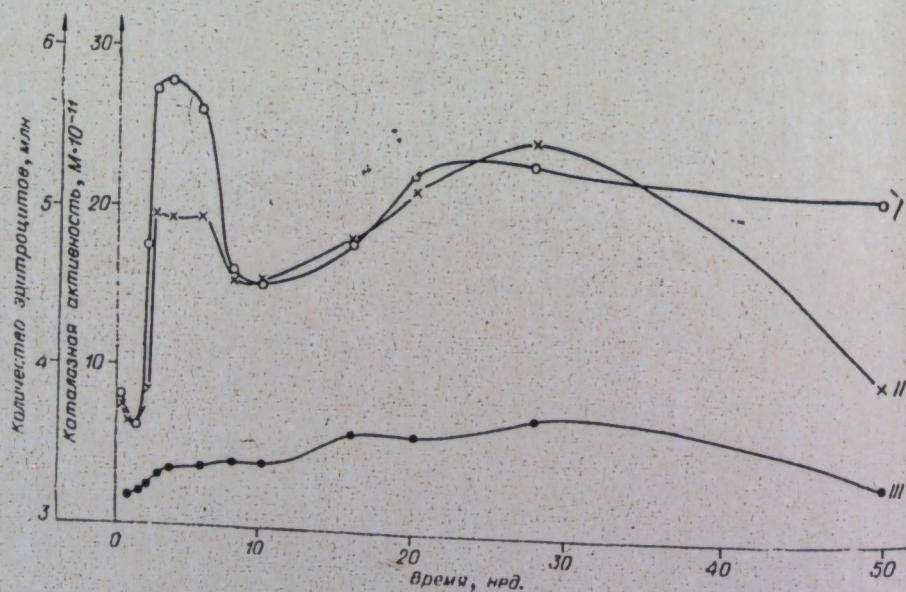
Хорошо известно, что количество эритроцитов периферической крови животных изменяется в широких пределах [1—3].

Степень и характер участия эритроцитов в обмене веществ могут быть во многом связаны с возрастом животного, так как по мере созревания эритроцитов меняются их биохимические особенности и физиологическая активность. М. Н. Калинникова с соавторами, З. П. Коваленко, Е. А. Кутателадзе, А. Ф. Тур в своих работах указывают на возрастные изменения активности каталазы крови человека [4—7]. В. Г. Назарова в этом же аспекте изучала кровь кроликов [8].

Вопрос о функциональной неравнозначности эритроцитов крови человека изучался И. И. Гительзоном и И. А. Терсковым [9]. Неоднородность эритроцитов крови человека объясняется физиологическими факторами и является следствием их роста и жизнедеятельности.

Однако в литературе отсутствуют данные о характеристике эритроцитов крови домашних животных в возрастном аспекте.

Рост и развитие животного протекают в определенном ритме, с периодическими подъемами и спадами жизненных функций. Интенсивность обмена веществ в организме растущих животных особенно высока в период удвоения веса тела. Изучение этого периода и так называемого периода «биохимического развития» является особенно важным и имеет большое практическое значение. Именно в этой стадии организм легче подвержен вредным воздействиям и заболеваниям, его регуляторные механизмы и устойчивость к факторам внешней среды изменяются.



Сравнительные данные возрастных изменений числа эритроцитов и каталазной активности крови поросят.

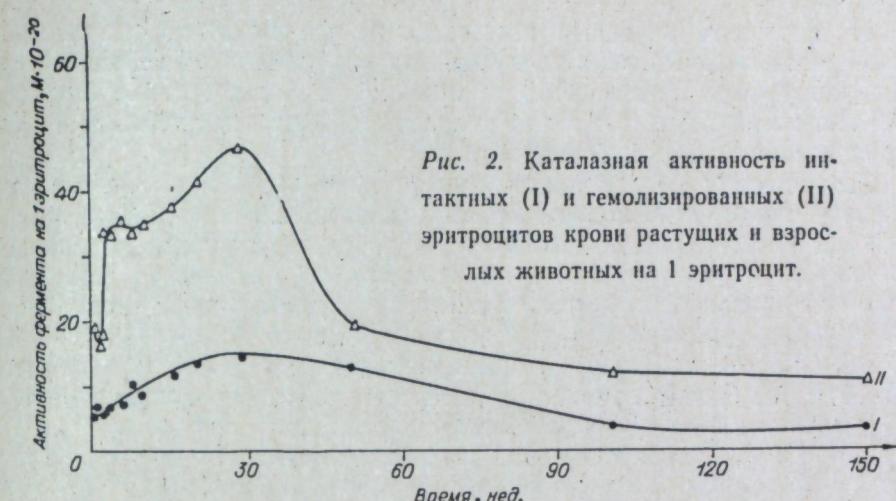


Рис. 2. Каталазная активность интактных (I) и гемолизированных (II) эритроцитов крови растущих и взрослых животных на 1 эритроцит.

Цель нашего исследования — изучить зависимость между количеством эритроцитов в периферической крови и уровнем активности каталазы интактных и гемолизированных эритроцитов крови растущих животных, а также проследить за изменением активности фермента в процессе роста и развития животного.

Опыты проводили на поросятах и взрослых животных в возрасте от 1 до 150 нед, кровь (10—15 образцов крови животных одного возраста) отбирали обычным способом, подсчет эритроцитов производили в камере с сеткой Горяева. Определение активности каталазы осуществляли по модифицированному нами методу А. Н. Баха и С. Р. Зубковой, подробно описанному ранее [10]. Методика эта использовалась нами для изучения видовых различий активности каталазы гемолизированных и интактных эритроцитов крови лошадей, свиней, крупного рогатого скота, овец и крыс, а также локализации фермента в эритроцитах. Кинетический подход к изучению каталазной реакции позволил выявить существенные видовые различия как в общей активности фермента, так и в относительном распределении его в клетках крови [11].

За скорость разложения перекиси водорода каталазой гемолизированных эритроцитов при pH 6,8 и температуре 18°C мы следили по объему выделенного кислорода через каждые 3 мин ( $\Delta t$ ) в течение 18 мин. Аналогичные исследования проводили с цельными эритроцитами, при тех же параметрах в изотонической среде. Математическая обработка экспериментальных данных указывает на их статистическую достоверность.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у поросят одного возраста генетически однородной группы, содержащихся в одинаковых условиях, наблюдается значительный разброс в количестве красных кровяных клеток в единице объема. Так, у поросят в возрасте одной недели в 1  $\text{мм}^3$  крови содержится от 3 320 000 до 4 400 000 эритроцитов, в возрасте двух недель от 3 240 000 до 5 800 000, в месячном возрасте от 4 240 000 до 6 300 000. Взрослые животные характеризуются определенной стабильностью числа эритроцитов (5 600 000—5 660 000). Кривая I (рис. 1) отражает изменение числа эритроцитов у растущих животных. Кривая II показывает при этом изменение активности каталазы гемолизированных эритроцитов. Однаковый ход этих кривых имеет место только в первый период роста поросят (от рождения до 30—35 нед). В дальнейшем активность каталазы снижается, а число эритроцитов остается прежним. Кривая III отражает изменение активности фермента цельных эритроцитов. Ее характер отличается от кривой II, регистрируя монотонное нарастание каталазной активности у растущих поро-

сят. В организме взрослых животных не фиксируется значительного снижения активности каталазы цельных эритроцитов. На рис. 1 видно снижение уровня эритроцитов и активности фермента у новорожденных, что, по-видимому, связано с адаптацией их организма к изменившимся условиям окружающей среды.

Соотношения между количеством эритроцитов и активностью каталазы у поросят позволяют оценить качественные свойства красных кровяных клеток (рис. 2). Полученные результаты указывают на функциональную неравнозначность эритроцитов по активности каталазы у животных разного возраста. У растущих животных к 28 неделям содержание эритроцитов в 1 мм<sup>3</sup> крови достигает 5 300 000, а каталазная активность на один гемолизированный эритроцит составляет  $47,0 \cdot 10^{-20}$  М. Затем отмечается незначительное снижение количества эритроцитов, а активность фермента понижается почти в три раза ( $17,0 \cdot 10^{-20}$  М). Резкое снижение удельной активности каталазы совпадает с окончанием роста животного. В дальнейшем у взрослого животного число эритроцитов и каталазная активность существенно не меняются.

Новосибирский государственный  
медицинский институт

Поступила в редакцию  
5/XII 1977

#### ЛИТЕРАТУРА

- Семенов Н. В. 1971. Биохимические компоненты и константы жидким сред и тканей. М., «Медицина».
- Соколов В. В., Грибова И. А. 1972. Гематологические показатели здорового человека. М., «Медицина».
- Афонский С. И. 1970. Биохимия животных. М., с. 343—344.
- Калиникова М. Н., Минкер-Богданова Е. Г. и др. 1935. Стандарты биохимии крови детей и подростков возраста 8—16 лет.—В кн.: Возрастная биохимия детей и подростков. Сб. 1, Л., с. 147—165.
- Коваленко З. П. 1963. Активность каталазы крови у детей раннего возраста при пневмонии.—Тр. Омск. мед. ин-та, 47, 119—131.
- Кутателадзе Е. А., Джабуа М. И. 1967. Ферментная активность некоторых органов в онтогенезе. Сообщ. АН ГрССР, 47, 1, 79—84.
- Тур А. Ф., Шабалов Н. П. 1970. Кровь здоровых детей разных возрастов. М., «Медицина».
- Назарова В. Г. 1965. Возрастные изменения количества эритроцитов и активности каталазы периферической крови.—В кн.: Вопросы первичной регуляции. Саратов, с. 145—148.
- Гительзон И. И., Терсов И. А. 1960. Неоднородность эритроцитов и ее значение для исследования качественного состава красной крови.—В кн.: Вопросы биофизики, биохимии и патологии эритроцитов, т. I, Красноярск, с. 55.
- Покровская О. Г., Кузнецова Т. А., Каталова Л. В., Стариков Ю. А. 1976. Кинетика каталазного процесса интактных и гемолизированных эритроцитов крови человека.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, с. 131—134.
- Кузнецова Т. А., Покровская О. Г. 1976. О видовых различиях кинетической активности каталазы интактных и гемолизированных эритроцитов некоторых животных.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 133—137.

T. A. Kuznetsova

#### AGE CHANGES IN CATALASE KINETIC ACTIVITY OF BLOOD ERYTHROCYTES IN SUCKING-PIGS

Kinetic activity of intact and hemolyzed erythrocytes in sucking-pigs has been studied in connection with the age. It has been observed that animals of the same age have considerable fluctuations in peripheral blood erythrocytes number. Functional dissimilarity of erythrocytes catalase activity becomes particularly apparent during the period of growth and development of sucking-pigs and is connected with that part of enzyme which is released in hemolysis.

М. П. ПАВЛОВА, А. С. ЛАПИК

#### ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ОЦЕНКА ЭМБРИОТРОПНОЙ АКТИВНОСТИ

3, 3', 4, 4' - ТЕТРААМИНОДИФЕНИЛОВОГО ЭФИРА

3, 3', 4, 4'-тетрааминодифениловый эфир (ТАДЭ) нашел в последние годы применение в качестве мономера для производства высокогустойких, термостойких, кислото- и щелочестойчивых полимеров [1].

Ранее нами проводилось изучение общетоксических свойств препарата [2]. Показано, что токсические свойства соединения проявлялись на животных на уровне доз 300 мг/кг и выше. В основе клинической картины интоксикации лежало угнетение ЦНС, снижение общего обмена, нарушение деятельности сердечно-сосудистой системы и дыхания. Со стороны крови существенных отклонений не отмечено.

При санитарно-гигиенической оценке опытного производства выявлены признаки аллергического действия препарата при условии длительного вдыхания пыли препарата (на стадии его сушки и фасовки).

С целью выявления других возможных отдаленных последствий воздействия препарата исследовалась эмбриотоксическая и тератогенная активность соединения.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Использовали препарат, синтезированный в технологической лаборатории Новосибирского института органической химии по методу, предложенному Е. П. Фокиным с соавт. [3]. Опыты проводили на самках крыс линии Вистар. Эмбриотоксическую и тератогенную активность тестировали по методу, предложенному Дыбай с соавт. [4]. Препарат вводили в виде взвеси внутрибрюшинно в дозе 72 мг/кг (1/10 D<sub>50</sub>) однократно на 7, 8, 9, 10, 11-й день беременности, либо курсом с 1-го по 20-й день беременности. На каждую дозу брали по 10—12 крыс. На 21-й день беременности крыс убивали декапитированием, извлекали матку и яичники, подсчитывали число желтых тел, число имплантации в матке, количество живых зародышей. После осмотра плодов под микроскопом МБС-2, взвешивания и измерения длины зародышей проводили обработку части зародышей фиксатором Бауэна для изучения микроанатомической структуры.

Таблица 1

Показатели эмбриогенеза у крыс, получавших 3, 3', 4, 4' - тетрааминодифениловый эфир однократно в дозе 72 мг/кг с 1-го по 20-й день беременности

Варианты опыта: дни введения	Число желтых тел на самку, M±m	Число живых зародышей	Гибель эмбрионов, %			Вес, г	Длина, мм
			всего	до им- плантации	после им- плантации		
C 1 по 20	$12,0 \pm 0,3$	$10,0 \pm 0,3$	$16 \pm 3$	$12 \pm 2$	$3 \pm 1$	$3,6 \pm 0,2$	$35,3 \pm 0,5$
7	$10,0 \pm 0,3$	$8,2 \pm 0,7$	$15 \pm 5$	$10 \pm 2$	$5 \pm 3$	$3,2 \pm 0,1$	$33,6 \pm 0,9$
8	$10,0 \pm 0,8$	$8,6 \pm 0,5$	$12 \pm 7$	$12 \pm 7$	0	$3,6 \pm 0,5$	$34,2 \pm 2,0$
9	$8,8 \pm 0,6$	$7,6 \pm 0,8$	$12 \pm 4$	$12 \pm 4$	0	$3,1 \pm 0,1$	$33,3 \pm 0,3$
10	$10,2 \pm 1,0$	$9,6 \pm 1,0$	$6,2 \pm 2$	$6 \pm 2$	0	$3,3 \pm 0,1$	$32,7 \pm 0,6$
11	$9,8 \pm 0,7$	$7,2 \pm 0,9$	$26 \pm 6^*$	$10 \pm 2$	$16 \pm 5^*$	$2,9 \pm 0,1$	$32,8 \pm 0,6$
Контроль, 0,9%-ный NaCl	$10,5 \pm 0,7$	$9,0 \pm 0,6$	$13 \pm 2$	$10 \pm 4$	$3 \pm 1$	$3,2 \pm 0,2$	$34,3 \pm 0,8$

\* Различия между показателями опыта и контроля статистически достоверны ( $t = 2,3$ ;  $p > 0,05$ ).

Показатели постнатального развития потомства крыс

Группа животных, число самок	Динамика веса (в г) в дни			Поведенческий профиль			Показатели периферической крови		
	10-д	20-д	30-д	коэффициент потребления кислорада, мг/100 г в мин	число первичных квадратов за 5 мин	число первичных движений за 5 мин	гемоглобин, ед.	эритроциты, млн/млк	лекарственные, тыс. тыс./мм
Опытная, 5 шт.	31	12,0±0,5 5,6±0,1	12,8±0,4 0,1	25,0±2,0 29,0±1,2 0,05	46,0±2,1 49,0±1,3 0,1	3,1±0,1 3,0±0,1 0,25	2,4±0,5 1,6±0,3 0,1	13,2±0,1 13,6±0,2 0,05	9,9±0,4 11,0±0,5 0,05
Контрольная, 5 шт.	36	6,0±0,2 5,6±0,1	12,8±0,4 0,1	25,0±2,0 29,0±1,2 0,05	46,0±2,1 49,0±1,3 0,1	3,1±0,1 3,0±0,1 0,25	2,4±0,5 1,6±0,3 0,1	13,2±0,1 13,6±0,2 0,05	9,9±0,4 11,0±0,5 0,05
Достоверность различий									
$p >$									

структурь органов, часть зародышей фиксировали в 96%-ном спирте и обрабатывали затем для оценки степени окостенения скелета [4].

Для оценки влияния соединения на постнатальное развитие потомства была поставлена серия опытов на крысях, получавших препарат в указанной дозе на протяжении всего периода беременности. Контрольная группа получала в эти же сроки 0,9%-ный раствор хлористого натрия. Родившихся крысят тщательно осматривали на наличие дефектов строения, взвешивали, измеряли длину туловища. До месячного возраста крысята находились в клетках матерей, а затем их отсаживали отдельно и наблюдали за развитием потомства в течение 3 мес. Учитывали выживаемость, вес животных, оценивали интегральные показатели, характеризующие состояние и поведение животных, уровень общего обмена, состояние кроветворения. Данные сопоставляли с показателями контрольной группы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние ТАДЭ на эмбриогенез. Наблюдения за животными в период беременности показали, что однократное и курсовое введение препарата не нарушило течение беременности и не вызывало сколько-нибудь заметных признаков интоксикации самок. Из показателей эмбриогенеза видно (табл. 1), что статистически значимое увеличение смертности эмбрионов в опыте наблюдалось при введении препарата на 11-й день беременности крыс. Гибель эмбрионов составила в этом случае 26% против 12% в контроле, при этом основная смертность была в постимплантационном периоде (16% против 3% в контроле). Несколько меньше в этой группе оказался и вес живых эмбрионов ( $2,9\pm0,1$  г против  $3,2\pm0,2$  в контроле). В других группах с однократным введением препарата показатели эмбриогенеза колебались на уровне контрольных цифр. Из литературы известно [4, 5], что воздействие яда в определенные, так называемые критические периоды беременности вследствие повышения чувствительности организма к веществу может привести к эмбриотоксическому или тератогенному эффекту. В то же время ежедневное введение яда может, наоборот, вызвать устойчивость материнского организма к вредному агенту.

В нашем опыте критическим периодом по отношению к воздействию 3, 3', 4, 4'-тетрааминодифенилового эфира оказался 11-й день беременности.

Визуальный осмотр каждого зародыща на наличие внешних признаков уродств и морфологический анализ внутренних органов не выявили наличия дефектов структуры внешних и внутренних органов. Не от-

мечено также нарушения степени окостенения скелета и дефектов строения его. Полученные данные свидетельствуют об отсутствии признаков тератогенного влияния как в случае однократного, так и курсового введения препарата крысам в период беременности.

Влияние на постнатальное развитие крыс. Взятые в опыт крысы получали ежедневно с 1-го по 21-й день беременности препарат в дозе 1/10 DL50. Анализ состояния животных не выявил признаков интоксикации и влияния препарата на течение беременности. Роды проходили на 22—23-й день, выкидыши и мертвожденные зародышей не было. Число новорожденных на самку в опыте составило в среднем  $8\pm2$ , в контроле —  $7\pm2$ . Гибель крысят имела место только в первый месяц жизни, причем в опытной группе она оказалась несколько выше, чем в контрольной (22% против 17%). В обеих группах среди погибших были в основном животные с заметным отставанием в весе. Ни среди погибших, ни среди наблюдавшихся в течение 3 мес не выявлено случая нарушения морфогенеза органов, а также других признаков тератогенного влияния препарата. Наблюдения за развитием животных показали (табл. 2), что динамика веса потомства опытных крыс в течение первого месяца не имела существенных различий с контрольной группой и данными литературы [6]. Активность животных, уровень газообмена, картина периферической крови оказались близкими аналогичным показателям контрольной группы. Не выявлено сколько-нибудь заметных нарушений поведения крыс на протяжении 3-месячного периода наблюдения.

Таким образом, курсовое назначение беременным самкам препарата в достаточно большой дозе не нарушило течение беременности и существенно не отразилось на показателях эмбрионального и постнатального развития потомства. Тератогенного влияния как на морфологическом, так и на функциональном уровне не выявлено.

Новосибирский институт органической химии  
СО АН СССР

Поступила в редакцию  
18/1 1978

## ЛИТЕРАТУРА

- Высокотермостойкое и огнестойкое синтетическое волокно Лола. Информация ВНИИВ. 1975.—Хим. волокно, № 3, 36.
- Лапик А. С., Макаренко А. А. 1968. О токсичности 4, 4'-динитро-4, 4'-диамино-3, 3', 4, 4'-тетрааминодифениловых эфиров. Материалы Респ. науч. конф. по итогам гигиенических исследований за 1966—1967 гг. Ставрополь.
- Фокин Е. П., Гершкохен С. Л., Колченко Т. Я. 1966. Способ получения 3, 3', 4, 4'-тетрааминодифенилового эфира. Авт. свид. 182167. Бюлл. изобр., № 11.
- Дыбан А. Н., Барапов В. С., Акимова И. М. 1970. Основные методические подходы к тестированию тератогенной активности химических веществ.—Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 10, с. 89.
- Саноцкий И. В., Фоменко В. Н., Сальникова Л. С., Шевелева Г. А. 1977. Некоторые вопросы экспериментального изучения эмбриотропного действия промышленных химических соединений.—Гигиена труда и профзаболевания, 2, 27—30.
- Елизарова О. Н. 1971. Определение пороговых доз промышленных ядов при пероральном введении. М., «Медицина».

M. P. Pavlova, A. S. Lapic

## EXPERIMENTAL ESTIMATION OF EMBRYOTROPIC ACTIVITY OF 3, 3', 4, 4'-TETRAAMINODIPHEYL ETHER

Embryotoxic and teratogenic activity of 3, 3', 4, 4'-tetraaminodiphenyl ether has been studied with the help of experiments on the rats of line "Wistar" in conditions of single (on 7—11 days of pregnancy) and repeated (from the 1 st to 20 th day of pregnancy) intraabdominal introduction of dose 72 mg/kg, making up 1/10 DL50.

Statistically reliable embriotoxic influence of this preparation has been revealed in case of introduction of the 11 th day of pregnancy. The destruction of embryos was increased mainly during postimplantation period of embryonic development and made up  $16 \pm 5\%$  against  $3 \pm 1\%$  in control.

Teratogenic action in any series of experiments hasn't been revealed.

УДК 612.64 : 591.45

Н. Н. ДЫГАЛО

## ВЛИЯНИЕ ПРЕНАТАЛЬНОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ГИДРОКОРТИЗОНОМ НА РЕАКТИВНОСТЬ ВЗРОСЛЫХ КРЫС В УСЛОВИЯХ ЭМОЦИОНАЛЬНОГО СТРЕССА

Ранние постнатальные воздействия изменяют эмоциональное поведение и функционирование гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у взрослых животных, что, в частности, проявляется в снижении гормональной реакции в ответ на эмоциональный стресс [1]. Эффекты таких воздействий на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую систему связывают с действием глюкокортикоидов в период раннего постнатального онтогенеза.

Однако формирование механизмов, ответственных за гормональную функцию коры надпочечников у крыс, начинается уже в течение последней недели беременности [2—5]. Стressирование самок во время беременности изменяет поведение потомков. Агентами, которые осуществляют эффект, по-видимому, являются кортикоиды [6]. Кроме того, адреналэктомия самок крыс до спаривания оказывается на функционировании гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы их взрослых потомков [7], следовательно, гормоны надпочечников являются необходимым условием нормального развития этой эндокринной системы.

Существует мнение, что гормоны в раннем отогенезе обеспечивают созревание высших нейроэндокринных механизмов, осуществляющих гормональную регуляцию у взрослых животных [8]. Вероятно, такую роль в становлении гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы играют глюкокортикоиды. Однако в доступной литературе мы не встретили данных о влиянии гормонов коры надпочечников в пренатальном периоде на реактивность этой системы взрослых животных.

Известно, что глюкокортикоиды проходят плацентарный барьер [9] и оказывают влияние на плод [10].

В данной работе изучалось влияние пренатального воздействия гидрокортизоном на гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковую систему взрослых самцов крыс в условиях эмоционального стресса.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Самок крыс Вистар (линия ВАГ) парами сажали с одиночными самцами той же линии. Факт покрытия устанавливали по наличию спермы во влагалищном мазке. День обнаружения спермы считали первым днем беременности. Покрытых самок рассаживали по одной.

Самкам вводили подкожно гидрокортизон (50 мг/кг на 2 мл) четыре раза в течение последней недели беременности на 15,5, 17,5, 19,5 и 21,5-й дни или только один раз на 15,5, 17,5, 19,5 или 20,5-й день. Контрольным животным в аналогичных условиях вводили физиологический раствор (0,5 мл). В качестве еще одной контрольной группы использовали самцов, матери которых не получали никаких инъекций во время беременности.

Период вскармливания длился 21 день. Самцов и самок одного помета содержали отдельно, начиная с 30—40-дневного возраста. Трехмесячных самцов рассаживали по одному. Опыты проводили через неделю после начала одиночного содержания.

Уровень кортикостерона в плазме периферической крови определяли флюориметрическим методом [11]. Кровь брали из хвоста под легким эфирным наркозом через 1,5—2 мин после взятия крысы в руки [12]. Уровень кортикостерона при стрессе определяли в плазме, взятой тем же методом, на 5-й день после предыдущего забора крови. Эмоциональный стресс вызывали ограничением подвижности животных, помещая их на 60 мин в трубочки из металлической сетки диаметром 6—7 см и длиной 22—24 см.

Данные обработаны статистическим методом с применением критерия Стьюдента.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Введение физиологического раствора самкам крыс в течение последней недели беременности не вызвало изменений ни исходного уровня кортикостерона, ни реакции на эмоциональный стресс их потомков (табл. 1).

Пренатальное воздействие гидрокортизоном не изменило исходный уровень кортикостерона в крови взрослых самцов. Однако многократное введение гидрокортизона самкам крыс значительно понизило реакцию гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы их потомков в ответ на эмоциональный стресс, вызванный ограничением подвижности, по сравнению с животными обеих контрольных групп (табл. 1).

При изучении эффектов однократных введений гидрокортизона выявились отчетливая зависимость от сроков воздействия. Реакцию достоверно более низкую, чем контрольные животные, имели крысы, ма-

Таблица 1

Содержание кортикостерона в плазме периферической крови ( $M \pm m$ ) при эмоциональном стрессе у взрослых самцов крыс, матерям которых вводили гидрокортизон четырехкратно

Вводимые вещества	Уровень кортикостерона, мкг/100 мл плазмы	
	исходный	стресс
Без введения	$13,0 \pm 1,10(9)^*$	$28,6 \pm 3,44(12)$
Физиологический раствор	$13,0 \pm 1,16(5)$	$30,3 \pm 2,34(5)$
Гидрокортизон	$13,4 \pm 0,96(14)$	$17,7 \pm 1,56(19)**$

\* В скобках указано количество животных;

\*\*  $p < 0,01$  по сравнению с обеими контрольными сериями.

Таблица 2

Содержание кортикостерона в плазме периферической крови ( $M \pm m$ ) при эмоциональном стрессе у взрослых самцов крыс, матерям которых гидрокортизон вводили однократно

Срок введения, дни беременности	Уровень кортикостерона, мкг/100 мл плазмы	
	исходный	стресс
Без введения	$10,8 \pm 2,16(8)$	$29,5 \pm 2,96(8)$
15,5	$11,9 \pm 1,67(7)$	$14,3 \pm 2,32(6)^*$
17,5	$11,7 \pm 1,47(9)$	$20,7 \pm 2,58(9)**$
19,5	$10,6 \pm 1,51(9)$	$23,4 \pm 5,97(9)$
20,5	—	$33,3 \pm 1,96(7)$

\*  $p < 0,01$ .

\*\*  $p < 0,05$  (по сравнению с контролем и введением гидрокортизона на 20,5-й день беременности).

терам которых вводили гидрокортизон на 15,5-й или 17,5-й день беременности. Животные же, матери которых получили однократную инъекцию этого же гормона на 19,5-й или 20,5-й день беременности, от контрольных достоверно не отличались (табл. 2).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Основной итог данного исследования обнаружение пренатального влияния глюкокортикоидов на нейроэндокринные механизмы, осуществляющие при эмоциональном стрессе гормональный ответ коры надпочечников у взрослых животных. Важно отметить, что даже однократное введение гидрокортизона в определенные сроки беременности имело тот же эффект, что и многократное.

Основанием для утверждения, что эффект введения гидрокортизона матерям на реактивность потомков крыс в условиях эмоционального стресса осуществляется пренатально, служат результаты, полученные при однократных введениях гормона. Осуществляемый путем постнатальных изменений эффект пренатального воздействия усиливается по мере приближения момента воздействия к концу беременности (13). В нашем же случае однократных введений гормона получена противоположная картина — угасание влияния введения гидрокортизона на потомков при приближении срока окончания беременности.

В течение последней недели беременности у крыс происходит формирование гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы плодов. На 17-й день беременности начинается повышение уровня кортикостерона в плазме плодов, причем кортикостерон синтезируется их надпочечниками [2]. На 18-й день продолжается повышение уровня гормона в крови плода, а в его гипофизе обнаруживается АКТГ [3]. 19-й и 20-й дни характеризуются максимумом глюкокортикоидов в плазме и надпочечниках плода, экстракт гипоталамуса проявляет кортикотропин — освобождающую активность [4, 5]. В течение последней недели беременности эмбрионы крыс имеют изменяющийся уровень кортикостерона и различную степень зрелости нейроэндокринных механизмов регуляции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Следовательно, гидрокортизон, примененный в тот или иной момент внутриутробного развития, действует на характерном для данного возраста эмбриона фоне эндогенного кортикостерона и стадии зрелости системы. Это, по нашему мнению, и является причиной различия эффектов однократных инъекций гормона, примененных в разные сроки беременности.

Результаты, полученные в опытах с однократным введением гидрокортизона, позволяют наметить границу чувствительного к гормональному воздействию периода для механизмов, участвующих в проявлении ответа коры надпочечников в условиях стресса, вызванного ограничением подвижности. Такой границей у крыс в пренатальный период является 20-й день внутриутробного развития. Этим, по-видимому, и объясняется большая вариабельность реакции на эмоциональный стресс у крыс, матерям которых вводили гидрокортизон на 19-й день беременности. В этот период увеличивается до максимума концентрация собственного гормона в крови плодов крыс, возможно поэтому добавочное количество гормона не вызывает эффекта.

Полученные результаты свидетельствуют, что введение гидрокортизона в определенный период беременности сопровождается изменением реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы потомков крыс в ответ на эмоциональный стресс. Для решения вопроса о механизмах пониженной реактивности гипофизарно-надпочечникового комплекса требуется дальнейшая экспериментальная работа.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию  
20/XII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

- Levine S., Haltmeyer G. C., Karas G. G., Denenberg V. H. 1967. Physiological and Behavioral Effects of infantile stimulation.— "Physiol. & Behav.", 2, 55—59.
- Duroiou J. P., Coffigij H., Magre S. 1975. Maternal and foetal corticosterone levels during late pregnancy in rats.— *J. Endocrinol.*, 65, 347—352.
- Скебельская Ю. Б. 1964. Содержание адренокортикопротного гормона в гипофизе крыс на разных стадиях развития.— Пробл. эндокринол., 10, 74—77.
- Мицкевич М. С., Прошлякова Е. В., Сергеева Н. А. 1973. Исследование уровня кортикостерона в надпочечниках крыс после декапитации in utero. Онтогенез, 4, 612—615.
- Duroiou J. P. 1975. CRF activity in fetal rat hypothalamus in late pregnancy.— *Neuroendocrinol.*, 19, 303—313.
- Smith D. J., Joffe J. M., Heseltine F. D. 1975. Modification of prenatal stress effects in rats by adrenalectomy, dexamethasone and chlorpromazine.— *Physiol. & Behav.*, 15, 461—469.
- Levine S., Thomas E. B. 1970. Maternal factors influencing subsequent adrenocortical activity in the offspring.— In: *The postnatal development of phenotype*. Academia Praha.
- Мицкевич М. С. 1974. Некоторые аспекты проблемы становления гормональной регуляции в пренатальном развитии.— Онтогенез, 5, 557—567.
- Zagrow M. X., Philpott J. E., Denenberg V. H. 1970. Corticosterone passes from mother to young through placenta.— *Nature*, 226, 1058—1059.
- Eguchi Y. 1969. Interrelationships between the fetal and maternal hypophyseal—adrenal axis in rats and mice.— In: *Physiology and pathology and pathology of adaptation mechanisms*, London, Pergamon Press, 3—27.
- Stahl F., Dörgner G. 1966. Eine einfache spezifische routinemethode sur fluorimetrischen bestimms von unkongirten 11-hydroxicorticosteroiden in körperfüssigkeiten.— *Acta Endocrinol.*, 51, 175—185.
- Zimmerman E., Critchlow V. 1967. Effects of diurnal variation in plasma corticosterone levels on adrenocortical response to stress.— *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 125, 658—663.
- Joffe J. M. 1969. Perinatal determinants of emotionality.— *Ann. N. Y. Acad. Sciences*, 159, 668—680.

N. N. Digalo

## INFLUENCE OF THE PRENATAL HYDROCORTISON TREATMENT ON THE REACTIVITY OF THE ADULT RATS UNDER THE CONDITIONS OF THE EMOTIONAL STRESS

Repeated or single injections of hydrocortisone to the female rats (strain WAG) on the 15,5 or 17,5, but not on the 19,5 or 20,5 days of pregnancy leads to the decrease of the reaction of the hypothalamo-pituitary-adrenal system of their adult offspring under the conditions of the emotional stress.

УДК 575.148 : 599.323.4+612.017 : 612.45

Н. В. БАГИНСКАЯ

## ВЛИЯНИЕ РАННЕЙ ПОСТНАТАЛЬНОЙ СТИМУЛЯЦИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ РЕАКТИВНОСТИ ГИПОФИЗАРНО-НАДПОЧЕЧНИКОВОЙ СИСТЕМЫ У КРЫС РАЗНЫХ ЛИНИЙ

Применение стрессирующих воздействий в период раннего постнатального онтогенеза у крыс существенно меняет их реактивность к стрессорным раздражителям [1, 2]. Ежедневное отсаживание крысят

из гнезда в индивидуальные ящики на 3 мин — так называемый хэндинг (*handling*) — с 1-го по 21-й день жизни вызывает увеличение гормонального ответа на раздражение электрическим током у взрослых животных [3, 4], одновременно у этих животных по сравнению с контрольными крысами наблюдается ослабленный подъем уровня кортикостероидов в условиях теста «открытого поля» [5] или при пересадке в новую клетку [6].

В работах, посвященных изучению эффектов ранней стимуляции, использовались крысы самых разных линий, однако нам не известны работы, где проводилось бы сравнение эффектов ранней стимуляции, полученных на разных генотипах. Можно ожидать, что стрессорные воздействия в раннем онтогенезе будут оказывать неодинаковое влияние на уровень адренокортиkalной реактивности в зависимости от генетических особенностей организма. Цель данной работы — изучение роли генетических факторов при изменении функционирования гипофизарно-надпочечниковой системы под влиянием ранних постнатальных воздействий.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на самцах и самках крыс линий Спрейг-Даули и Вистар. С первого дня после рождения крысят попомети относили к контрольной или экспериментальной группе. Размер помета ограничивали 6—8 крысятами. Экспериментальную группу в течение первых 16 дней жизни подвергали ежедневному хэндингу: вынимали из гнезда, помещали в индивидуальные ящики и через 3 мин возвращали в материнскую клетку. Контрольных животных не подвергали никаким экспериментальным воздействиям. На 21-й день жизни крысят отсаживали от матери, и до 5—6-месячного возраста животные находились в стандартных условиях вивария. Самцов и самок содержали раздельно, начиная с двухмесячного возраста. За неделю до начала эксперимента крыс рассекали в одиночные клетки.

Все исследования на животных проводили между 10 и 12 ч утра. Изучали гормональную реакцию животных на эмоциональный стресс. Крысу помещали в тесный домик, где подвижность животного была резко ограничена, выдерживали в нем в течение 30 мин и брали 1 мл крови из кончика хвоста. Кровь с одной каплей гепарина сразу же центрифугировали и в полученной плазме определяли концентрацию 11-оксикортикоステроидов (11-окс). Через неделю после стресса животных забивали мгновенной декапитацией, взвешивали их надпочечники и брали 1 мл крови для определения фонового уровня 11-окс в плазме. Надпочечники крыс инкубировали в растворе Кребса-Рингера с глюкозой в среде 95%  $O_2$  и 5%  $CO_2$  при температуре 37°C. Через 1,5 ч инкубации в среде определяли концентрацию 11-окс, а надпочечники переносили в свежую среду для продолжения инкубации. Так как надпочечники от одной крысы находились в разных пробирках, добавив к одному из них стандартную дозу АКТГ (10 мЕ на 1 мг веса надпочечника), можно было судить об их реактивности. Концентрацию 11-окс в плазме и инкубатах определяли флуориметрическим методом [7] на флуориметре «Спекол».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты представлены в таблице. У крыс линии Спрейг-Даули и самцов Вистар хэндинг не изменяет базального уровня функционирования гипофизарно-надпочечниковой системы. Мы не обнаружили отличий от контроля в этих группах животных ни по уровню 11-окс в плазме, ни по продукции этих гормонов надпочечниками, ни по относительному весу надпочечников. Однако в экспериментальной группе самок Вистар был значительно увеличен вес надпочечников по сравнению с контрольной группой, хотя по концентрации 11-окс в плазме и продукции этих гормонов на 100 г веса тела эти группы не различались. У этих крыс нами была отмечена, как и ожидалось, отчетливая, хотя и недостоверная, тенденция к снижению удельной продукции 11-окс. Изменения в базальном уровне функционирования надпочечников, вызванные хэндингом, наблюдались только у самок Вистар и не были найдены в другой линии крыс.

Влияние раннего постнатального хэндинга на функционирование надпочечниковой системы у взрослых крыс

Группы животных	Базальная продукция 11-окс		Исходный уровень 11-окс в крови, мкг/100 мл	Приращение уровня 11-окс в крови после стресса, мкг/100 мл
	Относительный вес надпочечников, мг/г веса тела	мкг/мг веса надпочечников		
<b>Вистар</b>				
Контроль	0,14±0,01 (7)*	1,6±0,4 (6)	269±54 (6)	13,2±3,6 (6)
Опыт	0,13±0,012 (7)	2,5±0,6 (6)	189±42 (6)	13,9±2,5 (6)
<b>Самцы</b>				
Контроль	0,23±0,016 (8)	5,3±0,6 (5)	129,8±5,5 (5)	140±39 (5)
Опыт	0,28±0,012 (8)	3,9±0,5 (8)	110,3±18,1 (8)	155±9 (8)
<b>Спрейг-Даули</b>				
Контроль	0,12±0,008 (6)	3,1±0,6 (6)	44,2±8,2 (6)	151±37 (6)
Опыт	0,14±0,007 (11)	3,5±0,5 (7)	52,7±8,4 (7)	158±7 (7)
<b>Самки</b>				
Контроль	0,27±0,008 (8)*	3,7±0,4 (8)	97,1±9,3 (8)	202±37 (7)
Опыт	0,27±0,012 (11)	2,7±0,5 (11)	78,6±15,3 (11)	142±17 (11)

П р и м е ч а н и е. Звездочка отмечена достоверное отличие экспериментальной группы от контрольной ( $p < 0,05$ ); в скобках дано количество животных.

Таким образом, генетические особенности животных могут играть определенную роль в реакции гипофизарно-надпочечниковой системы на хэндлинг.

Изменение гормональной реакции на стресс, полученное в результате ранней стимуляции, было найдено только у самцов Вистар, причем подъем уровня 11-окс в плазме после стресса в экспериментальной группе был значительно ниже, чем в контрольной. В другой линии крыс, а также у самок Вистар контрольная и опытная группы не различались по этому показателю.

Поскольку у самцов Вистар периферические звенья гипофизарно-надпочечниковой системы (базальный уровень 11-окс в плазме, продукция 11-окс надпочечниками, реакция на АКТГ и относительный вес надпочечников) не были изменены под действием хэндлинга, то причину изменения реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы следует искать на уровне центральных механизмов управления этой системой.

Подтверждают этот вывод и результаты влияния ранней постнатальной стимуляции на развитие головного мозга крыс [8]. Ранний постнатальный хэндлинг ускоряет созревание адренокортиkalной реакции на стресс [9], хотя надпочечники новорожденных крысят уже являются функционально зрелыми [10].

Изменения реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы крыс под влиянием хэндлинга носят противоречивый характер. Так, по литературным данным, крысы трех линий, подвергнутые хэндлингу, отвечают пониженной гормональной реакцией на стимул типа «новизна обстановки» [5, 6, 11]. Однако при стимуляции электрическим током в качестве стрессирующего воздействия эффекты, полученные на разных линиях животных, не совпадали. С. Левин [3] в 1962 г. показал, что ранний постнатальный хэндлинг повышает гормональную реакцию на электрический ток у взрослых самцов крыс линии Спрэйг-Даули. Позднее этот вывод был подтвержден на крысах линии Вистар [4], однако временная модель реакции у них отличалась от таковой у крыс линии Спрэйг-Даули. Результат, противоположный С. Левину, получил Адер [12] при изучении крыс линии Чарльз-Ривер. По-видимому, эффект ранней постнатальной стимуляции на реактивность гипофизарно-надпочечниковой системы у взрослых животных определяется, с одной стороны, характером стрессорного воздействия, а с другой, генетическими особенностями животного. Отметим еще работу Вайнберга и Левина [13], показывающую важность учета генетических различий при изучении эффектов ранней стимуляции. В этой работе изучалось влияние раннего постнатального хэндлинга на реактивность к стрессорным воздействиям у крыс, полученных при скрещивании линий Спрэйг-Даули и Лонгл Эванс. Было показано, что в условиях обучения активному избеганию хэндлинг неодинаково влияет на адренокортиkalную реактивность этих гибридов: у самок наблюдалось снижение гормональной реакции, а у самцов менялась временная модель реакции, но не ее величина.

Полученные нами результаты свидетельствуют о важной роли генотипа как фактора формирования эффектов ранних воздействий. При изучении влияния ранней стимуляции на гетерогенную популяцию животных этот фактор будет вносить дополнительную изменчивость в полученные результаты. Если же изучаются чистые линии животных, то при сравнении результатов необходимо учитывать возможность существования противоположных эффектов для разных генотипов.

## ВЫВОДЫ

1. Ранний постнатальный хэндлинг способен изменить как базальный уровень функционирования гипофизарно-надпочечниковой системы, так и реактивность этой системы у взрослых крыс.

2. Характер влияния ранней стимуляции на гипофизарно-надпочечниковую систему у крыс определяется генетическими особенностями животного.

3. Изменение стрессорной реактивности у самцов крыс линии Вистар под влиянием ранней стимуляции происходит не за счет изменений в функционировании периферических звеньев гипофизарно-надпочечниковой системы, а определяется центральными механизмами.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/XII 1977

## ЛИТЕРАТУРА

1. Denenberg V. H. 1964. Critical periods, stimulus input and emotional reactivity: a theory of infantile stimulation.— *Psychol. Rev.*, 71, 335—340.
2. Ader R. 1968. Effects of early experience on emotional and physiological reactivity in rat.— *J. comp. and physiol. Psychol.*, 66, 264—268.
3. Levine S. 1962. Plasma-free corticosteroid response to electric shock in rats stimulated in infancy.— *Science*, 135, 3506, 795—796.
4. Haltmeyer G. C., Denenberg V. H., Zarow M. X. 1967. Modification of plasma corticosterone response as a function of infantile stimulation and electric shock parameters.— *Physiol. Behav.*, 2, 61—63.
5. Levine S., Haltmeyer G. C., Karas G. G., Denenberg V. H. 1967. Physiological and behavioral effects to infantile stimulation.— *Physiol. Behav.*, 2, 55—59.
6. Ader R., Grotz L. J. 1969. Effects of early experience on adrenocortical reactivity.— *Physiol. Behav.*, 4, 303—305.
7. Панков Ю. А., Усватова А. И. 1965. Флуорометрический метод определения 11-окс в плазме периферической крови.— В кн.: Методы исследования некоторых гормонов и медиаторов. М., с. 137—145.
8. Shapiro S. 1971. Influence of hormonal and environmental stimulation on brain development.— *Proc. Int. Soc. Psychoneuroendocrinology*, Brooklyn, 1970, pp. 63—73.
9. Levine S., Mullins R. F. 1966. Hormonal influences on brain organization in infant rats.— *Science*, 152, 3729, 1585—1592.
10. Bartova A. 1968. Functioning of the hypothalamo—pituitary-adrenal system during postnatal development in rats.— *General and Comp. Endocrinol.*, 10, 235—239.
11. Levine S. 1967. Maternal and environmental influences on the adrenocortical response to stress in weanling rats.— *Science*, 156, 3772, 258—260.
12. Ader R. 1970. The effect of early experience on the adrenocortical response to different magnitudes of stimulation.— *Physiol. Behav.*, 5, 837—839.
13. Weinberg J., Levine S. 1977. Early handling influences on behavioral and physiological responses during active avoidance.— *Developmental Psychobiology*, 10, 161—169.

N. V. Baginskaya

## INTERRELATIONSHIP OF INFANTILE STIMULATION AND THE GENOTYPE IN DETERMINATION OF ADRENAL REACTIVITY IN RATS

The effect of early handling in the first 16 days of life had been studied in rats of two strains: Wistar and Sprague-Dawley. Resting level of 11-OHCS secretion, relative adrenal weight, adrenal reaction to ACTH, phone and stress level of 11-OHCS in plasma have been registered. It was found that handling can act to the adrenocortical reactivity and basal adrenal secretion and these effects depend on the genotype. Corticosteroid response to stress was found to be smaller in handled Wistar males. There was an adrenal weight increasing in Wistar females after handling. In Sprague-Dawley rats, the handling had not any effect on indices under study. The conclusion is that, in works on effect of early stimulation, it is important to take into account genetic differences.

Б. Ф. БЕЛЫШЕВ, А. Ю. ХАРИТОНОВ

**О ДВУХ ИСКОПАЕМЫХ СТРЕКОЗАХ (INSECTA, ODONATA)  
С ВЕРХОВИЙ Р. ВАСЮГАН**

При археологических раскопках, проводимых Ю. Ф. Кирюшиным в 1975 г. в верховьях р. Васюган (правый приток Оби), на глубине около 0,5 м были найдены целые крылья двух видов стрекоз. Сохранность материала удивительная, не исчезла даже желтая окраска на крыловой пластинке и бурая птеростигмы. Крылья находились под черепками керамического сосуда. Возраст захоронения около 3500 лет.

Определение такого материала не вызывает затруднения.

1. *Sympetrum flaveolum* L. Переднее крыло с хорошо развитыми базальным и узелковым желтыми пятнами. Птеростигма бурая.

2. *Aeschna squamata* Müll. Переднее крыло. Отсутствует базальная часть. Крыло затенено буровато-дымчатым налетом, как это часто бывает и у современных стрекоз этого вида. Жилкование обнаруживает общие признаки вида, но в треугольнике имеется недве, как на эталоне в нашем определителе \*, а три пересекающих жилки, одна из которых расположена в нижнем углу. Костальная жилка вся светлая, как и у всех экземпляров имеющейся у нас серии современных стрекоз этого вида.

Экземпляры ископаемых крыльев хранятся в одонатологической коллекции Зоологического музея Биологического института СО АН СССР.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
20/1 1978

B. F. Belyshev, A. Yu. Haritonov  
**ON TWO FOSSIL DRAGONFLIES (INSECTA, ODONATA)  
FROM UPPER REACHES OF THE VASYUGAN.**

This article deal with find the fossil wings of two species of dragonflies: *Sympetrum flaveolum* L. and *Aeschna squamata* Müll. The wings were found in the time of archaeological excavations in upper reaches of the Vasyugan at a depth of 0,5 metre under crocks of ceramic vessel. The age of the find about 3500 years.

УДК 631.46.51

И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ

**МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ В ПОЧВАХ  
АЭРОБНЫХ АЗОТФИКСИРУЮЩИХ МИКРООРГАНИЗМОВ**

Для исследования распространения в почвах аэробных азотфиксиирующих микроорганизмов обычно предпринимается длительная и трудоемкая работа.

\* Белышев Б. Ф., Харитонов А. Ю. 1977. Определитель стрекоз по крыльям (роды Бореального фаунистического царства и сопредельных земель, виды фауны СССР). Новосибирск, «Наука», 398 с.

Проводится посев почвенной суспензии на твердую среду Эшби или на ее вариант — среду Мишустиной, 1955). В результате вырастает большое число колоний олигонитрофильных микроорганизмов, среди которых имеются азотфикссирующие и не фиксирующие азота виды.

Для того чтобы определить численность азотфиксаторов, требуется пересев многих колоний в пробирки со средой, выделение микроорганизмов в чистую культуру и последующее определение способности к азотфиксации. Различные микроорганизмы проявляют эту способность в разных условиях (особенно существенные значения  $pO_2$  и химический состав источника углерода), поэтому приходится еще и экспериментально подбирать эти условия. Проводится очень много «бесполезной» работы, так как анализ подвергается большое количество неазотфикссирующих культур. И, самое главное, при этом собственно учета численности азотфиксаторов все же не проводится, так как все колонии подобными методами проверить невозможно, особенно при массовых анализаах.

Нами была предпринята попытка разработать такую методику, которая бы облегчила учет азотфикссирующих форм уже на первых этапах их выделения из почвы.

Свойство некоторых колоний типичных сапрофитов, растущих на средах, содержащих азот, давать положительную реакцию с нингидрином было использовано Балицкой для предварительного отбора штаммов продуцентов аминокислот [2].

Однако нингидрин может давать положительную реакцию не только с аминокислотами, но и с другими соединениями азота (аминокислотами первичными и вторичными аминами, солями аммония, белками и др.). Эту реакцию можно использовать и для определения смеси азотных соединений, которые накапливаются в популяциях микроорганизмов (в обсуждаемом случае — колонии микроорганизмов).

В ходе различных экспериментов нами было выявлено, что такую реакцию могут давать колонии, вырастающие при посеве почвенной суспензии и на безазотистые среды. Это дало основание для двух предположений: накопление колониями азота может происходить либо за счет абсорбции микроорганизмами следов соединений азота, находящихся в применяемой нами среде, либо за счет фиксации азота атмосферы. Предположения проверялись экспериментально.

Был проведен посев почвенной суспензии на среду Мишустиной (3-е разведение). После 7 дней инкубации методом Ледебергов [3] были сделаны 2 реплики. (В отличие от Ледебергов мы использовали не бархат, а стерильную фильтровальную бумагу).

Одна реплика использовалась для выявления колоний, образующих нингидрин-положительные пятна, другая — для выделения в культуру и определения азотфикссирующей способности (изотопным и ацетиленовым методом на жидкой среде Федорова — Калининской, [4]).

Было проверено 100 колоний бактерий, давших пятна менее 2 мм с не очень интенсивной окраской, и 106 колоний, образующих пятна свыше 2 мм или менее (до 1 мм), но интенсивно окрашенных.

В первой серии опытов к азотфиксации оказались способными только 2 культуры, во второй — 98. Следовательно, в первом случае мы имеем культуры, не способные к фиксации азота (по крайней мере, при росте на применяемой нами среде), и поэтому их можно не учитывать при подсчете азотфиксаторов.

Во втором случае, культуры представлены в основном азотфикссирующими формами, и поэтому, подсчитав крупные пятна, можно получить число азотфиксаторов, выросших на данной чашке. Таким образом, были получены предварительные данные о численности азотфиксаторов в различных почвах Сибири [5].

Но, поскольку среди колоний, дающих крупные пятна, встречаются формы и не обладающие этой функцией, требовалось введение поправ-

Численность аэробных азотфиксаторов в различных почвах  
Западной Сибири (в тыс. на 1 г сухой почвы, июнь — июль  
1977 г.)

Почвы	Средняя численность азотфиксаторов	Нижняя доверительная граница	Верхняя доверительная граница
Подзолы . . . . .	23,0	21,5	24,2
Подзолистые . . . . .	40,5	37,8	42,7
Светло-серые лесные . . . . .	170,2	159,1	179,4
Серые лесные . . . . .	220,8	206,4	232,8
Темно-серые лесные . . . . .	322,0	301,0	339,5
Черноземы оподзоленные . . . . .	193,2	180,6	203,7
Черноземы выщелоченные . . . . .	386,4	361,2	407,4
Черноземы южные . . . . .	170,2	159,1	175,7
Каштановые . . . . .	110,4	103,2	116,4

вочного коэффициента. Данные, полученные для колоний, давших пятна выше 2 мм или от 1 до 2 мм с интенсивной окраской, были подвергнуты статистической обработке: был сделан подсчет доверительных интервалов с помощью ф-преобразования. Подсчет показал, что доля азотфиксаторов среди культур, дающих крупные и с интенсивной окраской нингидриноположительные пятна, составляет значительную величину:  $p=0,92$ , с границами доверительных интервалов:  $p_1=0,86$  и  $p_2=0,97$  (на 95%-ном уровне значимости).

На основании выполненных исследований можно предложить следующую методику определения учета аэробных азотфиксаторов, развивающихся в почвах.

Делается посев суспензии почвы (обычно третье разведение) на агаризированную среду Мишустиной. После 7 дней инкубации в термостате, когда вырастут достаточно четко дифференцированные колонии, на поверхность чашки накладывают диск стерильной хроматографической бумаги, вырезанной по размеру чашки, и выдерживают в течение одного часа. После этого диск снимают, высушивают и обрабатывают 0,5%-ным раствором нингидрина в ацетоне.

После проявления нингидрином диски хроматографической бумаги подсушивают в сушильном шкафу при 60°C в течение 30 мин и подсчитывают пятна (величиной выше 2 мм и от 1 до 2 мм с интенсивной окраской), затем делается пересчет на 1 г сухой почвы.

Так как среди колоний, дающих крупные пятна, не все азотфиксаторы, то для получения более точных данных необходимо умножить полученное число на найденные нами коэффициенты:  $p=0,92$  (средняя доля азотфиксаторов),  $p_1=0,86$  (нижнее значение доли),  $p_2=0,97$  (верхнее значение доли). Тем самым соответственно получается средняя численность азотфиксаторов и нижняя и верхняя границы 95%-го доверительного интервала для нее.

Приведенные в таблице данные, хотя и отличаются от опубликованных ранее (благодаря другим срокам взятия почвенных образцов и введению коэффициентов), четко подтверждают установленную закономерность увеличения числа азотфиксаторов по генетическому ряду почв: подзолы, подзолистые, серые лесные, черноземы.

Предлагаемая методика вполне применима не только при сравнительно-географическом методе исследования почв, что экспериментально доказано в модельных опытах с растительными остатками (о результатах которых будет сообщено в последующих публикациях).

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
19/XII 1977

ЛИТЕРАТУРА

- Мишустина И. Е. 1955. Олигонитрофильные микроорганизмы почвы.— Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, вып. 4, с. 110—125.
- Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов. 1966. М., Изд-во МГУ. 216 с.
- Ledeberg J., Ledeberg E. Replica plating and indirect selection of bacterial mutans.— J. Bact. 1952, 63, 399—406.
- Федоров М. В., Калининская Т. А. 1959. Азотфикссирующая активность смешанных культур олигонитрофильных микроорганизмов.— Микробиология, 28, вып. 3, с. 343—357.
- Клевенская И. Л., Бакадорова Л. В. 1977. Биологические и экологические аспекты фиксации азота почвенными микроорганизмами.— В кн.: Проблемы сибирского почвоведения, Новосибирск, «Наука», с. 186—200.

I. L. Klevenskaya

DETERMINATION OF NUMBER OF SOIL AEROBIC NITROGEN-FIXING MICROORGANISMS

The method is suggested for counting of freely living nitrogen fixators that are widely spread in soils and other natural substrates. The method is based on calculation of ninhydrin-positive spots with intensive coloration when diameter is from 1 to 2 mm and any coloration when diameter is more than 2 mm, the procedure in question is done after chromatography of the colonies growing in nitrogen-free medium after inoculation of soil suspension.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Д. Агакишиев, Д. Бабаев, Т. Б. Базаирова, Г. И. Коваленко. Стимуляция и торможение физиологических процессов тонковолокнистого хлопчатника. Под ред. акад. О. Н. Мамедианова. Ашхабад, «Ылым», 1976, 205 с.

Монография посвящена исследованию влияния синтетических регуляторов роста на физиологические процессы и урожай тонковолокнистого хлопчатника. Среди целого ряда работ по действию стимуляторов роста таких всесторонних, посвященных одной культуре, тем более настолько важной единице. Это определяет ее значимость.

Действие стимуляторов роста возможно только в случае, если все прочие факторы процесса новообразования структуры, лежащих в основе ростовых процессов, не ограничивают его. Если ограничителями роста являются несоответствующие требованиям культуры температура, влажность, содержание минеральных соединений в почве, то действие стимуляторов оказывается незначительно, часто искажено, либо вовсе отсутствует. Нужно отчетливо представлять себе, какова же обстановка при возделывании тонковолокнистого хлопчатника в Туркмении, в зоне Каракумского канала. Можно утверждать, что в прохождении его онтогенеза имеется несколько сложных периодов, «сухих мест», связанных с метеорологическими, погодными условиями в сухих субтропиках Средней Азии. Стремление к раннему созреванию сопряжено с опасностью действия пониженных температур, переувеличения, грибной инфекции. Торможение роста, выпады при этом неизбежны. В конце весны, в течение всего лета и начала осени действует мощный тепловой «пресс», который не всегда можно устранить поливом. Обязательное следствие — торможение роста, ускоренное развитие в ущерб продуктивности. На смену длительного торможения роста приходит осенняя волна роста вследствие снижения температуры, поддерживаемой влажности почвы и часто избыточного азотного удобрения. Поздний рост ведет к запоздалому развитию, формированию семян в несоответствующих созреванию условиях температуры, влажности, радиации. В результате низкое качество семян и волокна. Очень часто к этим неблагоприятным факторам присоединяется еще и засоление почвы.

В этой сложной обстановке нужно определить возможности и роль регуляторов роста. Если все ограничители роста в совокупности все же не подавляют его полностью и имеется суточный периодизм роста, то введение синтетических регуляторов активизирует его и через эту активизацию возможно лучшее приспособление растений к неблагоприятным условиям. Следовательно, роль стимуляторов двоякая — стимуляция и адаптация. Применение хлоролинхлорида оправдано в смысле своевременного торможения роста вегетативных органов и усиления физиологической активности органов плодоношения. По-видимому, исходя из этих соображений авторы и исследовали весь комплекс соединений.

Краткое введение знакомит с современным состоянием изучения проблемы стимуляции и действия синтетических регуляторов роста. Гл. I посвящена изучению сравнительного действия группы синтетических стимуляторов роста, доз, способов введения в ткань. Определены дозы и соединения, вызывающие несомненный стимуляционный эффект. Он прослеживается по увеличению поступления воды, интенсификации дыхания, активности каталазы, пероксидазы, повышению содержания аскорбиновой кислоты, углеводов, азота. При этом увеличивается содержание в тканях эндогенных стимуляторов и уменьшается — ингибиторов роста. В итоге идет увеличение роста над- и подземных частей растения, различие в конечных хозяйственных эффектах. Материал этой главы интересен. Он еще раз убеждает в возможности широкого манипулирования, достижения разнообразных эффектов, где стимуляция роста только начальное звено превращений. Следует только иметь в виду, что полученные выводы в какой-то мере относительны и связаны с конкретными условиями. Поэтому эти выводы следует в дальнейшем уточнять, усреднять в зависимости от особенностей погоды, качества семян, удобрений и др. с учетом двойкой роли стимуляторов в экстремальных условиях.

В гл. II авторы описывают влияние препарата Ш-8 (по своему химическому строению близкого к ауксинам) на различном фоне минерального питания хлопчатника. Мысль

авторов о зависимости стимуляционного эффекта от уровня почвенного питания очень верная. С другой стороны, эффективность различных доз удобрений в климатических условиях Туркмении нельзя рассматривать вне учета действия неблагоприятных факторов: действия повышенной температуры и засоления. Поэтому, если в зоне относительно благоприятных условий повышенный фон удобрений всегда дает какую-то прибавку, то в экстремальных условиях такое повышение может действовать отрицательно. И это потому, что не только рост зависит от количества и состава удобрений, но и потребность в удобрениях зависит от интенсивности роста, ограниченной какими-то другими условиями. Отсюда неизбежны не всегда объяснимые результаты в опытах авторов. Так, на с. 81 авторы утверждают, что «чем выше фон питания, тем рациональнее использование для стимуляции растений более слабых доз препарата и наоборот». Авторы считают, что на высоком фоне питания растения обеспечены собственными регуляторами роста, поэтому на бедном фоне отзывчивость на синтетические регуляторы роста возрастает. Это явление можно трактовать и иначе. В температурных условиях опыта повышенный фон минерального питания (в силу указанных выше причин) оказывает сам по себе отрицательное действие, т. е. высокая концентрация соединений в почве и тканях не может быть усвоена из-за подавления фотосинтеза (полученная депрессия), логически активное соединение не может проявить своего действия и чем выше концентрация удобрений и стимулятора, тем больше суммируется их отрицательное действие. Жаль, что авторы не ввели в схему вариант с различным фоном удобрений, но без стимуляторов роста. Интересно, что препарат Ш-8 на различных фонах удобрений стимулирует рост различных органов.

Авторы сначала рассматривают влияние препарата на рост, развитие и продуктивность, а затем — на азотный, фосфорный, углеводный, аминокислотный обмен, содержание пигментов, эндогенных регуляторов роста. Целесообразно поменять эти разделы местами. В конце главы анализируется действие смеси препарата Ш-8 с удобрениями при поверхностном (через опрыскивание) введении в ткани хлопчатника. Такой путь введения показал довольно устойчивую по вариантам прибавку урожая (от 10 до 38%, табл. 25). Это наблюдение требует более подробного анализа. Введение в лист небольших доз стимулятора и удобрений, т. е. непродолжительное, временное влияние, по-видимому, более соответствует максимальному проявлению эффекта стимуляции в конкретных условиях сочетания всех, главным образом термического, факторов. Длительное пребывание повышенной концентрации минеральных соединений в тканях листа опасно из-за возникновения токсического эффекта. Очень возможно, что поверхностные обработки растений будут гораздо более эффективны, чем заправка почвы повышенной концентрацией удобрений. Материал этой главы очень интересен и рекомендации производству (с. 134, IV, 2) обоснованы.

Гл. III посвящена анализу влияния препаратов группы Ш-8 на разновозрастные семена и проростки хлопчатника. Разнокачественность связана с продолжительностью хранения и крупностью семян. Представляет интерес качество семян, формирующихся на поздних осенних побегах. Семена разной крупности и продолжительности хранения отличаются всхожестью, энергией прорастания, интенсивностью роста корня, содержанием органических, аминокислот, фенольных соединений. Чем дольше срок хранения семян, тем больше ингибиторов в корнях и меньше в семядолях, и наоборот. Закономерности такого распределения хотелось бы знать. Стимулятор роста, как правило, повышает содержание органических кислот и повышает содержание углеводов в проростках. В результате обработки разнокачественных семян препаратом Ш-23 повышается урожай и доля раскрытых коробочек хлопчатника.

Гл. IV посвящена регулированию жизненных процессов хлопчатника с помощью хлоролинхлорида (сокращенно CCC или препарат ТУР). Авторов заинтересовала возможность использования хлоролинхлорида, как средства снижения потребности хлопчатника в воде и повышения жароустойчивости. Это направление заслуживает внимания и одобрения, так как основной неблагоприятно действующий фактор в условиях Туркмении — высокая температура и нарушение из-за ее влияния водообмена. Хлоролинхлорид увеличивает накопление сырой массы при недостаточной (40%) и нормальной (70%) влажности почвы, но при обработке в фазу бутонизации и цветения. На выходе же хлопка-сырца обработка особенно в фазу бутонизации сказалаась отрицательно. Правда, это отмечено при использовании 0,2%-ной концентрации CCC. Меньшие концентрации (0,01, 0,05%) и в те же фазы развития не оказали влияния на число и вес сохранившихся коробочек, раскрытых и нераскрытых. Урожай хлопка-сырца несколько повысился в варианте опрыскивания в фазу цветения концентрацией CCC в 0,01% на фоне 40% влажности почвы (на 11%) и более значительно на фоне 70% влажности (на 26%). Концентрации CCC 0,01 и 0,05% при обработке в фазы бутонизации и цветения создают повышенную общую водонепроницаемость листьев за счет слабо связанных водами, сниженную сосущую силу тканей листьев. CCC действует на количество плодоэлементов. При применении CCC в фазу созревания (0,1, 0,2, 0,3, 1,0%) получено ускорение открытия коробочек, что ведет к увеличению доли первых сборов и уменьшению курачного сбора хлопка-сырца. На величину общего урожая применение CCC не оказалось заметного влияния (табл. 50). Авторы исследовали влияние CCC на прорастание семян, физиологические процессы хлопчатника. Показано, что слабые концентрации CCC стимулируют прорастание семян и синтез хлорофилла, накопление сахаров в листьях. Наиболее интенсивное

ресным представляется вывод, что осенняя обработка растений ССС приводит к торможению роста верхушек побегов, а это влечет за собой ускорение созревания урожая.

Книга завершается заключением, списком литературы в 340 названий (из них 65 на иностранных языках) и приложениями в виде 42 таблиц, отпечатанных на ротапринте.

Авторами проделана очень большая экспериментальная работа на мало исследованной и цениой культуре тонковолокнистого хлопчатника в условиях Туркмении. В целом показана возможность широкого маневрирования, получения разнообразных эффектов в зависимости от состава, концентрации смесей, способов обработки, фазы и физиологического состояния растений. Очень важно при дальнейших исследованиях считаться с основными ограничивающими рост растений факторами в условиях Туркмении. На начальных этапах культуры обработка семян стимуляторами роста может уменьшить отрицательное влияние разнокачественности семян, ускорить всходы, стимулировать рост даже при не совсем благоприятных условиях, облегчить адаптацию молодых растений к низким температурам, переувлажнению и др. Возможно, что в этих почвенно-климатических условиях скажется положительно и некоторое торможение роста при применении хлорхолинхлорида. На следующем этапе онтогенеза при длительном действии избытка тепла стимуляторы роста могут поддержать рост и облегчить адаптацию к перегреву. Применение хлорхолинхлорида в фазу бутонизации и цветения трудно обосновать. Гораздо важнее на завершающем этапе онтогенеза остановить с помощью ССС ростовые процессы, усилить конкурентоспособность коробочек, ускорить процесс созревания семян и волокна.

Монография не лишена некоторых недостатков. Обоснование применения стимуляторов и ингибиторов роста на хлопчатнике в конкретных условиях Туркмении не выражено достаточно четко. Не сформулированы главнейшие практические выводы. Не совсем удачна редакция материала. Однако, несомненно, это трудоемкое нужное исследование, в котором убедительно показаны возможности управления физиологией, морфогенезом, количеством и качеством урожая тонковолокнистого хлопчатника при применении регуляторов роста, т. е. совершенствования существующей агротехники его возделывания в Туркмении.

В. Ф. Альтергот

## ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-кор. М. Ф. Жуков

Заместитель главного редактора д-р физ.-мат. наук В. Г. Дулов

### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-кор. И. А. Терсов, д-р биол. наук  
В. Ф. Альтергот, чл.-кор. А. С. Исаев, акад. Д. К. Беляев, д-р с.-х. наук  
Р. В. Ковалев, д-р биол. наук И. Ю. Королевичинский (ответственный  
секретарь), чл.-кор. Ф. Э. Реймерс, д-р биол. наук Р. И. Салганик, канд.  
биол. наук Б. С. Юдин.

Адрес редакции: 630099, Новосибирск, 99, ул. Советская, 18,  
комн. 331, тел. 22-00-44.

Редактор И. Н. Стригун

Художественный редактор Э. С. Филонычева

Технический редактор Н. М. Бурлаченко

Корректоры К. Н. Сергеева, А. М. Карташин

Сдано в набор 22.05.78 г. Подписано к печати 07.08.78 г. МН-10277. Формат 70×108<sup>1/16</sup>. Бумага  
машиномелованная. Высокая печать. Услови. печ. л. 13,3. Уч.-изд. л. 13,4. Тираж 1610 экз.  
Заказ № 156.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099. Новосибирск, 99, Советская, 18.  
4-я типография издательства «Наука», 630077. Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

УДК 581.522.4.(571.6)

Интродукция растений в Сибири за 60 лет Советской власти. Соболевская К. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Кратко излагаются исторические предпосылки развития интродукционных исследований в Сибири, начиная с создания первых плодовых и декоративных садов на Алтае и организации ботанического сада в конце прошлого столетия в Томске. Показано последовательное возникновение ботанических садов и опытных станций в первые годы существования советского государства и активное развитие интродукционных центров при высших учебных заведениях и при филиалах Академии наук СССР. В статье освещены итоги деятельности ботанических садов Сибири за 60 лет Советской власти: богатство живых коллекций, диапазон их географического происхождения, печатная продукция и достижения в теории и практике обогащения культурной флоры новыми формами полезных растений. Табл. 1, схема 1, библ. 64.

УДК 634.0.9

Основные итоги исследований лесов Сибири. А. И. Бузыкин. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Освещены результаты изучения лесов Сибири за последние 10 лет (1968—77 гг.). Отражены наиболее крупные работы по лесоведению, лесоводству, дендрологии, лесной таксации, лесному ресурсоведению, экологии лесных систем, дистанционным методам изучения лесных территорий; сезонному развитию лесов, лесной пирологии, экономике использования и воспроизводства лесных ресурсов. Отмечен ряд монографий, содержащих результаты многолетних комплексных исследований отдельных районов Сибири. Подчеркивается крупный вклад науки в практику рационального использования и восстановления лесов Сибири. Библ. 59.

УДК 577.170.49 : 631.4(571.1)

Микроэлементы в почвах Зауральской лесостепи. Ильин В. Б. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Показано распределение микроэлементов в почвенном покрове и в профиле основных почв региона. Высказаны соображения о перспективах использования микроудобрений в сельском хозяйстве. Табл. 3, библ. 6.

УДК 631.425.2+631+427.43+631.432.2

О связи давления почвенной влаги с почвенно-гидрологическими константами. Шугалей Л. С., Яшихин Г. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

На целининых и окультуренных темно-серых лесных почвах Кемчугской повышенности определялись почвенно-гидрологические константы ВЗ, ВРК, НВ, ПВ. На прессах конструкции Ричарда определена зависимость между давлением почвенной влаги и влажностью почвы в образцах ненарушенного строения. Установлено соотношение между почвенно-гидрологическими константами и соответствующим давлением почвенной влаги. Обсуждаются возможные причины вариации этих соотношений. Табл. 2, библ. 13.

УДК 581.573.4 : 543.514 : 543.422

Некоторые компоненты летучих фитоорганических продуцентов лесных массивов. Степень Р. А., Конев В. А., Хребтов Б. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Получены данные по качественному составу летучих фитоорганических продуцентов, находящихся в атмосфере светлохвойных лесов. Показано, что большинство из них относится к терпеноидным производным. Часть компонентов идентифицирована. Выделение органической фракции из воздуха проведено адсорбционным способом, анализ — методами газожидкостной хроматографии и ИК-спектроскопии. Рис. 1, библ. 5.

УДК 581.522(571.66)

Структура ассимиляционного аппарата доминантов камчатского крупнотравья. Морозов В. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Рассмотрены особенности геометрической структуры доминантов крупнотравных лабазниковых сообществ на Камчатке. Показано пространственно-временное распределение фитоэлементов крупнотравья в различных условиях местообитания. Установлено, что архитектоника доминантов сообществ изменяется в зависимости от условий экотопа, приобретая оптимальные свойства. Сделано заключение о совершенстве структуры ассимиляционного аппарата растений по отношению к приходящим потокам солнечной радиации. Рис. 4, библ. 8.

УДК 581.13 : 581.524(571.66)

Фотосинтетическая деятельность крупнотравных сообществ на Камчатке. Морозов В. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

В работе рассматриваются некоторые аспекты фотосинтетической деятельности камчатского крупнотравья, приводятся материалы о радиационном режиме и использовании энергии ФАР травостоями в условиях различной водообеспеченности.

Исследован приход фотосинтетически активной части солнечного спектра к растительности на Камчатке, ее пространственно-временное распределение в крупнотравных сообществах в зависимости от геометрической структуры ценозов и условий местообитания. Изучена зависимость интенсивности производственных процессов доминантов от условий радиации и структуры ценозов. Анализируется эффективность травостоя в производстве органического вещества и дается энергетическая оценка их биологической продуктивности.

Установлено, что КПД крупнотравья на Камчатке значительно превышает производительность некоторых агроценозов. Показано, что фотосинтетическая деятельность фитоценозов на Камчатке не всегда лимитирована световым фактором. Рис. 1, библ. 14.

УДК 597.0/5-11

К биологии размножения телецкого сига. Волгин М. В., Жданов В. П. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Приводятся морфологические данные Телецкого озера (длина, ширина, глубина), минерализация вод, температурный режим в преднерестовый период и во время размножения сига. Изучалась среда обитания и условия размножения телецкого сига, его размерный состав, вес, половая структура и плодовитость самок. Табл. 4, библ. 6.

УДК 582.24/28.2.2

Действие фитонцидов некоторых растений на мускардиновые грибы. Т. К. Кальвиш. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Исследовано действие фитонцидов зеленых листьев 12 видов растений на прорастание спор и рост мускардиновых грибов *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *B. brongniartii* (Sacc.) Petch., *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sor., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith, *P. fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith. Фитонциды большей части исследованных растений оказывают значительное ингибирующее влияние на прорастание спор и в меньшей степени — на рост мицелия мускардиновых грибов. Наиболее сильное угнетение вызывают фитонциды черемухи обыкновенной, тополя черного, осины и сосны обыкновенной. Тканевые гомагенаты листьев яблони домашней и облепихи крушиновидной содержат вещества, стимулирующие рост грибов. Табл. 1, библ.

УДК 595.768.24

Фенология короеда-дendroctona на юге Западной Сибири. Коломинец Н. Г., Богданова Д. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

В течение трех лет в Новосибирской и Томской областях исследовались жизненный цикл и продолжительность всех фаз онтогенеза короеда *Dendroctonus micans* Kugel. (*Coleoptera, Iidae*). Установлена двухлетняя генерация насекомого и дано ее географическое изображение. Рис. 3, библ. 8.

**Экология лугового мотылька (*Loxostege sticticalis* L.) в Западной Сибири.** Киор И. Б., Тибатина И. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 1.

Путем стационарных и маршрутных обследований пахотных угодий в хозяйствах Новосибирской области и Алтайского края изучено биотопическое распределение гусениц лугового мотылька, что важно при планировании обработок. Прослежена фенология вредителя. Данна экологическая оценка антропогенных воздействий на природу аграрных районов юга Западной Сибири. Показано, что многие крупномасштабные мероприятия, призванные существенно повысить продуктивность сельскохозяйственного производства, благоприятствуют размножению мотылька. Установлено, что в рассматриваемом регионе массовые размножения лугового мотылька сопряжены с наиболее важными в энтомологическом отношении метеорологическими элементами. Вспышки реализуются в случае выпадения значительных осадков в течение двух и более лет подряд. Табл. 3, библ. 8.

УДК 576.343 : 577.15

**Микроинъекции экзогенных матричных молекул в ацетабулярию и анализ новосинтезированных продуктов.** Беляев Н. Д., Горбунова Е. Е., Мамаева О. А., Сандакчиев Л. С. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Исследованы возможности, позволяющие использовать гигантскую одноклеточную водоросль ацетабулярию в качестве тест-системы для изучения экспрессии генетического материала. Подобраны условия, обеспечивающие выживаемость растений после проведения микроинъекций различных буферных растворов. Показано, что оптимальным является введение в клетку 0,3 мкл вещества, значительно выше, чем возможно ввести в общепринятую модель ооцит. Достигнуто ингибирование синтеза РНК в цитоплазме до 75—80% при инкубировании растений с актиномицином Д и рифампицином в течение 3 ч. Продемонстрирована стимуляция синтеза РНК и суммарных белков в растениях, инъецированных ВТМ сравнительно с контрольными. Рис. 4, библ. 8.

УДК 631.520+633.14

**Псевдосовместимость у озимой ржи (*Secale cereale* L.) Сидоров А. Н.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

На основе экспериментального материала рассматривается явление псевдосовместимости и его возможная роль в процессе формообразования.

Изучение характера озерненности 1041 индивидуального изолированного колоса 86 форм озимой ржи показало, что озерненность колосьев варьирует как в пределах одного растения, так и в пределах разных форм. Исследование корреляционной связи признака озерненности и времени изоляции колосьев показало, что коэффициент экологической корреляции ( $r_e$ ) варьирует от положительных до отрицательных значений. Группа с положительными  $r_e$  включает 573 колоса 49 форм, а с нулевыми и отрицательными  $r_e$  — 468 колоса 37 форм. По этим группам получены следующие  $r_e$ :

$$\text{I группа } r_e = 0,43 \pm 0,03^{++};$$

$$\text{II группа } r_e = -0,36 \pm 0,04^{++}.$$

Сделан вывод, что псевдосовместимость может проявляться не только в экстремальных, но и в обычных условиях вегетации, играя важную роль в процессе формообразования. Библ. 2.

УДК 575.5.612.015.3

**Серотонин и 5-оксиндолуксусная кислота мозга доместицируемых серебристо-черных лисиц в эстральном цикле.** Войтенко Н. Н., Трут Л. Н., Попова Н. К. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Определялось спектрофлюориметрическим методом содержание серотонина и основного его метаболита — 5-оксиндолуксусной кислоты — в среднем мозге, гипоталамусе, гиппокампе доместицируемых и недоместицируемых серебристо-черных лисиц в анеструсе, проэструсе, эструсе. Выявлен достоверный подъем уровня серотонина в проэструсе и спад в эструсе у недоместицируемых лисиц, и всего лишь тенденции к соответствующим изменениям у доместицируемых животных. Одновременно у доместицируемых лисиц наблюдалась тенденция к снижению уровня 5-оксиндолуксусной кислоты в проэструсе в гипоталамусе и гиппокампе, а у недоместицируемых — достоверное снижение его в гиппокампе. Доместицируемые лисицы отличались большей вариабельностью уровня серотонина. Табл. 1, рис. 3, библ. 27.

148

**Эндокринная функция гонад у самцов серебристо-черных лисиц с различными наследственно детерминированными формами оборонительного поведения.** Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Иванова Л. Н. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Работа проводилась на половозрелых самцах серебристо-черных лисиц, селекционируемых в течение ряда поколений на доместикационное, ручное поведение, и неселекционируемых по этому признаку животных с ярко выраженной агрессивной реакцией на человека.

Об эндокринной функции гонад судили по уровню тестостерона в плазме периферической крови и по продукции этого гормона семенниками в опытах *in vitro* в различные периоды репродуктивного сезона.

У самцов обеих поведенческих групп обнаружена характерная сезонная динамика уровня тестостерона в периферической плазме крови, четко коррелирующая с сезонным характером половой активности этих животных. Максимальный уровень тестостерона наблюдается в сезон размножения (январь, февраль), минимальный — вне его. В конце сезона размножения (март) уровень тестостерона в периферической плазме крови и продукция его семенниками у ручных самцов достоверно ниже, чем у недоместицированных, что свидетельствует о более раннем угасании у них активности тестостерон-продуцирующей функции семенников в пределах сезона размножения. Табл. 4, рис. 1, библ. 19.

УДК 591.147.8

**Влияние световых режимов на онтогенез гормональной функции половых желез у серебристо-черных лисиц двух генетически детерминированных типов поведения.** Н. С. Логвиненко, П. М. Красс. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Селекция серебристо-черных лисиц на доместикационные свойства поведения ведет к снижению чувствительности эндокринной функции половых желез к сигнальному значению светового фактора. Табл. 2, библ. 5.

УДК 577.213.3

**Влияние методов очистки и фрагментации ДНК с различной транскрипционной активностью на характер их денатурации.** Н. А. Дударева, В. С. Дашкевич. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Активная в транскрипции ДНК печени крыс, выделенная феноловым фракционированием, после стандартной обработки РНКазой при 37°C содержит 10—12% устойчивой к действию РНКазы РНК, которая находится в составе естественных комплексов РНК—ДНК. При изучении кинетики денатурации транскрипционно активной ДНК гибридная РНК завышает содержание повторяющихся последовательностей нуклеотидов в такой ДНК. Для удаления гибридной РНК из фрагментированной ультразвуком ДНК использовали два способа: РНКазная обработка с многократным прогревом инкубационной смеси до 80—85°C (условия частичной денатурации), с последующими кратковременными инкубациями при 37°C (1) и мягкой щелочной гидролиз в 0,3 NaOH при 37°C в течение 16 ч (2). Препараты ДНК, обработанные в таких условиях, сходны по кинетике денатурации. Оба способа приводят к полному удалению гибридной РНК и не оказывают существенного влияния на размер фрагментов ДНК, что было установлено центрифугированием в щелочном градиенте сахарозы (размер фрагментов ~5S). Рис. 2, библ. 13.

УДК 547.863.32

**Исследование фосфоролиза высокополимерных РНК водорасторимым и иммобилизованным препаратами полинуклеотидфосфорилазы *Escherichia coli*.** Кратасюк В. А., Райт А. С., Райт В. К., Салганик Р. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Изучены условия количественного фосфоролиза РНК *E. coli* и высокомолекулярной РНК из печени скота ПНФазой *E. coli*. Установлены различия в кинетике фосфоролиза этих РНК, предположительно отнесенные на счет различий в их вторичной структуре и конформации. С целью многократного использования одного и того же количества ПНФазы для превращения РНК в НДФ предложено проводить фосфоролиз в гомогенном реагенте, снабженном мембранный, проницаемой для НДФ и непроницаемой для ПНФазы. Данные модельного эксперимента могут быть использованы для расчета экономической эффективности получения НДФ фосфоролизом РНК. Иммобилизованная на макропористом носителе ПНФаза фосфоролизом РНК не эффективна. Табл. 1, рис. 7, библ. 12.

149

**Партеноспермия и партенокония у пихты сибирской. Некрасова Т. П.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Изучались особенности формирования семян у пихты сибирской в несеменной год при недостатке пыльцы. Опыленность семяпочек составляла около 1% против 47–65% в семенному году. В пыльцевых камерах опыленных семяпочек содержалось по одному пыльцевому зерну, что не обеспечило даже обычного минимума архегониев. Неопыленные семяпочки развивались партеноспермически, без зародышей, эндосперм погибал до образования архегониев. Несмотря на это, шишки имели нормальные размеры (партенокония). Табл. 1, библ. 8.

УДК 582.394.72 : 588.998

**О недоразвитии семянок полыней. Амельченко В. П.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Исследовались корзинки у 25 видов полыней в период их цветения и плодоношения. О недоразвитии семянок судили по морфологии и способности семянок к прорастанию. Последний показатель сопоставляли со степенью развития семядолей зародыша.

Установлено, что недоразвитыми могут быть как краевые, так и центральные семянки. В корзинках полыней принесеевой группы обнаруженыrudименты семянок, представляющие собой остатки оболочки семянок.

Анализ количества недоразвитых семянок и степени редукции их позволил выделить три формы недоразвития: слабое, среднее и значительное недоразвитие. Было выделено пять типов недоразвития и редукции семянок. Наибольшим недоразвитием отличаются виды второго и третьего подродов полыней, наименьшим — виды первого подрода.

С недоразвитием семянок у видов рассматриваемых типов связаны особенности их размножения: переход большинства видов с высоким количеством недоразвитых семянок от семенного размножения к вегетативному.

При сопоставлении степени недоразвития и редукции семянок у полыней принесеевой группы с их систематической структурой была составлена схема возможной эволюции их корзинок, согласно которой современные виды полыней можно рассматривать в качестве групп, специализированных к усилению аридизации климата. При усилении засушливости климата семенная продуктивность полыней постепенно снижалась, что привело к замене семенного размножения вегетативным. Современные представители рода *Artemisia* могут рассматриваться в качестве различных направлений эволюции полыней, берущих начало от представителей, подобных *A. sieversiana*, что служит дополнительным доказательством единства рода *Artemisia*. Табл. 1, рис. 3, библ. 19.

УДК 575.125 : 127.3

**Изучение некоторых ферментов у пшеницы, пырея и неполных пшенично-пырейных амфидиплоидов при действии низких температур. Соколов В. А., Иванькина Т. Ю.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Работа посвящена изучению активности и изозимных спектров некоторых ферментов в проростках у пшеницы Лютесценс 329, ( $2n=42$ , AA BB DD), пырея ( $2n=42$ , A<sub>a</sub>A<sub>a</sub> B<sub>a</sub>B<sub>a</sub> X<sub>a</sub>X<sub>a</sub>) и неполных их амфидиплоидов (НППАД 829,  $2n=56$ , AA BB DD X<sub>a</sub>X<sub>a</sub> и НППАД 822  $2n=56$ , AA BB DD D<sub>a</sub>D<sub>a</sub>).

Установлено, что при действии низких температур на проростках удельная активность глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы у зимостойких форм (пырей, НППАД 829) возрастает вдвое, а у незимостойких остается на прежнем уровне. Изозимный спектр ГБФДГ при этом не меняется, но низкие температуры приводят к изменению изозимного спектра других ферментов — малатдегидрогеназы и глутаматдегидрогеназы. Табл. 1, рис. 3, библ. 12.

УДК 581.132+581.1.036

**Изменение активности хлорофиллазы в хвои сосны обыкновенной под действием высоких температур. Гирс Г. И., Зубарева О. Н.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Изучение активности хлорофиллазы в хвои сосны текущего года показало, что фермент термостабилен и подавляется после прогрева хвои температурами выше 56°C. После действия летальных для хвои температур (свыше 50°C) усиливается неферментативное образование хлорофилла. Максимальная активность ферmenta была отмечена после десятиминутного действия температур 28–32°C.

Сопоставление уменьшения хлорофилла и накопления хлорофиллов и феофитина свидетельствует о том, что преобладающим путем распада пигментов в хвои сосны является дефитолизация хлорофилла. Рис. 1, библ. 6.

**Влияние почвенной засухи на рост и состояние культур сосны обыкновенной. Габеев В. Н.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

В засушнике, созданном под прикрытием полиэтиленовой пленки, изучалось влияние почвенной засухи на водный режим (влажность и транспирация) и рост различных органов сосны молодых культур.

Опыты показали, что почвенная засуха влияет на влажность и транспирацию сосны в текущем году. Показатели размеров хвои были меньше в текущем году, т. е. в год проведения эксперимента. Отрицательное влияние почвенной засухи на прирост деревьев в высоту и по диаметру оказывается на следующий год. Табл. 6, рис. 1, библ. 3.

УДК 612.118.221.3.531.1

**Возрастные изменения активности каталазы эритроцитов крови поросят. Кузнецова Т. А.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Изучалась кинетическая активность каталазы интактных и гемолизированных эритроцитов крови поросят в возрастном аспекте. Отмечено, что клетки крови разного возрастного периода функционально неравнозначны по активности фермента. Особенно четко такое качество проявляется при гемолизе эритроцитов. Рис. 2, библ. 11.

УДК 615.9.613.9

**Экспериментальная оценка эмбриотропной активности 3,3',4,4'-тетрааминофенилового эфира. Павлова М. П., Лапик А. С.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

В опытах на крысах линии Вистар исследована эмбриотоксическая и тератогенная активность 3,3',4,4'-тетрааминофенилового эфира в условиях однократного (на 7–11-й день беременности) и курсового (с 1-го по 20-й день беременности) внутрибрюшинного введения дозы 72 мг/кг, составляющей 1/10 Д<sub>150</sub>.

Показано статистически достоверное эмбриотоксическое влияние препарата в случае введения на 11-й день беременности. Гибель зародышей была повышена преимущественно в постимплантационный период эмбрионального развития и составила 16±5% против 3±1% в контроле.

Тератогенного действия ни в одной серии опытов не выявлено. Табл. 2, библ. 6.

УДК 612.64 : 591.445

**Влияние пренатального воздействия гидрокортизона на реактивность взрослых крыс в условиях эмоционального стресса. Дыгало Н. Н.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Введение гидрокортизона самкам крыс (линия ВАГ) повторные или однократные на 15,5-й или 17,5-й, но не на 19,5-й или 20,5-й дни беременности приводят к снижению реакции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы их взрослых потомков в условиях эмоционального стресса. Табл. 2, библ. 13.

УДК 575.148 : 599.323.4+612.017 : 612.45

**Влияние ранней постнатальной стимуляции на формирование реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы у крыс разных линий. Багинская Н. В.** «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Изучали влияние хэндлинга в течение первых 16 дней жизни на адренокортикальную функцию у половозрелых крыс двух линий: Вистар и Спрейг-Даули. Регистрировали базальный уровень секреции II-оксикортикоидов (II-окс), относительный вес надпочечников, реакцию надпочечников на АКТГ, фоновый и стрессорный уровень II-окс в плазме крови. Для двух показателей из пяти было найдено влияние хэндлинга, которое зависело от генотипа животных. У самцов Вистар снижалась гормональная реакция на стрессорное воздействие в результате хэндлинга, у самок Вистар хэндлинг вызывал увеличение относительного веса надпочечников по сравнению с контролем. В другой линии крыс ни один из изучаемых показателей не менялся под действием хэндлинга. Делается вывод о важности учета генетических различий в работах по изучению влияний ранней стимуляции. Табл. 1, библ. 13.

УДК 595.733

О двух ископаемых стрекозах (*Insecta, Odonata*) с верховий р. Васюган. Белышев Б. Ф., Харитонов А. Ю. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Сообщается о находке при археологических раскопках в верховьях р. Васюган хорошо сохранившихся крыльев двух видов стрекоз: *Sympetrum flaveolum* L. и *Aeschna squamata* Müll. Крылья были найдены на глубине 0,5 м под черепками керамического сосуда. Возраст захоронения около 3500 лет.

УДК 631.46.51

Метод определения численности в почвах аэробных азотфикссирующих микроорганизмов. Клевенская И. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1978, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.

Предлагается метод учета свободноживущих азотфиксаторов, распространенных в почвах и других естественных субстратах.

Метод основан на подсчете ингибиторноположительных пятен диаметром от 1 до 2 мм с интенсивной окраской и выше 2 мм любой интенсивности, после хроматографирования колоний, вырастающих на безазотных средах при посеве почвенной суспензии. Табл. 1, библ. 5.