

11-167/2
15(315)3

71
ISSN 0134—2428
ISSN 0568—6547

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 3

1979

№ 15

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК

УИБ

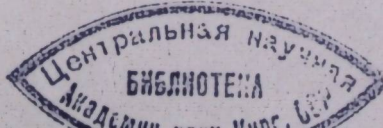
ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 15 (315) Вып. 3	Декабрь 1979
--	---	----------------------	-----------------

СОДЕРЖАНИЕ

Н. И. Богданов. Засоленные черноземные почвы Западной Сибири	3
И. В. Игнатенко, Б. А. Павлов, И. Е. Богданов. Тундровые глеевые почвы Чукотки	10
П. С. Широких. Влияние осушения и окультуривания на состояние органического вещества низинных торфяных почв Барабинской низменности	18
А. А. Титлянова, В. И. Кирюшин, И. П. Охинько, Л. Е. Ревенский, И. Л. Клевенская. Круговорот углерода и азота в агроценозах на южных черноземах Казахстана	23
Н. А. Тихомирова. Баланс углерода и азота на разных стадиях разложения травяной подстилки	30
А. В. Агафонов, А. Г. Майстренко. Электронно-микроскопическое изучение синаптонемального комплекса десинаптического мутанта кукурузы dsy-A 344	37
З. Зарипова, А. И. Шапова. Характеристика гибридов первого и второго поколений гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей	40
Л. Д. Колосова, В. И. Коваленко, В. К. Шумный. Зависимость фертильности экспарцета песчаного от способов опыления	44
Н. Н. Войтенко. Возрастные, сезонные и половые различия в содержании серотонина и его обмена в головном мозге серебристо-черных лисиц	50
Г. А. Зверева. Новые местонахождения редких растений на территории юга Красноярского края	56
А. А. Киселева. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна	59
А. С. Ревушкин. Количественная характеристика и систематическая структура высокогорной флоры Шапшальского хребта	62
М. А. Шемберг. Анализ гибридных популяций <i>Betula lanata</i> (RGL) V. Vassil в Северном Прибайкалье	69
В. М. Каледа. Жизнеспособность и размеры пыльцы березы повислой в условиях Западной Сибири	75
В. В. Прогунов. Медопродуктивность дубняков юга Приморья	78
И. А. Полетаев. Учет влияния температуры в математических моделях развития растений с использованием принципа Либиха	82
А. Ф. Сидько, В. С. Филимонов, В. И. Соколов. Сравнительное изучение спектральной яркости посевов пшеницы в лабораторных и полевых условиях	86
В. С. Николаевский, Е. А. Харчистова, Т. А. Максимова, И. П. Вырупаева. Влияние температуры, влажности воздуха, интенсивности и спектрального состава света на газоустойчивость растений	90
Л. Г. Фадеева. Влияние высокой температуры воздуха на фосфорный обмен развивающегося колоса пшеницы	96
О. П. Зубкус. Реакция пшеницы на общее и локальное тепловое повреждение	100
М. И. Терскова, Е. А. Ваганов. Аналитическое описание роста крылатых насекомых	107
В. Я. Ряполов, К. К. Джансентов, В. П. Черкашин. Классификация лесных участков по степени возможного повреждения сибирским шелкопрядом	112
Т. В. Бубнова. Распределение (Lepidoptera, Noctuidae) в растительных поясах Западного Алтая	116
С. М. Соусь. Влияние обводненности озер на многолетнюю динамику зараженности рыб <i>Parasymphylodora markewitschi</i> (Trematoda, Monorchidae)	121



Р. Д. Санжимитупова, Т. К. Кальвиш. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на возбудителей микозов облепиховой моли (<i>Gelechia hipporphaella</i> Schrk.)	124
Т. К. Кальвиш, Р. Д. Санжимитупова. Оценка вирулентности возбудителей микозов облепиховой моли (<i>Gelechia hipporphaella</i> Schrk.)	130
Л. В. Девойно, Л. С. Елисеева, М. А. Чейдо, Н. Б. Морозова, Е. Л. Альперина. Т- и В-лимфоциты в крови у людей в процессе адаптации к новым климато-географическим условиям	135
Е. В. Науменко, Л. И. Серова, Л. А. Колесникова. Адренорецепторы гипоталамуса, связанные с эндокринной функцией гипофизарно-семенникового комплекса	141
Л. А. Колесникова, Л. И. Серова. Об участии периферических адренорецепторов в регуляции уровня тестостерона в крови крыс	144
Н. И. Лобачева. Содержание серотонина и 5-оксиндолюксусной кислоты в мозге мышей линии BALB/cLac в раннем онтогенезе	147
Т. А. Обут, З. Я. Гизатулин, А. С. Сорокин, Н. Д. Луценко, Л. М. Белова, Г. С. Якобсон. Об активации сетчатой зоны коры надпочечников и ее регуляции у самок крыс при многократно повторяющемся стрессовом воздействии	151
МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	
О. П. Зубкус, М. А. Черепашин, Л. А. Игнатьев. Использование дифференциального микрокалориметра Тиана — Кальве для исследования энергообмена высшего растения	155
Список статей, опубликованных в серии биологических наук в 1979 г.	159

[Н. И. БОГДАНОВ]

ЗАСОЛЕННЫЕ ЧЕРНОЗЕМНЫЕ ПОЧВЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Длительное время в практике крупномасштабного почвенного картирования в Западной Сибири господствовал метод мелкопрофильного изучения почв, не позволяющий разделять черноземы и лугово-черноземные почвы. При мелкопрофильном исследовании образцы почв отбирались с небольших глубин и не давали полной картины засоления почвенного профиля. Кроме того, считалось, что «для черноземов водные вытяжки вообще являются малохарактерными анализами» [1]. В результате о случаях засоленных черноземных почв Западной Сибири мы имеем мало сведений, хотя уже сегодня, в связи с предстоящим развитием орошаемого земледелия, встает вопрос: много ли таких почв и можно ли их орошать?

Существование засоленных лугово-черноземных почв определено наличием рода солончаковатых почв. Среди черноземов такой род классификаций не предусмотрен, однако в Северо-Казахстанской, а в последнее время и в Омской области солончаковатые черноземы обнаружены. Происхождение солончаковатых лугово-черноземных почв связано с влиянием засоленных грунтовых вод и вод поверхностного стока.

Для характеристики солевого состава незасоленных почв нами использованы данные водных вытяжек из разрезов, имеющих глубину не менее 2 м, а в засоленных — не менее 1,5 м. Солевые профили изучены для 16 разрезов лугово-черноземных почв — 5А 10Я, 17, 20У, 31А, 138Э [2], 11Н, 28УФ [3], 368 [4], 2,9 [5], 4 [6], 7,8 [7], 102, 103. (Изучены автором.)

Для сравнения результатов данные анализов пересчитаны на полуметровые и метровые слои. Степень засоления определена по сумме солей [8]. «Суммарный эффект» токсичности ионов в мг·экв Cl' использован как условная величина. Общая характеристика засоления почв показана в табл. 1, а состав солей — в табл. 2.

Незасоленные почвы представлены лесостепными выщелоченными типичными и слабосолонцеватыми лугово-черноземными почвами. Состав солей в них сульфатно-гидрокарбонатный щелочноземельный, иногда сульфатный или хлоридно-сульфатный. Запасы солей в метровом слое не превышают 4—7, в двухметровом — 13—16, в трехметровом — 21—32 т/га. Несколько больше солей в р. 31А (15, 32, 49, а в четырехметровом слое — 66 т/га), однако в их составе преобладают нетоксичные гидрокарбонаты.

Лугово-черноземные почвы со слабым засолением представлены типичными и слабосолонцеватыми почвами колючей степи и лесостепи. Высокосолончаковатая почва (р. 138Э) расположена на границе с типичной степью (Чистоозерное Новосибирской обл.). Незасоленные горизонты имеют сульфатно-гидрокарбонатный состав солей, иногда сульфатный (р. 4). Типы засоления в засоленных горизонтах хлоридно- и сульфатно-гидрокарбонатный с участием соды (р. 5А, 7, 17, 28УФ,

Таблица 1

Общая характеристика засоления лугово-черноземных почв

Степень засоления	Максимальные в 2-метровом слое		Запасы солей, т/га			
	сумма солей, %	токсичность ионов, мг-экв	0—0,5	0,5—1,0	1,0—1,5	1,5—2,0
Незасоленные: р. 20У, 102 р. 31А	0,06—0,08 0,14	0,10—0,18 0,27	2 6	2—5 9	4—5 9	5 8
Слабозасоленные: глубокозасоленные (р. 103) глубокосолончаковатые (р. 4,7) солончаковатые р. 5А, 17, (8УФ) высокосолончаковатые (р. 138Э)	0,11 0,17 0,12—0,24 0,12	0,34 0,50—0,62 0,45—0,62 0,91	2 2—7 4—5 7	3 5—7 8—11 8	6 7—12 7—16 9	8 9—12 7—12 Не опр.
Средне- и сильнозасоленные: глубокосолончаковатые (р. 8) солончаковатые (р. 2, 9, 10А, 11Н) высокосолончаковатые (р. 368)	0,71 0,16—0,51 0,36	1,48 2,11—3,35 8,49	3 3—7 15	6 9—33 26	47 11—17 11	31 12—17 Не опр.

103), сульфатный (р. 4) и хлоридный (р. 138Э). Запасы солей в метровом слое почвы составляют 5—16, в двухметровом — 18—44, трехметровом — 38—50 и в четырехметровом — 56—95 т/га.

Лугово-черноземные почвы со средним (р. 2, 8, 9, 11Н) и сильным (р. 10А, 368) засолением представлены в основном солонцеватыми и карбонатными почвами колючей и типичной степей. Выше горизонта максимального скопления солей в них расположен слабозасоленный слой с хлоридно- и сульфатно-гидрокарбонатным засолением. Состав солей в основных солевых горизонтах относится к сульфатному, хлоридно-сульфатному (иногда с участием соды), сульфатно-гидрокарбонатному с содой и сульфатно-содовому типам засоления с различными отклонениями по профилю. Практически в этой группе почв встречаются все типы засоления. В Северном Казахстане хлоридно- и сульфатно-содовое засоление не отмечены. Запасы солей в метровой толще составляют 8—40, в двухметровой — 56—86, в трехметровой — 93—175 и в четырехметровой — 274 т/га.

Учитывая эти данные о степени засоления и величинах плотного остатка в западносибирских (0,04—0,56%) и североказахстанских лугово-черноземных [9—11] почвах (0,2—2,2%), можно сделать вывод об усилении их солончаковатости от лесостепи к типичной степи.

Грунтовые воды в лугово-черноземных почвах лесостепи пресные (0,3—0,8 г/л) гидрокарбонатные щелочноземельные, сульфатно-хлоридно-гидрокарбонатные со следами соды, а на Ишим-Иртышском и Тобол-Ишимском междуречьях еще и содово-сульфатные. В почвах колючей и типичной степей грунтовые воды пресные, слабо-, средне- и сильноминерализованные. На Обь-Иртышском междуречье минерализация грунтовых вод в степи повышается до 2,7—4,5 г/л [2]. Состав солей в них хлоридно-сульфатно-гидрокарбонатный со следами соды, содово-хлоридно-сульфатный и хлоридно-сульфатно-содовый. На Ишим-Иртышском и Тобол-Ишимском междуречьях минерализация вод поднимается до 14—30 г/л [11, 7]. Состав солей сульфатный, хлорид-

Таблица 2

Состав водной вытяжки из лугово-черноземных почв

Глубина, м	Сумма солей, %	Токсичность ионов, мг-экв	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
			мг-экв на 100 г почвы						

р. 102. Лугово-черноземная типичная почва
(Муromцево Омской обл.)

0—1	0,036	0,07	Нет	0,19	0,04	0,29	0,30	0,16	0,06
1—2	0,060	0,09	»	0,62	0,05	0,11	0,56	0,14	0,08
2—3	0,058	0,11	»	0,65	0,05	0,07	0,49	0,14	0,14
3—3,5	0,056	0,10	»	0,64	0,05	0,02	0,48	0,15	0,08

р. 103. Лугово-черноземная слабозасоленная почва
(Харламово Омской обл.)

0—1,5	0,054	0,13	Нет	0,50	0,03	0,18	0,31	0,19	0,21
1,5—2	0,108	0,34	»	0,94	0,03	0,36	0,18	0,18	0,97
2—3	0,132	0,49	»	1,04	0,12	0,58	0,21	0,26	1,27
3—4	0,123	0,46	»	0,99	0,12	0,52	0,24	0,32	1,07

р. 7. Лугово-черноземная слабозасоленная почва
(Сосновское Омской обл.)

0—1	0,080	0,20	Нет	0,74	0,08	0,25	0,52	0,23	0,32
1—2	0,151	0,50	»	1,05	0,15	0,82	0,38	0,12	1,52
2—3	0,250	1,07	»	0,92	0,49	2,10	0,23	0,37	2,91
3—4	0,277	1,22	»	0,74	0,63	2,60	0,26	0,45	3,26
4—5	0,428	1,29	»	0,71	0,39	5,07	0,46	0,94	4,77
5—6	0,344	1,34	»	0,53	0,63	3,81	0,30	0,60	4,07

р. 11Н. Лугово-черноземная солонцеватая среднезасоленная почва
(Каргат Новосибирской обл.)

0—0,5	0,113	0,79	Нет	1,03	0,43	0,29	0,10	0,75	0,90
0,5—1	0,280	1,16	»	1,11	0,40	2,46	0,05	1,08	2,84
1—2	0,233	2,18	»	1,11	1,77	0,60	0,18	0,54	2,76
2—3	0,246	2,52	»	1,11	2,37	0,38	0,85	0,67	2,34

р. 8. Лугово-черноземная среднезасоленная почва
(Сосновское Омской обл.)

0—1	0,083	0,25	Нет	0,47	0,11	0,37	0,22	0,19	0,54
1—2	0,585	1,47	»	0,57	0,33	7,72	1,64	2,28	4,70
2—3	0,737	1,94	»	0,49	0,54	9,84	1,94	2,56	6,37
3—4	0,751	1,63	»	0,39	0,39	10,37	3,28	2,79	5,08
4—5	0,356	1,16	»	0,70	0,43	3,93	0,47	0,53	4,06
5—6	0,310	1,08	»	0,47	0,46	3,52	0,39	0,41	3,65

р. 368. Лугово-черноземная солонцеватая сильнозасоленная почва
(Баево Алтайского края)

0—0,5	0,255	2,76	0,20	1,90	0,14	1,00	0,56	0,51	2,17
0,5—1	0,359	8,49	0,74	2,80	0,13	1,18	0,51	0,50	3,84
1—1,5	0,141	0,50	Сл.	1,30	0,08	0,59	0,37	0,30	1,30

ный, сульфатно-хлоридный, хлоридно-сульфатный и реже гидрокарбонатный и содово-хлоридно-сульфатный. Наиболее пестрое засоление вод на Ишим-Иртышском междуречье.

В лесостепных незасоленных и некоторых засоленных почвах степи тип засоления почв и грунтовых вод совпадает. Однако в ряде случаев состав солей грунтовых вод и почв различен. Мы объясняем это разными типами водных режимов. Например, в почвах с периодически промывным типом водного режима тип засоления грунтовых вод и почв разные (р. 7). В почвах с господствующим десуктивно-выпотным режимом состав солей в водах и почве близок (р. 8).

В целом, несмотря на пестроту солевого состава и степени минерализации грунтовых вод, они подчинены зональности; от лесостепи к степи повышается минерализация грунтовых вод и содержание в них сульфатов и хлоридов. Наиболее четко зональность выражена на Ишим-Иртышском междуречье.

Происхождение солевых горизонтов в черноземах связывают с предшествующей стадией их осолонцевания — осолодения [11], с гидроморфной стадией [12], или неглубоким перемещением солей — продуктов современного почвообразования [13], засоленностью [14] и слонистостью [15] почвогрунтов и развитием степного десуктивно-выпотного водного режима [16]. Вероятно, все эти точки зрения отражают возможные пути соленакопления в западносибирских черноземах. Однако при этом мы полагаем, что процесс осолонцевания — осолодения протекал не на фоне черноземного, а на фоне предшествующего гидроморфного почвообразования.

Засоленные черноземы могли образоваться из лугово-черноземных почв в результате резкого понижения уровня воды в реках и грунтовых вод в почвах, вызванного строительством крупных водохранилищ. Видимо, не последнее место занимает и фактор переноса снега с частицами засоленных почв зимой и пыли летом с Казахского мелкопесчанника на пограничные с ним районы Западно-Сибирской равнины. Во всяком случае, наибольшие площади засоленных черноземов приурочены именно к этим районам.

Пресные грунтовые воды расположены в черноземах глубже 6 м и не оказывают влияния на почвообразование. Состав их территориально неодинаков: в Барабе они гидрокарбонатные и сульфатно-хлоридно-гидрокарбонатные щелочноземельные [12], в Кулунде — сульфатные и хлоридно-сульфатные [17], в Зауралье — сульфатно-содовые [18], в степной зоне Казахстана — почвы сульфатно-хлоридные с содой [9].

Солевые профили нами изучены для 17 разрезов черноземов — 46А, 70А, 86А, 190 [2], 14 [4], 30Р, 56Р [14], 1, 6, 1514 [5], 2 [6], 1Г, 4Г, 5Г [7], 90, 101, 104 (изучены автором). В некоторых случаях глубина профиля ограничена 1,5—2,5 м (р. 1, 6, 1514 и др.), поэтому в числе черноземов могли быть и лугово-черноземные почвы. Общая характеристика засоления черноземов показана нами в табл. 3, а состава солей — в табл. 4.

Лесостепные и обыкновенные черноземы дренированных территорий отнесены нами к незасоленным почвам. Состав солей в них сульфатно- и реже хлоридно-гидрокарбонатный щелочноземельный или кальций-натриевый. Запасы солей в слое глубиной 1 м составляют 4—7, 2 м — 11—15 (в р. 2—9 и 21), 3 м — 21, 4 м — 30 т/га.

Южные супесчаные, легко- и среднетяжелые черноземы Кулунды не засолены до 3—4 м. На глубине 3—5 м наблюдается среднее хлоридно-сульфатное и гидрокарбонатное с участием соды засоление (17).

Слабое засоление отмечено в обыкновенных и южных черноземах на приречных территориях и Приобском плато. По глубине солевых горизонтов они относятся к солончаковым (р. 46А, 86А) с хлоридно-гидрокарбонатным и хлоридным засолением и глубокосолончаковым почвам (р. 14) с сульфатным засолением. Запасы солей в слое глубиной 1 м составляют 10—16, 2 м — 27 т/га.

Н. И. Базилевич [2] и А. А. Ерохина и Н. Н. Розов [14] отмечают в выщелоченных черноземах (р. 190, 30Р) с 1—1,5 м слабое хлоридное и сульфатно-гидрокарбонатное (с участием соды) засоление, объясняя его как реликт послеледникового соленакопления.

Трудно допустить, чтобы в элювиальных почвах могли сохраниться легкорастворимые соли. Скорее всего, здесь допущены ошибки в

Таблица 3

Общая характеристика засоления черноземов

Подтип, род черноземов	Максимальные в 2-метровом слое		Запасы солей, т/га			
	сумма солей, %	токсичность ионов, мг-экв	0—0,5 м	0,5—1,0 м	1,0—1,5 м	1,5—2,0 м
<i>Незасоленные</i>						
Выщелоченные (р. 1, 101)	0,06—0,07	0,07—0,12	2—3	2—3	3—4	3—5
Осолоделые (р. 6)	0,06	0,07	2	3	4	5
Обыкновенные (р. 2, 70А)	0,07—0,10	0,26—0,27	3—4	4—5	4—5	4—6
<i>Слабозасоленные</i>						
Выщелоченные (р. 30Р, 190)	0,08—0,17	0,63—0,65	2,5	4—8	4—9	6—13
Обыкновенные (р. 86А)	0,13	0,66	7	9	6	6
Южные (р. 14, 46А)	0,23—0,27	0,46—2,44	3—4	7—10	10—19	18
<i>Средне- и сильнозасоленные</i>						
Карбонатные (1Г, 4Г, 5Г)	0,43—0,47	2,03—2,92	3—4	7—11	15—29	19—27
Солонцеватые (р. 56Р, 1514)	0,69—0,82	1,75—2,57	1,5—3	8—29	12—48	58
Южные (р. 90, 104)	0,18—0,85	2,55—3,35	2,5	4	59	—

названии почв, тем более, что А. А. Ерохина и Н. Н. Розов отмечают «следы луговости» в одном из этих черноземов.

Среднее и сильное засоление установлено в солонцеватых, карбонатных и в южных черноземах слабодренированных территорий Ишим-Иртышского междуречья и Причановской равнины (р. 1514). Все это глубокосолончаковые почвы с сульфатным, хлоридно-сульфатным, сульфатно-хлоридным и содово-сульфатным засолением, исключая р. 1514, относящийся к солончаковым почвам. Некоторые из них с 0,5 м имеют слабое сульфатно-хлоридно-гидрокарбонатное засоление. Южный чернозем с сильным хлоридно-сульфатным засолением (р. 90) также представляет глубокосолончаковую почву.

В аналогичных почвах Павлодарской области солевые горизонты залегают с 0,7—1,3 м и имеют хлоридно-сульфатное (с участием соды) засоление [9, 14]. В карбонатных и солонцеватых черноземах с хорошо выраженной языковатостью профиля наблюдается более высокая засоленность заклинов в сравнении с гумусовыми потеками [11, 7]. Это можно объяснить тем, что в увлажненные годы в почвах складывается десуктивно-выпотной тип водного режима, способствующий подтягиванию солей к корнеобитаемой зоне. Влага лучше поднимается по заклинкам. Запасы солей в слое глубиной 1 м средне- и сильнозасоленных глубокосолончаковых черноземов составляют 7—15 (в солончаковых — 31), 2 м — 33—80, 3 м — 75—107 и 4 м — 84—166 т/га.

В целом на степень и тип засоления черноземов оказывают влияние дренированность территории и зональность. Засоленность черноземов усиливается к югу. Если максимальный плотный остаток в солевых горизонтах западносибирских обыкновенных черноземов не превышает 0,3%, то в аналогичных почвах Северного Казахстана он достигает 0,4—1,3%, в солонцеватых черноземах соответственно 0,7—0,9% и в карбонатных — 0,6 и 1,2—1,7% [10, 11, 14].

В черноземах Западной Сибири ныне установлены почти все типы засоления. Во многих почвах присутствует сода. Состав солей изменя-

Таблица 4

Состав водной вытяжки из черноземов									
Глубина, см	Сумма солей, %	Токсичность повар. мг-экв	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
			мг-экв на 100 г почвы						
р. 101. Выщелоченный чернозем (Муромцево Омской обл.)									
0—1	0,04	0,05	Нет	0,34	0,03	0,16	0,40	0,07	0,06
1—2	0,05	0,07	»	0,55	0,04	0,06	0,48	0,09	0,08
2—3	0,06	0,12	»	0,61	0,08	0,16	0,58	0,15	0,12
3—4	0,06	0,09	»	0,60	0,04	0,18	0,55	0,18	0,09
р. 86А. Обыкновенный чернозем (терраса р. Оби) [2]									
0—0,5	0,13	0,29	Нет	0,83	0,17	0,67	0,80	0,25	0,62
0,5—1	0,12	0,66	»	0,74	0,58	0,31	0,65	0,25	0,73
1—2	0,08	0,27	»	0,49	0,20	0,33	0,45	0,37	0,20
2—2,5	0,08	0,21	»	0,49	0,14	0,46	0,55	0,17	0,35
р. 46А. Южный солонцеватый чернозем (Черлак Омской обл.) [2]									
0—0,5	0,06	0,32	Нет	0,43	0,28	0,14	0,35	0,17	0,33
0,5—1	0,11	0,82	»	0,64	0,80	0,15	0,70	0,17	0,72
1—1,5	0,15	0,85	»	1,16	0,51	0,29	0,30	0,17	1,49
1,5—2	0,24	2,14	»	1,49	1,57	0,37	0,30	0,58	2,55
2—2,5	0,24	1,11	»	1,61	0,46	1,10	0,20	0,33	2,64
р. 1Г. Карбонатный чернозем (Сосновское Омской обл.) [7]									
0—0,5	0,08	0,21	Нет	0,96	0,06	Нет	0,50	0,17	0,35
0,5—1	0,17	0,62	»	1,46	0,11	0,61	0,24	0,11	1,83
1—1,5	0,47	1,59	»	0,66	0,82	5,52	1,58	1,65	3,77
1,5—2	0,31	2,92	»	0,71	2,54	1,59	0,35	0,60	3,89
2—3	0,34	3,63	»	0,77	3,31	1,32	0,36	0,49	4,55
3—4	0,30	3,00	»	0,84	2,64	1,08	0,29	0,42	3,85
р. 1514. Солонцеватый чернозем (Чаны Новосибирской обл.) [5]									
0—0,5	0,03	0,08	Нет	0,20	Нет	0,22	0,07	0,06	0,31
0,5—1	0,45	1,63	»	0,34	0,88	5,88	1,69	1,50	3,91
1—1,5	0,69	2,57	»	0,29	1,54	8,60	2,69	2,17	5,57
р. 104. Южный чернозем (Ермак Омской обл.)									
0—1	0,08	0,17	Нет	0,78	0,07	0,17	0,59	0,18	0,25
1—2	0,16	2,50	0,20	1,48	0,07	0,32	0,23	0,08	1,66
2—3	0,28	0,77	0,02	0,64	0,06	3,30	0,90	0,71	2,41
3—4	0,13	0,16	Нет	0,51	0,02	1,25	0,93	0,55	0,30
р. 90. Южный чернозем (Русская Поляна Омской обл.)									
0—0,5	0,05	0,11	Нет	0,60	0,01	0,02	0,32	0,27	0,04
0,5—1	0,07	0,17	»	0,78	0,02	0,06	0,36	0,31	0,19
1—1,5	0,85	3,35	»	0,53	2,38	9,83	4,55	1,57	6,62

ется не только пространственно, но и по профилю одной почвы. Наиболее пестрый состав солей характерен для степных черноземов Ишим-Иртышского междуречья. Для примера приведем данные Омского отделения Запсибгипрозема по засолению обыкновенных черноземов Шербакульского района (табл. 5). Вероятно, часть их представлена лугово-черноземными почвами, так как солевой профиль изучался только до 1,5—2 м.

Применение в 1976—1977 гг. метода глубокопрофильного исследования почв позволило работникам Омского отделения Запсибгипрозема установить широкое распространение засоленных черноземов и лугово-черноземных почв в степной зоне Омской области. В дальнейшем необходимо дать генетическое обоснование выделения рода солончаковых черноземов, уточнить ареал засоленных черноземных почв и про-

Таблица 5

Глубина, степень и тип засоления обыкновенных черноземов Шербакульского района (число разрезов)

Типы засоления	Незасоленные	Слабозасоленные		Среднезасоленные		Сильнозасоленные	
		0,5 м	1 м	0,5 м	1 м	0,5 м	1 м
Сульфатно-хлоридно-гидрокарбонатный	7	7	3	—	—	—	—
Сульфатный	—	2	—	1	2	1	—
Хлоридно-сульфатный	—	—	—	—	1	1	—
Сульфатно-хлоридный	—	1	—	—	—	—	—
Сульфатно-содовый	—	—	—	3	—	—	—

вести почвенно-мелиоративное районирование степной зоны в целях применения орошения на черноземных почвах.

Значительные запасы солей в степных черноземных почвах требуют от мелиораторов разработки новых способов орошения, предупреждающих вторичное засоление. Даже незасоленные черноземы Алейской системы из-за нарушения режима поливов в значительной мере подверглись вторичному засолению [19]. Это же наблюдается в Ново-Омском совхозе и теплично-парниковом хозяйстве Омской области.

ВЫВОДЫ

1. Засоление лугово-черноземных почв и черноземов в Западной Сибири усиливается с севера на юг от дренированных территорий к слабо- и недренированным. Наиболее сильное и пестрое засоление характерно для степной зоны Ишим-Иртышского междуречья.

2. В связи с предполагаемой переброской части стока сибирских рек на юг Западной Сибири и предстоящим массовым орошением степных почв необходимо учесть площади засоленных почв и разработать приемы орошения, не вызывающие вторичного их засоления.

3. Отсутствие в классификации таксонов выделения засоленных черноземов требует генетического обоснования выделяемого на хозяйственных почвенных картах рода солончаковых черноземов.

Омский
сельскохозяйственный институт

Поступила в редакцию
22/V 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Горшенин К. П. Почвы южной части Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1955, 590 с.
- Базилевич Н. И. Типы засоления почв и вод Барабинской низменности.— Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1953, т. 36, с. 172—435.
- Петров Б. Ф. К характеристике почвенного покрова Барабы.— Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, т. 36. М., 1953, с. 11—105.
- Базилевич Н. И., Шаврыгин П. И. Почвы черноземной зоны засушливой, умеренно засушливой и колючей степи.— В кн.: Почвы Алтайского края. М., Изд-во СССР, 1959, с. 46—66.
- Ковалев Р. В. и др. Почвы Новосибирской области. Новосибирск, 1966. 422 с.
- Панин П. С., Трофимов С. С. Барабинская низменность.— В кн.: Путеводитель почвенной экскурсии по Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1967, с. 5—32.
- Гоф В. Ф. Физические, химические свойства и гидротермический режим глубокого профиля обыкновенного чернозема Омской области. Автореф. канд. дис. Омск, 1973, 22 с.
- Базилевич Н. И., Панкова Е. И. Опыт классификации почв по засолению.— Почвоведение, 1968, № 11, с. 3—15.
- Джанпенсов Р., Соколов А. А., Фанзов К. Ш. Почвы Павлодарской области. Алма-Ата, 1960. 266 с.

10. Пачикина Л. И., Рубинштейн М. И. Почвы Кокчетавской области. Алма-Ата, 1960. 134 с.
11. Федорин Ю. В. Почвы Северо-Казахстанской области. Алма-Ата, 1960. 174 с.
12. Базилевич Н. И. Геохимия почв содового засоления. М., Наука, 1965. 350 с.
13. Градобоев Н. Д., Прудникова В. М., Сметанин И. С. Почвы Омской области. Омск, 1960. 374 с.
14. Ерохина А. А., Розов Н. Н. К характеристике черноземов и лугово-черноземных почв Западно-Сибирской низменности. — В кн.: О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1962, с. 117—148.
15. Константинов В. Д. Влияние механического состава и рельефа на солонцеватость и солончаковатость карбонатных почв. — Почвоведение, 1971, № 11, с. 31—42.
16. Роде А. А. Водный режим некоторых основных типов почв СССР. — В кн.: Тепловой и водный режимы почв СССР. М., Наука, 1968, с. 70—143.
17. Ковалев Р. В., Панин П. С., Паифилов В. П., Селяков С. Н. Почвенно-мелиоративное районирование южной равнинной части Обь-Иртышского междуречья. — В кн.: Почвы Кулундинской степи. Новосибирск, Наука, 1967, с. 5—77.
18. Афанасьева Е. А., Бахтин П. У. Генетическая характеристика почв Зауральской лесостепи. — В кн.: Исследования в области генезиса почв. М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 53—106.
19. Панин П. С., Долженко И. Б., Чуканов В. И. Процессы засоления и рассоления почв. Новосибирск, Наука, 1976. 176 с.

N. I. Bogdanov

SALINE CHERNOZEMIC SOILS OF THE WEST SIBERIA

The paper deals with the results of new investigations of saline chernozemic soils of the West Siberia. The intensity of salinization of meadow chernozemic soils and chernozems is considered in geographical aspects as well as depending on the degree of drainage of the area. A detailed characteristics is given of degree and type of salinization of soils in question.

УДК 631.44 (571.65)

И. В. ИГНАТЕНКО, Б. А. ПАВЛОВ, И. Е. БОГДАНОВ

ТУНДРОВЫЕ ГЛЕЕВЫЕ ПОЧВЫ ЧУКОТКИ

Большая часть территории Чукотки занята тундрой и лесотундрой, которые также широко распространены в горно-таежных районах Магаданской области. На суглинисто-глинистых почвообразующих породах здесь господствуют различные подтипы тундровых глеевых почв: 1) глеевые типичные, 2) глееватые, 3) надмерзлотно-глеевые, 4) оглеенные, 5) перепойно-глеевые, 6) торфянисто-глеевые, 7) торфянисто-глееватые. Пятый и седьмой подтипы встречаются локально, в связи с чем в настоящей работе не рассматриваются.

Тундровые оглеенные почвы характерны для горных склонов, сложенных суглинисто-глинистыми отложениями со значительной примесью каменистого материала. Занятые ими ландшафты имеют струйчатый трещиновато-пятнистый нанорельеф, обусловленный интенсивно развитыми процессами пятно- и трещинообразования, солифлюкции и смыва. Оглеенные почвы обычно развиваются на основных поверхностях под кустарниково-осоковыми лишайниково-моховыми группировками. Густая сеть морозобойных трещин способствует повышенной аэрированности деятельного слоя этих почв, а расположение на склонах — быстрому сбросу гравитационных вод за пределы ландшафта. Следствием этого является относительно кратковременное переувлаж-

нение и развитие восстановительных процессов в почвенной толще. Профиль тундровых оглеенных почв складывается горизонтами $A_{0v} - (A_0A_1) - AB - Bh - Bh(g) - \perp BCg - \perp Cg$.

Тундровые глееватые почвы наиболее распространены на равнинных территориях, где приурочены к пологим склонам увалов, характеризующимся несколько затрудненным дренажом. Отсюда более длительное и интенсивное увлажнение почвенной толщи, обуславливающее повышенное (по сравнению с предыдущим подтипом) оглеение деятельного слоя. Местобитания этих почв характеризуются развитым трещиновато-пятнистым нанорельефом и кустарниково-осоково-пушицевой растительностью. Их профиль складывает горизонты $A_{0v} - AB(g) - Bgh - \perp BCgh - Cg$.

Тундровые глеевые почвы — наиболее распространенный подтип в Чаунской низменности, низовьях Анадыря и в депрессиях Северо-Восточной Чукотки. Обычно они приурочены к выравненным поверхностям, занятым пушицево-кочкарниковыми тундрами. Деятельный слой этих почв относительно слабо нарушен морозобойными трещинами, имеет слитное сложение, что обуславливает господство восстановительных процессов. Профиль этих почв складывают горизонты $A_{0v} - Bgh - Ght - \perp Gh - \perp BCgh - \perp Cg$.

Тундровые надмерзлотно-глеевые почвы обычно приурочены к вершинам увалов с хорошо

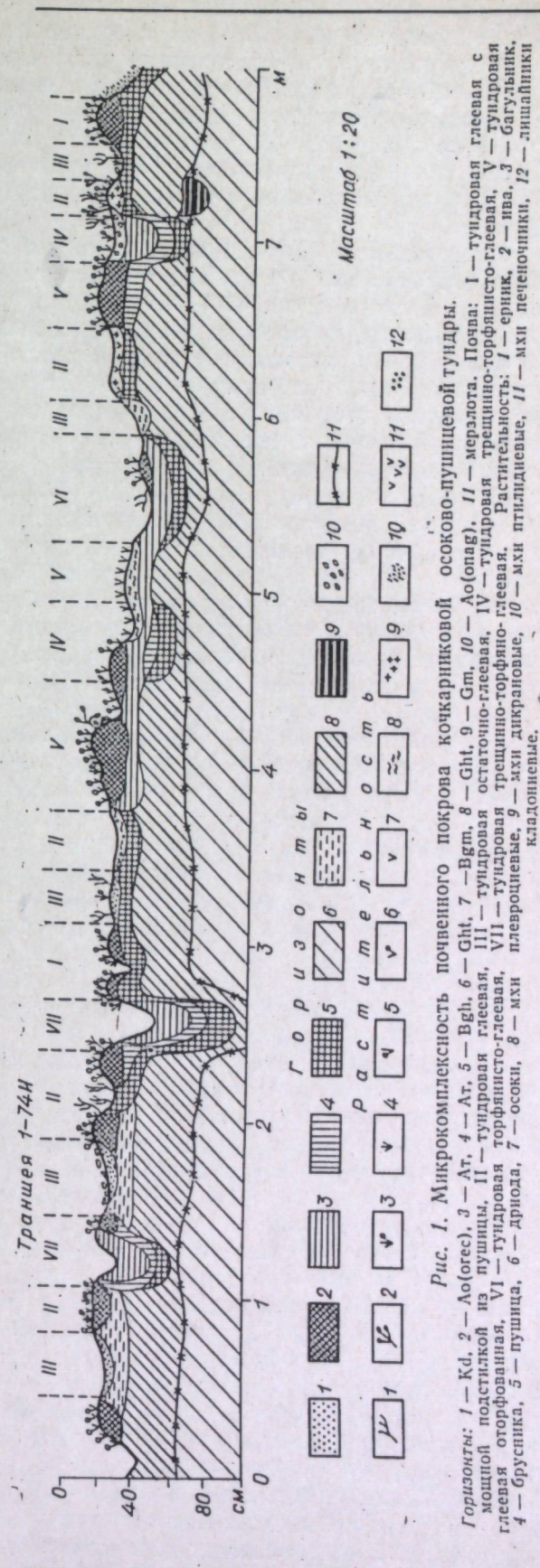


Рис. 1. Микрокомплексность почвенного покрова конкарниковой осоково-пушицевой тундры.

Горизонты: 1 — Kd, 2 — A0(ores), 3 — At, 4 — At, 5 — Bgh, 6 — Ght, 7 — Bgh, 8 — Ght, 9 — Ght, 10 — Ght, 11 — Ght, 12 — Ght. Почва: I — тундровая глеевая с мощной подстилкой из пушицы, II — тундровая глеевая, III — тундровая глеевая, IV — тундровая глеевая, V — тундровая глеевая, VI — тундровая глеевая, VII — тундровая глеевая, VIII — тундровая глеевая, IX — тундровая глеевая, X — тундровая глеевая, XI — тундровая глеевая, XII — тундровая глеевая.

выраженным трещиновато-пятнистым (нанополлигональным, по Е. Н. Ивановой) нанорельефом и кустарниково-моховой растительностью с участием пушицы. Верхняя часть профиля этих почв разбита густой сетью морозобойных трещин и трещин усыхания, обеспечивающих достаточно хорошую воздухообеспеченность и преобладание окислительных процессов. Слитное сложение нижней части обеспечивает ее длительное переувлажнение и господство восстановительных процессов. Профиль этих почв сложен горизонтами $A_0V - AB(g) - Bh(g) - BCgh - \perp Gh - \perp Cg$.

Тундровые торфянисто-глеевые почвы занимают по распространению второе (после тундровых глеевых) место среди других подтипов рассматриваемого типа. Обычно они приурочены к нижним частям пологих склонов, небольшим депрессиям, ложинам стока и периферийной части болот, занятых пушицево-осоково-моховой растительностью. Развиваются они в условиях повышенного увлажнения, некоторого подтока поверхностных вод и замедленного удаления их из почвенной толщи. Их органогенные горизонты имеют торфянистый характер, минеральная часть профиля интенсивно оглеена. Профиль этих почв составляют горизонты $A_{0v} - At - (AtA_1) - Gh - \perp BCgh - \perp Cg$.

Суровые климатические условия тундры и лесотундры способствуют интенсивному развитию криогенных процессов, морозобойного растрескивания, пучения, пятнообразования, термокарста и солифлюкции. Последние вызывают формирование тундрового нанорельефа, обуславливающего микрокомплексность почвенного покрова. При этом почвы, развитые на основных (ровных) поверхностях под зональной растительностью, наиболее полно отражают биоклиматические условия почвообразования и имеют наименее нарушенный профиль. Они являются микроавтономными или генетически самостоятельными в рассматриваемых ландшафтах и поэтому достаточно полно характеризуются в настоящей работе. Почвы пятен и морозобойных трещин производные почв основных поверхностей, т. е. генетически подчиненные. От генетически самостоятельных почв они отличаются сильной нарушенностью профиля и иной направленностью процессов миграции и аккумуляции подвижных продуктов почвообразования. Представление о микроструктуре почвенного покрова в ландшафтах пушицево-кочкарниковых и трещиновато-пятнистых кустарничково-моховых тундр можно составить по рис. 1 и 2.

Результаты анализов выделенных подтипов тундровых глеевых почв (см. таблицу) свидетельствуют о том, что все они имеют суглинистый механический состав: обычно легкосуглинистый у тундровых оглеенных почв и средне- и тяжелосуглинистый у остальных подтипов. В мелкоземе всех подтипов преобладают фракции мелкого песка и крупной пыли, что характерно для глеевых почв всей тундровой зоны и обычно связывается с интенсивным физическим дроблением пород в процессе специфического мерзлотного выветривания [1—6].

Распределение ила в почвенных профилях практически не дифференцировано, что связано как с активным проявлением процессов криогенного массообмена, так и с отсутствием или малой интенсивностью процессов суспензионного выноса. Результаты химических анализов свидетельствуют не только о сходстве рассматриваемых подтипов почв, но и о значительном их различии (см. табл. 1). Так, верхние горизонты тундровых глеевых почв характеризуются сильноокислой реакцией и высокой гидролитической кислотностью. С глубиной значения pH заметно повышаются, при сравнительно небольшом снижении величины гидролитической кислотности.

Распределение обменных оснований в почвенном профиле неоднородно. Благодаря биологической аккумуляции они накапливаются в подстилках. В минеральных горизонтах содержание поглощенных Са

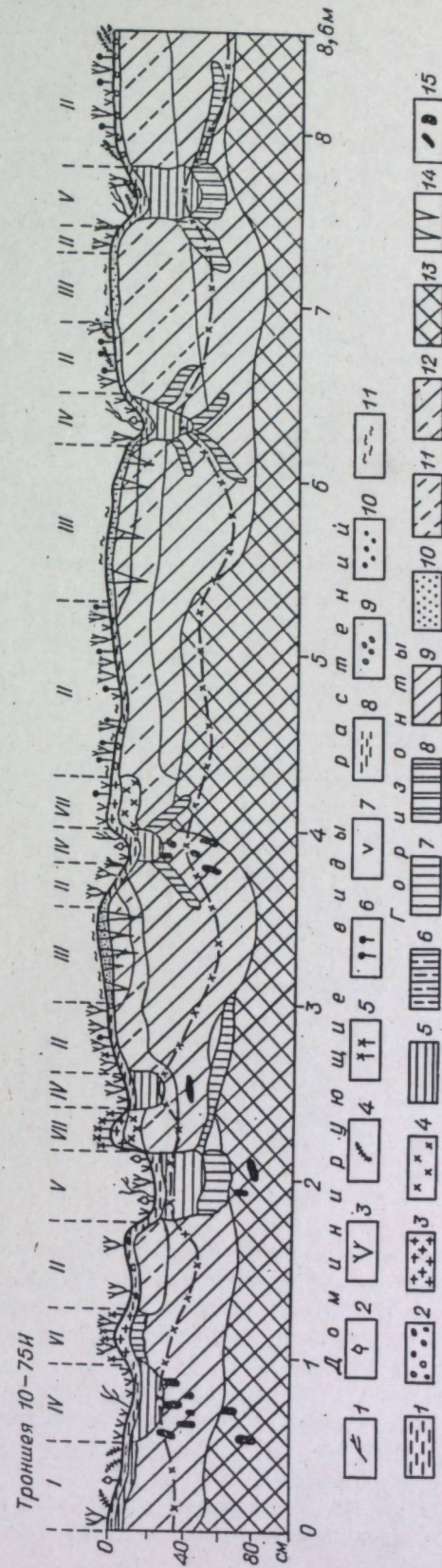


Рис. 2. Микрокомплексность почвенного покрова кочкарниковой пятнисто-трещиноватой пушцево-моховой тундры.

Доминирующие виды растений: 1 — *Betula nana*, 2 — *Salix pulchra*, 3 — *Ledum decumbens*, 4 — *Empetrum nigrum*, 5 — *Eriophorum vaginatum*, 6 — злаки, 7 — осоки, 8 — мхи, 9 — лишайники кладыновые, 10 — лишайники цетрариевые, 11 — водоросли. Почва: 1 — тундровая надмерзлотно-глеевая, 11 — тундровая надмерзлотно-гле-екая деградующаяся, 111 — тундровая остаточно-надмерзлотно-глеяная, IV — тундровая трещино-торфянистая, V — тундровая трещино-торфяно-перегнобная, VI — тундровая перегнобно-надмерзлотно-глеяная кокек пушцы, VII — тундровая надмерзлотно-газовая кокек пушцы. Горизонты: I — АОВ из мхов, 2 — АОВ из лишайников, 3 — АОВ из мертвых и живых стеблей пушцы, 4 — АОВ из мертвых листьев и стеблей пушцы, 5 — Ат, 6 — АоА, 7 — АоА, погребенный, 8 — АТ₁, 9 — Бг, 10 — Кд, 11 — Тп, 12 — Бг, 13 — Г, 14 — трещины, 15 — прогрессивные органические остатки.

Аналитическая характеристика различных

Разрез, почва	Горизонт	Глубина образца, см	Механический состав, содержание частиц, %		pH		Гидролитическая кислотность, мг-экв
			<0,001 мм	<0,01 мм	водный	солевой	
1915 Тундровая глеевая	Aov	0—6	—	—	4,3	3,5	86,4
	Bgh	6—10	21	45	4,1	3,3	14,3
	Ght ₁	10—20	22	43	4,3	3,8	12,7
	Ght ₂	20—31	22	45	4,5	4,1	8,3
	Ght ₃	31—41	23	45	5,2	4,4	7,4
	Ght ₄	41—48	23	47	5,5	4,5	9,6
	⊥ Ght ₅	48—55	24	46	5,6	4,5	3,3
	⊥ BCgh	55—65	22	44	6,2	5,3	0,9
5 Тундровая глееватая	Aov	0—4	—	—	5,0	3,8	57,9
	AB(g)	4—10	17	33	5,4	4,4	5,7
	Bgh	10—15	16	32	5,6	4,5	4,6
	Bgh	15—25	18	32	5,6	4,5	3,2
	BCgh	30—40	18	34	5,8	4,6	2,2
	BCgh	48—55	19	35	5,5	4,4	3,7
	⊥ BCgh	55—65	17	35	6,0	4,9	1,3
32 Тундровая оглеенная	Aov	0—2	—	—	5,1	4,3	23,5
	AoA ₁	2—4	—	—	4,9	4,2	18,0
	AB	4—12	12	30	5,4	4,6	4,8
	Bh	20—30	11	29	5,6	4,7	3,0
	Bh(g)	40—50	12	29	5,6	4,7	2,9
	Bh(g)	60—70	10	28	5,8	5,0	6,3
	⊥ BC	75—80	9	24	5,9	5,0	2,6
1965 Тундровая надмерзлотно-глеевая	Aov	0—2	—	—	4,5	3,8	53,5
	Aot	2—4	—	—	4,2	3,6	88,7
	AB(g)	4—8	15	48	5,1	3,7	7,8
	Bh(g)	8—20	16	48	5,7	4,2	5,1
	Bh(g)	20—32	16	50	5,9	4,0	5,2
	Bhg	32—40	14	49	5,8	3,9	5,8
	Bhg	40—50	14	47	6,0	4,2	4,8
	⊥ Gh	50—60	18	55	5,8	4,8	5,2
1951 Тундровая торфянисто-перегнойно-глеевая	Aov	0—3	—	—	4,2	3,4	80,0
	At	3—15	—	—	3,9	3,1	164,3
	AtA ₁	15—25	—	—	4,2	3,4	60,9
	AtA ₁	25—34	—	—	4,4	3,6	50,3
	⊥ Gh ₁	34—44	—	—	4,8	3,8	14,8
	⊥ Gh ₂	50—60	—	—	5,2	3,9	8,3

* Потери при прокаливании, %;
** Результаты зольных анализов, % к чистой золе.

и Mg резко снижается. При этом верхняя часть профиля по сравнению с нижней несколько обеднена этими элементами из-за процессов выщелачивания. Весь профиль этих почв не насыщен основаниями и только в самой нижней (мерзлой) части степень насыщенности приближается к высокой.

Особенно характерны для тундровых глеевых почв высокая гумусированность всего деятельного слоя и образование надмерзлотных максимумов гумуса. Подобное явление Н. А. Караваева и В. О. Таргульян объясняют мерзлотной ретинизацией гумуса [3]. Мы полагаем, что наряду с этим процессом обогащение профиля тундровых глеевых почв органическим веществом происходит в результате интенсивного крио-

подтипов тундровых глеевых почв Чукотки

Обменные основания, мг-экв	Степень насыщенности, %	Гумус по Тюрину, %	C _г :C _ф	Валовой состав, %			Оксалатнорастворимые по Тамму, %		
				SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃
Ca ²⁺	Mg ²⁺								
22,4	8,5	26	96,53 *	—	49,3 **	6,4 **	9,6 **	—	—
5,8	3,8	41	6,76	0,67	74,3	12,4	5,3	0,44	1,54
5,1	3,4	40	6,84	0,50	74,2	12,1	5,3	0,44	1,62
5,4	4,2	53	5,37	0,45	74,8	12,2	5,2	0,48	1,36
6,2	4,5	59	6,11	0,70	73,6	12,3	5,4	0,52	1,39
7,5	4,9	56	9,34	0,91	73,5	12,3	5,7	0,70	1,35
7,7	5,2	80	3,84	0,56	73,5	12,3	5,1	0,39	0,76
8,4	5,9	94	0,86	—	74,0	12,6	4,9	0,27	0,46
25,8	16,4	42	92,50 *	—	43,7 **	12,2 **	5,1 **	—	—
6,2	4,7	66	5,22	0,57	76,2	12,8	3,4	0,10	0,67
6,8	4,9	72	2,09	—	75,9	12,5	3,7	0,14	0,54
6,7	4,4	78	1,24	0,56	75,4	12,9	3,5	0,20	0,38
7,0	5,1	85	1,95	0,63	75,6	12,8	3,2	0,26	0,40
8,1	5,3	83	6,38	—	75,0	12,6	3,4	0,29	0,39
8,3	5,3	91	3,83	0,94	75,2	12,9	3,6	0,19	0,36
14,8	7,4	49	74,4 *	—	42,6 **	4,9 **	2,8 **	0,08	0,30
8,2	4,9	42	14,10	0,51	65,8	15,4	6,3	0,12	0,58
5,2	3,4	64	5,67	0,30	72,1	14,3	4,7	0,18	0,46
4,0	1,8	66	0,51	0,22	71,5	14,7	4,4	0,19	0,36
3,2	1,8	63	0,76	0,12	71,7	14,5	4,5	0,21	0,34
2,8	1,8	42	2,09	—	71,7	14,8	4,9	0,26	0,39
3,7	2,5	70	0,71	0,11	73,2	14,4	4,6	0,14	0,40
26,9	3,2	36	89,43 *	—	—	—	—	—	—
9,9	6,3	15	68,53 *	0,84	—	—	—	—	—
7,8	4,4	61	5,24	0,15	65,42	18,15	4,42	0,33	0,95
8,0	3,5	69	2,70	0,20	66,43	18,74	4,18	0,35	0,77
7,6	2,4	66	3,18	0,22	66,45	17,65	4,31	0,42	0,68
6,8	5,2	67	3,46	0,24	66,68	18,24	3,98	0,36	0,73
9,1	4,2	73	5,10	0,26	66,45	18,56	4,26	0,51	0,77
13,9	6,1	79	11,20	0,29	65,94	18,19	4,53	0,60	0,89
19,7	9,3	27	85,74 *	—	43,95 **	6,58 **	8,76 **	—	—
16,3	7,2	13	70,67 *	—	63,11	8,58	16,40	0,02	0,73
11,3	5,3	21	25,03	—	66,50	9,66	14,36	0,04	1,09
9,6	4,8	22	26,77	—	66,91	8,98	15,04	0,07	1,26
5,5	3,2	37	6,53	—	68,81	18,08	4,77	0,14	0,64
6,2	3,0	52	8,13	—	69,23	17,56	5,20	0,26	0,52

генного массообмена и очень медленного разложения органических остатков в условиях переувлажнения, низких температур и кратковременного пребывания в мерзлом состоянии [5].

В составе гумуса этих почв фульвокислоты преобладают над гуминовыми кислотами. При этом обращает на себя внимание своеобразное распределение отношений содержания гуминовых кислот к содержанию фульвокислот (C_{г.к}:C_{ф.к}). В горизонте Bgh, наиболее обогащенном корнями, оно равно 0,67, глубже заметно расширяется, а в надмерзлотном слое приближается к единице. Последнее, очевидно, объясняется длительным вымораживанием почвенных растворов, вызывающим увеличение их концентрации, коагуляцию и выпадение в осадок подвиж-

ных органоминеральных соединений. Не исключено, что при этом происходит усложнение молекул органических кислот и трансформация фульвокислот в ульминовые кислоты [7]. Данное априорное предположение позже было подтверждено специальными экспериментами [8, 9].

По валовому составу профиль тундровых глеевых почв не дифференцирован, что обусловлено малой активностью процессов выветривания, преобладанием глинистых минералов, застойным водным режимом, общей холодностью и интенсивным криогенным массообменом деятельного слоя. Рассматриваемые почвы характеризуются высоким содержанием оксалатнорастворимых SiO_2 , Al_2O_3 и особенно Fe_2O_3 . Обращает на себя внимание заметное обогащение ими деятельного слоя по сравнению с почвообразующей породой. Распределение SiO_2 и R_2O_3 в почвенном профиле неодинаково. Аморфный кремнезем заметно выносится из верхних горизонтов и накапливается в надмерзлотном слое, который служит водоупором по отношению к нисходящим почвенным растворам. Распределение в профиле Al_2O_3 противоположно: максимум приурочен к верхним горизонтам, с глубиной содержание снижается. По-видимому, это свидетельствует о том, что значительная часть алюмоорганических соединений неустойчива и выпадает в осадок на месте образования. Оксалатнорастворимая Fe_2O_3 образует в профиле два максимума. Механизм образования верхнего максимума сходен с Al_2O_3 , нижнего — обусловлен нисходящей миграцией устойчивых железистых соединений и последующей коагуляцией над мерзлотным водоупором при вымораживании.

Подтипы тундровых глеевых и оглеенных почв отличаются от тундровых глеевых меньшей степенью оглеения, что обусловлено сильной трещиноватостью деятельного слоя и, вследствие этого, повышенной воздухообеспеченностью, вызывающей периодическую смену восстановительных условий окислительными. Эти почвы характеризуются более легким механическим составом, меньшей актуальной и гидролитической кислотностью и повышенной насыщенностью основаниями (см. таблицу, разрезы 5 и 32). Обычно такие подтипы почв менее гумусированы и содержат меньше оксалатнорастворимых SiO_2 и R_2O_3 .

Тундровые надмерзлотно-глеевые почвы отличаются от описанных выше подтипов почв различной степенью оглеения в верхней и нижней частях профиля: верхняя слабо оглеена, нижняя — сильно. Это коррелирует с глубиной морозобойных трещин. Слабо оглеенные горизонты разбиты густой сетью трещин, тогда как в нижних трещины отсутствуют или единичны. По химическому составу почвы рассматриваемого подтипа близки к тундровым глееватым и оглеенным (см. таблицу, разрез 1965).

Тундровые торфяно-глеевые почвы существенно отличаются от других подтипов наличием достаточно торфянистых горизонтов, более длительным пребыванием в мерзлом состоянии, интенсивным переувлажнением деятельного слоя и меньшей его нарушенностью криогенным массообменом. Эти почвы характеризуются сильноокислой реакцией и очень высокой гидролитической кислотностью в органогенных горизонтах (см. табл., разрез 1951). Последние заметно обогащены (по сравнению с минеральными горизонтами) обменными основаниями за счет биологической аккумуляции.

По валовому составу профиль тундровых торфянисто-глеевых почв четко делится на две части: органогенную и минеральную. В первой активно аккумулируются P_2O_5 , MnO , CaO , MgO , SO_3 и Fe_2O_3 . На фоне общего обогащения наблюдается заметная дифференциация различных частей по химическому составу. Сравнение торфянистых горизонтов с подстилками, включающими живые мхи, показало их обеднение фосфором, марганцем, серой и калием. В условиях холодного гумидного климата эти элементы активно выщелачиваются из мертвых мерзлостных

жившихся растительных остатков [10] и, видимо, сразу же потребляются растениями. Часть их выносится за пределы ландшафта с боковым поверхностным стоком. Нисходящая миграция этих элементов в минеральную часть профиля очень мала из-за слабой водопроницаемости глеево-тиксотропных горизонтов. Одновременно в торфянистых горизонтах происходит относительное накопление кремнезема, алюминия и особенно железа, вследствие малой геохимической подвижности и малого потребления растениями. Аналогично распределение аморфных R_2O_3 в вытяжке Тамма, которых в этой почве накапливается значительно больше, чем в других рассмотренных подтипах. Очевидно, это связано с более активной мобилизацией их в условиях сильноокислой среды, высокой гумусированности и господства восстановительных процессов.

Изложенные материалы указывают на большую специфичность биологического круговорота ландшафтов, в которых формируются тундровые глеевые почвы. Он способствует перераспределению биотических элементов из корнеобитаемых горизонтов в надземные органы растений, поступлению большей части опавов на поверхность почвы и активному вовлечению в биологический круговорот большей части заключенных в органических остатках зольных элементов и азота.

В тундровых глеевых, глееватых, оглеенных и надмерзлотно-глеевых почвах основная масса корней сосредоточена в минеральной части профиля, что приводит к заметному обеднению корнеобитаемых горизонтов обменным кальцием и подвижными формами фосфора и калия.

В тундровых перегнойно-глеевых и торфянисто-глеевых почвах корнеобитаемыми являются органогенные горизонты, в минеральную толщу проникают отдельные корневища осок, пушицы и хвоща. В этих почвах круговорот веществ осуществляется в основном между перегнойными и торфянистыми горизонтами и растительным покровом. Возможность потребления зольных элементов и азота из частично разложившихся и неразложившихся растительных остатков обусловлена приспособленностью большинства видов сосудистых растений гипоарктического ботанического пояса к микротрофному питанию [11]. Следствием этого является отсутствие даже начальных форм дифференциации профиля, отмеченных в других подтипах тундровых глеевых почв.

Таким образом, тундровые глеевые почвы Чукотки формируются в условиях очень короткого теплого периода и крайне низких сумм положительных температур, близкого залегания многолетней мерзлоты, обуславливающей застойное переувлажнение и оглеение профиля, малой активности процессов выветривания почвенных минералов и разложения органических остатков, вследствие чего из первичных минералов мобилизуется очень малое количество химических элементов, накапливаются опавы как на поверхности почв, так и в минеральной толще. Особенно важным для формирования профиля рассматриваемых почв являются активные процессы криогенного влаго- и массообмена, которые вызывают перемешивание деятельного слоя (быстрое при солифлюкционных перемещениях и оплывании краев морозобойных трещин, медленное при пятнообразовании, пучении и термокарсте), его гомогенизацию и обогащение органическим веществом.

Институт биологических проблем
Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан

Поступила в редакцию
22/V 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Мазуров Г. П. О генезисе покровных отложений. — Науч. бюл. МГУ, 1948, № 20.
2. Мазуров Г. П. К вопросу о формировании покровных отложений. Матер. по общ. мерзлотоведению. VII Междунар. ведомств. совещ. по мерзлотоведению. М., Изд-во АН СССР, 1959.

3. Караваева Н. А., Таргульян В. О. Об особенностях распределения гумуса в тундровых почвах Северной Якутии.— Почвоведение, 1960, № 12, с. 36—45.
4. Игнатенко И. В. О почвах пятнистых тундр восточноевропейского Севера.— В кн.: Доклады Географического о-ва, вып. 13. Л., 1970, с. 88—106.
5. Игнатенко И. В. Почвы бассейна р. Кары и их зональное положение.— Почвоведение, 1971, № 2, с. 3—17.
6. Караваева Н. А. Тундровые почвы Северной Якутии. М., Наука, 1969. 207 с.
7. Игнатенко И. В. Почвы восточноевропейской лесотундры.— В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Л., Наука, 1967, с. 94—106.
8. Арчегова И. Б. Опыт замораживания растворов гуминовых кислот.— Почвоведение, 1967, № 6, с. 57—64.
9. Дедков В. А. Почвообразовательные процессы в лесотундре низовий р. Оби (стационар МБА «Харп»). Автореф. канд. дис. М., 1976. 22 с.
10. Таргульян В. О. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М., Наука, 1971. 268 с.
11. Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.—Л., Наука, 1966. 94 с.

I. V. Ignatenko, B. A. Pavlov, I. E. Bogdanov

TUNDRA GLEY SOILS OF CHUKOTKA

Morpho-genetical characteristics tundra gley soils of Chukotka are discussed. It is suggested to divide them in seven subtypes. All of them possess the following features: shortness of warm period, extremely low positive temperature sums, high level of permafrost that cause excessive moistening and gleyization and provide the active cryogenic ground massive — and water exchange. That results in gomogenization of the profile and its enrichment by the organic substance.

УДК 631.626.5 : 631.445.124

П. С. ШИРОКИХ

ВЛИЯНИЕ ОСУШЕНИЯ И ОКУЛЬТУРИВАНИЯ НА СОСТОЯНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА НИЗИННЫХ ТОРФЯНЫХ ПОЧВ БАРАБИНСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

В Барабинской низменности, расположенной в южной части Западно-Сибирской равнины, широко распространены торфяные почвы. Практический интерес представляют прежде всего низинные торфяники, наиболее пригодные для сельскохозяйственного освоения, и часто встречающиеся на этой территории заболоченные почвы. Задача рационального использования специфичных торфяных почв в первую очередь требует разносторонних исследований изменения при мелиорации их органического вещества, которое в основном и определяет жизнь этих почв. Поэтому закономерно то внимание, с которым относятся к проблеме органического вещества мелиорируемых органогенных почв в районах с многолетней практикой их освоения (Полесье, Северо-Запад СССР).

Систематическое изучение торфяных почв ЕТС показало, что органическое вещество при окультуривании претерпевает количественные изменения и качественную перестройку, масштабы которых определяются почвенно-климатическими условиями, временем и интенсивностью эксплуатации торфяников [1—3].

В Западной Сибири проблема органического вещества мелиорированных торфяных почв практически не исследуется, несмотря на ежегодно возрастающие площади осваиваемых торфяников. Между тем специфика природных условий формирования и развития западноси-

бирских торфяных почв, несомненно, накладывает отпечаток на их эволюцию и после осушительных и культурнотехнических мер.

В настоящем сообщении рассматриваются результаты изучения трансформации органического вещества в профиле низинного торфяника при его осушении и окультуривании. Объектом исследования была типичная для Барабы низинная торфяная почва, выбранная на территории Убинской опытно-мелиоративной станции.

Полные профильные разрезы заложены в пределах одного болотного массива, сложенного тростниково-осоковым торфом, но на разных его участках: 1) на целинном (неосушенном) торфянике с зачехленной поверхностью, растительность — ива, осоки, тростник, гравилат болотный; 2) на осушенном (30 лет назад), но не распаханном, зачехленном торфянике, растительность — береза, ивы, осоки, камыш, грунтовые воды летом залегают на глубине 170—180 см; 3) на окультуренном (30 лет назад) торфянике, где введен севооборот (овес — подсолнечник — многолетние травы) и систематически вносятся минеральные удобрения (N, P, K, Cu), летний уровень грунтовых вод 110—120 см.

В образцах, отобранных по всему профилю торфяника, определяли содержание углерода и азота методом Анстета в модификации Пономаревой и Николаевой [4] и анализировали состав органического вещества, извлекая 6 групп соединений. Эти группы представляли собой: 1) битумы — вещества, растворимые в спиртобензоле (1:1); 2) растворимые в воде углеводы, органические кислоты и их соли, извлекаемые двукратной (по 2,5 ч) обработкой почвы горячей (80°C) водой [5]; 3) органические соединения (предположительно, полисахариды, вещества белковой природы, нерастворимые в воде соли органических кислот), гидролизующиеся двукратной (по 2,5 ч) обработкой почвы горячим (80°C) 5%-ным раствором серной кислоты [6]; 4) гумусовые вещества (гуминовые и фульвовые кислоты), экстрагируемые 0,1 н раствором едкого натра (I группа гумусовых веществ) [4]; 5) гумусовые вещества (гуминовые и фульвовые кислоты), извлекаемые 0,02 н раствором едкого натра при 6-часовом нагревании на водяной бане (II группа гумусовых веществ) [4]; 6) нерастворимый («лигнинный») остаток.

Осушение как коренной прием мелиорации торфяных почв существенно изменяет ход болотного почвообразования. Понижение уровня грунтовых вод улучшает водно-воздушный и тепловой режимы торфяников, что, в свою очередь, вызывает смену процесса накопления органического вещества его минерализацией и гумификацией. Отражением происходящей в новых экологических условиях трансформации органических соединений торфяных почв является прежде всего снижение содержания углерода и азота по всему профилю мелиорируемых почв (табл. 1). Причем разрушение органического вещества исследуемых почв тем больше, чем интенсивнее они используются в сельскохозяйственном производстве.

О масштабе потерь углерода и азота при длительном осушении и освоении торфяных почв Барабы можно судить по данным табл. 2, рассчитанным с учетом объемного веса торфа*.

* Объемный вес торфа определен В. К. Бахиным.

Таблица 1

Влияние осушения и окультуривания на содержание углерода и азота в низинных торфяных почвах Барабы

Почва	Глубина по профилю, см				
	10—20	20—30	30—40	50—60	80—90
Углерод, %					
Целинная	43,5	43,9	43,9	43,2	30,1
Осушенная	42,2	41,5	41,5	41,5	27,0
Окультуренная	38,2	37,8	37,9	37,0	27,0
Азот, %					
Целинная	2,76	3,25	3,16	3,19	2,22
Осушенная	2,56	2,71	2,63	2,70	2,20
Окультуренная	2,60	2,62	2,59	2,58	2,43

Таблица 2
Запасы углерода и азота в слое 0—100 см
низинных торфяных почв

Почва	Углерод		Азот	
	т/га	% к целинной почве	т/га	% к целинной почве
Целинная	770	100	49	100
Осушенная	686	89	46	93
Окультуренная	548	71	40	82

слое целинной торфяной почвы на 1 т азота в среднем приходится около 15 т. углерода, а соотношение азота и углерода, теряемых при освоении торфяников, равно 1:25—30. Более интенсивная убыль углерода происходит вследствие того, что при мелиорации торфяных почв разрушению в первую очередь подвергаются соединения с наименее прочными химическими связями, а это преимущественно безазотистые вещества (углеводы, органические кислоты и пр.).

При осушении и окультуривании торфяных почв существенные изменения происходят и в качественном составе четырех (из шести извлеченных) групп органических соединений. В содержании и распределении по профилю почв остальных двух групп — битумов и водорастворимых веществ — отмечается лишь тенденция к увеличению их количества при мелиорации торфяников (рис. 1).

Показателем более интенсивной минерализации органического вещества в осушенных и особенно в окультуренных почвах (в сравнении с целинными) является увеличение содержания в их профиле (максимум на глубине 15—20 см) веществ, гидролизующих 5%-ной серной кислотой (см. рис. 1). Мы полагаем, что это происходит по двум причинам. Во-первых, усиливающаяся минерализация органического вещества в

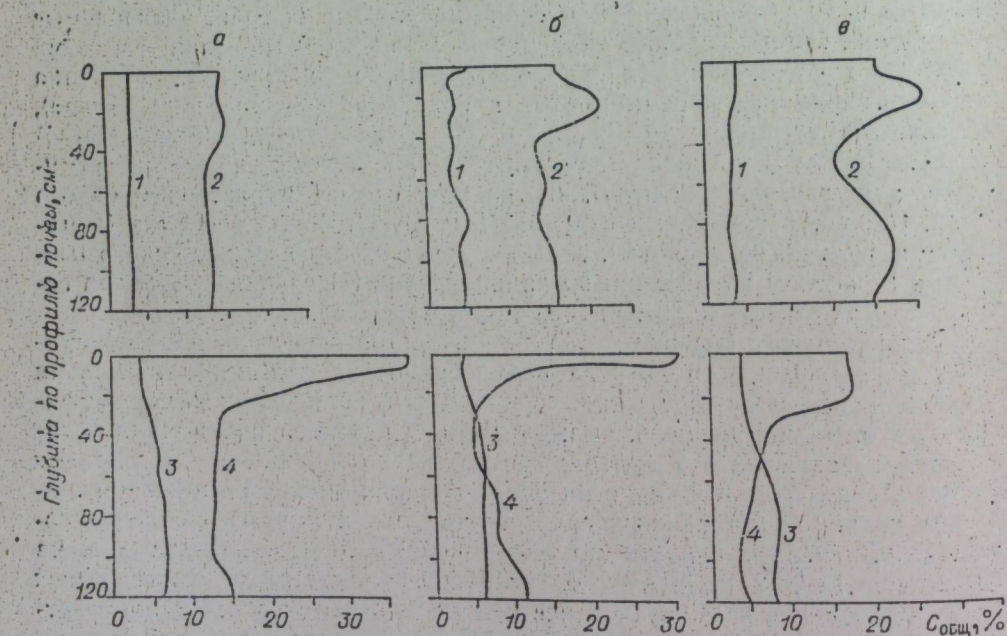


Рис. 1. Состав органических соединений торфяных почв: целинной (а), осушенной (б), окультуренной (в).
Группы веществ: водорастворимые (1); гидролизующие 5%-ной H_2SO_4 (2); битумы (3); нерастворимый остаток (4).

За тридцатилетний период нахождения торфяной почвы в осушенном состоянии из метровой толщи торфа теряется 84 т/га углерода и 3 т/га азота. При интенсивном вовлечении торфяной почвы в пашню потери углерода и азота возрастают более чем в 2,5 раза. Причем убыль азота и углерода происходит в количествах, не пропорциональных их запасам в торфе. Так, в метровом

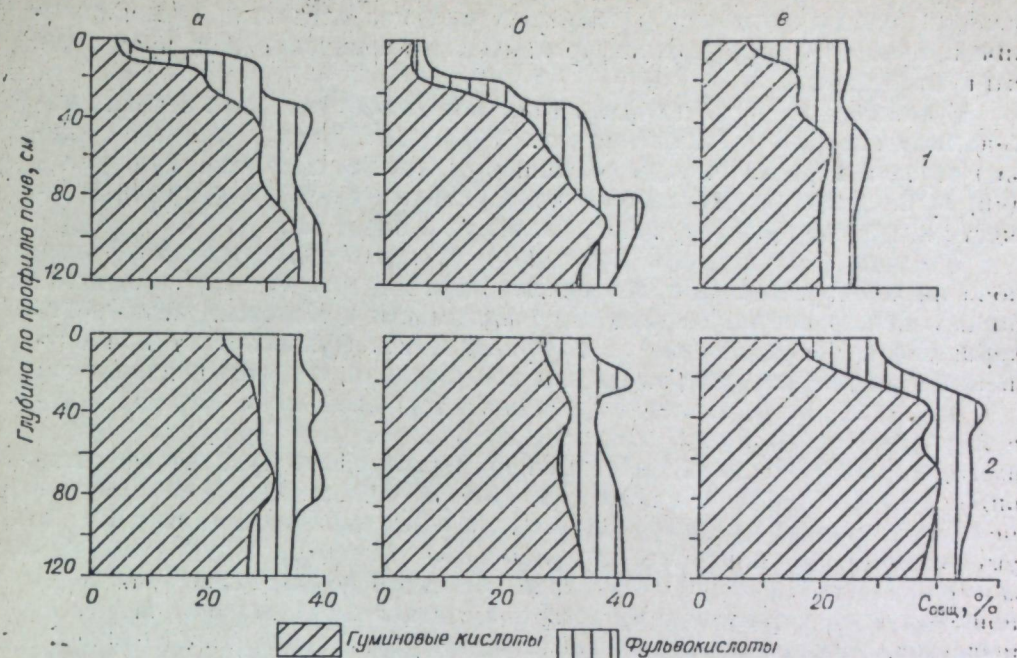


Рис. 2. Влияние осушения и окультуривания на распределение гумусовых веществ в профиле низинной торфяной почвы.
Обозначения почв те же, что и на рис. 1. 1, 2 — группы гумусовых кислот.

наиболее деятельной верхней части профиля осушенных и окультуренных почв приводит к увеличению содержания подвижных соединений (группа гидролизующих веществ). Во-вторых, нижележащие, более плотные и с большей степенью разложения слои торфа являются барьером, задерживающим мигрирующие вниз по профилю подвижные соединения.

Торфяная почва реагирует на осушение и окультуривание изменением содержания даже наиболее инертной части органического вещества — нерастворимого остатка. Его количество сокращается по всему профилю мелиорированных почв и особенно заметно — в окультуренной почве, где в наибольшей степени сказывается влияние мелиорации на гидротермический и воздушный режимы, на количество и качество поступающих в почву растительных остатков.

Около 50% углерода органических соединений исследуемых торфяных почв представлено гумусовыми веществами. С глубиной по профилю параллельно с увеличением степени разложения торфа содержание гумусовых веществ возрастает до 70—75% от общего количества углерода в почвах (рис. 2).

Осушение и особенно окультуривание торфяных почв через посредство меняющихся условий минерализации и гумификации приводит к перераспределению углерода между группами гумусовых веществ. По направленности этого процесса профиль мелиорированных почв дифференцируется на две зоны: 1) верхний примерно 15-сантиметровый слой торфа, 2) толща торфа с глубины 15 см и до минерального ложа. Такая дифференциация особенно четко обозначается в окультуренной почве.

Наиболее деятельный верхний горизонт окультуренной почвы, по сравнению с целинной, обогащается относительно подвижными гумусовыми веществами I группы при одновременном сокращении количества менее подвижных гумусовых соединений. Увеличение содержания гумусовых веществ I группы происходит в основном за счет возросшей кваты фульвокислот. Происходящая в верхнем слое перестройка гумусовых

веществ, очевидно, может рассматриваться как следствие доминирования процесса минерализации органического вещества над процессом его гумификации.

В нижней же части профиля трансформация гумусовых веществ направлена в сторону уменьшения их подвижности. Здесь изменение состава гумуса в первую очередь связано с развитием процессов гумификации, приводящих к усложнению молекулярных структур гумусовых веществ и к более прочному закреплению их в почве [3].

Следует отметить, что реакцию гумусового комплекса торфяных почв на мелиоративные приемы можно проследить, как правило, лишь по изменению соотношения между фракциями гуминовых кислот. Сохранение и распределение по профилю почвы фульвокислот при осушении и окультуривании, за редким исключением, остается неизменным.

Таким образом, эволюция низинных торфяных почв Барабы в новой (после мелиорации) экологической обстановке связана, прежде всего, с разрушением и качественной перестройкой (увеличение подвижности) органического вещества. Потеря органического вещества — неизбежная издержка антропогенного воздействия на эти почвы, ибо уменьшение гидроморфности торфяных почв влечет за собой необратимое изменение сложившегося в ходе болотного почвообразования соотношения между приходной и расходной статьями баланса органического вещества. Процессы новообразования гумуса в освоенных торфяных почвах не могут компенсировать потери углерода от минерализации органического вещества. Поэтому по мере разрушения соединений с менее прочными химическими связями (углеводы, органические кислоты, вещества белковой природы) биохимической деструкции подвергается относительно стабильная часть органики торфов — лигнин и гумусовые вещества.

Однако при всей неизбежности потерь органического вещества размеры их можно свести до минимума, оптимизируя мелиоративные приемы и технологию сельскохозяйственного использования торфяных почв [1, 7].

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Лупиневич И. С., Голуб Т. Ф. Торфяно-болотные почвы и их плодородие. Минск, 1958.
2. Плотникова Т. А. Изменение содержания и состава органического вещества торфяной почвы переходного болота Архангельской области под влиянием освоения. — Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1976, вып. 12.
3. Чертов О. Г. К характеристике органического вещества осушенных торфяно-болотных почв Ленинградской области. — Почвоведение, 1969, № 3.
4. Пономарева В. В., Николаева Т. А. Методы изучения органического вещества в торфяно-болотных почвах. — Почвоведение, 1961, № 5.
5. Жмако Н. М., Иоселева М. А. Изменение органических веществ болотных почв под влиянием осушки и культуры. — Почвоведение, 1937, № 5.
6. Бамбалов Н. Н., Беленькая Т. Я. Методика фракционно-группового анализа органического вещества торфяных почв. — В кн.: Мелиорация и проблемы органического вещества. Минск, 1974.
7. Скоропанов С. Г., Шабунина М. М., Мицкевич М. М. Сельскохозяйственное использование и органическое вещество торфяной почвы. — В кн.: Мелиорация и проблемы органического вещества. Минск, 1974.

P. S. Shearoukitch

INFLUENCE OF DRAINAGE AND REKLAMATION ON THE STATE OF ORGANIC MATTER OF LOWPEAT SOILS OF BARABA DEPRESSION

For thirty years after drainage 84 t/ha of carbon and 3 t/ha of nitrogen have been lost from peat of one meter thickness. When reclamation a turf — peat the losses of carbon and nitrogen increase more then 2,5 times. Peat soil reacts upon drainage and especially reclamation by changing of the humus complex, that is, fulvic acids accumulate in upper layer of peat (0—15 cm) and less mobile fractions of humic acids accumulate in lower part of the peat profile (deeper than twenty cm).

УДК 631.48.484

А. А. ТИТЛЯНОВА, В. И. КИРЮШИН, И. П. ОХИНЬКО,
Л. Е. РЕВЕНСКИЙ, И. Л. КЛЕВЕНСКАЯ

КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА И АЗОТА В АГРОЦЕНОЗАХ НА ЮЖНЫХ ЧЕРНОЗЕМАХ КАЗАХСТАНА

Необходимым условием сохранения и повышения плодородия почв является обеспечение скомпенсированного баланса органического вещества и биогенных элементов. Применительно к южным карбонатным черноземам решение этой проблемы связано, наряду с восполнением дефицита питательных элементов, с предотвращением непроизводительных потерь гумуса вследствие относительно повышенной его минерализации.

Снижение содержания гумуса в пахотном слое этих черноземов за период 13—60 лет их использования в зерновых севооборотах при отвальной обработке без применения удобрений составляет 10—20% против его содержания в эквивалентном по весу слое целинной почвы [1]. Снижается содержание валового азота. При этом отмечается интенсивное накопление нитратного азота, намного превышающее его количество, необходимое для получения максимального в данных условиях увлажнения урожая зерновых культур [2, 3]. Избыток минерального азота на фоне дефицита подвижного фосфора нередко отрицательно сказывается на урожае зерновых. Избыточная мобилизация азота является следствием высокой биологической активности южного карбонатного чернозема, которая наиболее интенсивно проявляется при использовании его в системе отвальной вспашки [4]. Применение системы плоскорезной обработки способствует заметному ее снижению, что выражается в замедлении темпов минерализации органического вещества и нитрификации [4]. В данных природных условиях почвозащитная система земледелия помимо преодоления ветровой эрозии в определенной мере способствует рациональному использованию почвенного плодородия.

Для направленного регулирования условий плодородия необходимо иметь конкретные представления о характере и интенсивности биологического круговорота веществ в основных агроценозах при различных системах использования почвы. Задача настоящей работы — изучение баланса углерода и азота в паровом поле и агроценозе пшеницы (первая культура после пара) в условиях почвозащитной системы земледелия. Исследования проводились в опытно-производственном севообороте ВНИИЗХ (Шортанды Целиноградской обл.) закладки 1959 г. на фоне плоскорезной обработки, предусматривающей обработку глубокорыхлителем КПП-250 на глубину 25—27 см в пару и культиватором-плоскорезом КПП-2,2 на глубину 12—14 см под 2-ю и 3-ю культуры пшеницы. Размер отдельного поля в севообороте 250 га.

Таблица 1

Баланс растительного органического вещества за вегетационный период (20/V—20/IX 1976 г.) в агроценозе пшеницы

Запасы, кг/га			Приход, кг/га · 4 мес.		Расход, кг/га · 4 мес.	
фракция	20/V	20/IX	фракция	20/V—20/IX	фракция	20/V—20/IX
Органические остатки на поверхности почвы	0	5 390	Прирост надземных органов	9 420	Разложение органических остатков в слое почвы 0—30 см	5 450
Органические остатки в слое почвы 0—30 см	6720	4 880	Прирост корней в слое почвы 0—30 см	2 080	Разложение корневых остатков в слое почвы 30—100 см	3 220
Корни в слое почвы 30—100 см	3140	850	Прирост корней в слое почвы 30—100 см	940	Вынос с зерном	2 360
Всего органического вещества	9860	11 120	Общий прирост	12 440	Общий расход	11 030

Почвенный покров опытного участка представлен южным карбонатным легкоглинистым черноземом с мощностью гор. А + В 60—70 см, содержанием гумуса в пахотном слое 4,5—5,0% и валового азота около 0,28%. Отбор образцов почвы для определения влажности и содержания нитратов производился ежемесячно с мая по сентябрь на глубину 3 м через каждые 10 см в пятикратной поверхности.

Баланс углерода включал в себя определение величин продукции надземных и подземных органов растений (пшеницы и сорняков), отмирания растений и их отдельных органов, перехода мертвой растительной массы в почву в фонд растительных остатков и разложения последних. Баланс азота основывался на трех основных составляющих: режиме нитратов в почвенной толще, позволяющем оценить накопление или расходование минеральных форм азота; выносе азота из почвы растениями и освобождении его из растительных остатков; пополнении азотного фонда почвы за счет процесса биологической фиксации азота из воздуха несимбиотическими бактериями и за счет привноса его с осадками. Результаты баланса позволили оценить в первом приближении количество азота, поступающего в нитратный фонд за счет минерализации органического вещества почвы.

Поле пшеницы характеризуется следующими показателями биологического круговорота (табл. 1). В конце мая во время сева запас растительных остатков в слое почвы 0—30 см составляет 6,7 т/га, из которых на долю мертвых корней приходится 0,2 т/га, остальное составляет солома и «мелочь» — мелкие полуразложившиеся остатки соломы и корней. Запас корней в слое 30—100 см в этот же срок — 3,1 т/га. К концу августа, в момент максимального запаса органического вещества, запас надземной фитомассы — 7,8 т/га, из них 6,5 т/га пшеница, остальное сорняки. Запас растительного вещества в слое почвы 0—30 см составлял 7,3 т/га, из них живые корни растений — 2,0 т/га. После уборки общий запас растительных остатков на поверхности и в обрабатываемом слое почвы равнялся 10,3 т/га, стерня и свежая солома — 5,4, старая солома и «мелочь» — 4,1, корни — 0,8 т/га; запас корней в слое почвы 30—100 см — 0,8 т/га.

Общая продукция, т. е. количество органического вещества, созданного агроценозом за сезон (3 мес), составила 12,4 т/га, из них продукция сорняков — 2,8, корней — 3,0 и надземных органов пшеницы — 6,6 т/га. На зерно из них приходится 2,3 т/га. В течение сезона 1,6 т/га растительного вещества (отмершие листья пшеницы + сорня-

Таблица 2

Баланс N (кг/га · период), связанный с растениями и растительными остатками

Период	Поглощено корнями	Из поглощенного корнями пошло на прирост				Минерализовалось из растительных остатков в слое почвы		
		надземных органов		корней в слое почвы				
		пшеницы	сорняков	0—30 см	30—100 см	0—30 см	30—100 см	0—100 см
20/V—22/VII	115,5	65,0	38,3	12,2	0,0	10,3	21,0	31,3
22/VII—18/VIII	43,8	23,6	0,0	10,3	9,9	35,8	0,0	35,8
18/VIII—20/IX	4,7	1,0	1,9	1,8	0,0	49,2	20,0	69,2
20/V—20/IX	164,0	89,6	40,2	24,3	9,9	95,3	41,0	136,3

ки) перешло в почву, пополнив фонд растительных остатков. Разложилось за июнь—сентябрь 8,7 т/га растительного вещества, из них 3,2 т/га корней в слое 30—100 см.

Продукция и минерализация растительного вещества в агроценозе разделены во времени. Основной прирост фитомассы осуществляется за полтора месяца: конец июня — начало августа; интенсивное разложение растительных остатков происходит в сентябре.

Соответственно темпам продуцирования и разложения растительного вещества круговорот азота в агроценозе пшеницы делится на три периода: раннелетний — ведущими являются процессы выноса азота из почвы растениями; летний — процессы выноса азота и поступление его в почву при минерализации растительных остатков уравновешены; осенний — процессы освобождения азота из растительных остатков и поступление его в почву резко преобладают над процессами выноса (табл. 2). Несовместимость во времени процессов потребления азота и поступления его в почву из растительных остатков является причиной, нарушающей бесперебойный круговорот азота в агроценозе.

Общий вынос азота растениями из почвы достигает 164 кг/га за сезон, с зерном безвозвратно отчуждается 50 кг/га. В растительных остатках после уборки остается на поверхности почвы около 50 кг/га, в слое почвы 0—30 см — около 45 и в слое 30—100 см — около 20 кг/га азота.

Баланс азота, учитывающий азотфиксацию, позволяет приближенно оценить его закрепление в органическом веществе почвы или освобождение из последнего. Количество несимбиотически фиксированного азота определялось ацетиленовым методом на газовом хроматографе на вторые-третьи сутки после взятия образцов. Пробы почвы увлажнялись до 50% от полной влагоемкости и инкубировались в течение 4 сут при комнатной температуре. Определения азотфиксации проводились на целине, в поле пшеницы и в паровых полях в 1976—1977 гг. (табл. 3).

Величина актуальной азотфиксации в слое почвы 0—25 см меняется в течение двух сезонов от 0 до 0,87 на целине, 0,50 в поле пшеницы и 0,12 кг/га · сут в паровых полях. В пересчете на 120 дней вегетационного сезона актуальная азотфиксация в верхнем слое южного чернозема составляет 12—35 кг/га, т. е. лежит в пределах, характерных для черноземов [5]. Однако как показали проведенные исследования, к актуальной азотфиксации способны и нижние горизонты почв вплоть до глубины 1 м. Следует специально отметить, что интенсивность азотфиксации с глубиной не уменьшается, а в большинстве случаев даже повышается (табл. 4). В целом на метровый слой почвы величина актуальной азотфиксации лежит в пределах 75—125 кг/га · сезон с минимумом в паровых полях и максимумом на целине.

Таблица 3

Количество фиксированного азота микробными ассоциациями южного чернозема кг/га.сут на слой

Экосистема	Глубина почвенного слоя, см	1976 г.					1977 г.					Среднее
		20/V	22/VI	15/VII	13/VIII	17/IX	20/V	23/VI	28/VII	1/IX	25/IX	
Засушливая степь (целина)	0—25	0,56	0,47	0,58	0,87	0,00	0,05	0,07	0,09	0,20	0,05	0,29
	25—100	2,18	1,46	0,00	0,90	0,00	0,34	0,71	0,52	1,00	0,17	0,73
	0—100	2,74	1,93	0,58	1,77	0,00	0,39	0,78	0,61	1,20	0,22	1,02
Первая культура пшеницы по плоскорезному пару	0—25	0,40	0,30	0,50	0,22	0,00	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	0,28
	25—100	1,41	1,21	0,00	0,61	0,00	»	»	»	»	»	0,65
	0—100	1,81	1,51	0,50	0,83	0,00	»	»	»	»	»	0,93
Пар плоскорезный	0—25	0,14	0,24	0,26	0,16	0,00	0,08	0,09	0,10	0,14	0,03	0,12
	25—100	0,71	1,00	1,02	0,61	0,00	0,35	0,43	0,44	0,60	0,10	0,53
	0—100	0,85	1,24	1,28	0,77	0,00	0,43	0,52	0,54	0,74	0,13	0,65
Пар отвальный	0—25	0,25	0,20	0,00	0,11	0,00	0,09	0,09	0,11	0,13	0,02	0,10
	25—100	0,90	0,80	1,00	0,60	0,00	0,41	0,48	0,62	0,77	0,14	0,57
	0—100	1,15	1,00	1,00	0,71	0,00	0,50	0,57	0,73	0,90	0,16	0,67

Процесс азотфиксации чрезвычайно динамичен и его интенсивность меняется как в течение сезона, так и в разные сезоны, падая в отдельные моменты времени до нуля (см. табл. 3). Несмотря на то, что обработка почвы изменяет ее водопроницаемость, аэрацию и тепловые свойства, а наличие или отсутствие растений сказывается на водном режиме почвы и поступлении в почву органических веществ, доступных микроорганизмам, основные черты динамики азотфиксации присущи всем вариантам исследуемой почвы. Максимальная величина азотфиксации выше, а минимальная ниже в 1976 г. Первый максимум азотфиксации отмечается в 1976 г. в конце мая, второй — в июле в почве плоскорезного пара и в августе в почве целины и пшеничного поля. В конце сезона азотфиксация падает до нуля во всех вариантах. В 1977 г. идет повышение величины азотфиксации с мая до начала сентября. По-видимому, динамика процессов в микробных популяциях почвы зависит от внутреннего ритма развития микробиоценоза, который лишь в малой степени контролируется такими факторами, как воздушный, тепловой и водный режимы.

Данные табл. 3 послужили основой для оценки величины азотфиксации в балансе N в поле пшеницы (табл. 5) и в паровых полях (см. схему). Если бы фиксированный микроорганизмами азот в течение сезона трансформировался в нитраты, то в нитратном фонде почвы осенью должно было бы остаться 310 кг/га азота (табл. 5). Однако в нитратном фонде найдено лишь 60 кг/га азота. Следовательно, 250 кг/га азота частично закрепилось в ор-

Таблица 4

Актуальная азотфиксация в южном черноземе мкг/г сут в 1977 г.

Глубина почвенно- го слоя, см	Засушливая степь (цели- на)		Пар			
			плоскорезный		отвальный	
	20/V	1/IX	20/V	1/IX	20/V	1/IX
0—10	0,014	0,075	0,026	0,071	0,040	0,062
10—25	0,020	0,071	0,035	0,052	0,040	0,051
25—50	0,030	0,087	0,036	0,052	0,040	0,064
50—100	0,030	0,091	0,031	0,066	0,043	0,087

ганическом веществе почвы, частично перешло в атмосферу в процессе денитрификации.

Таким образом (если величины азотфиксации и денитрификации азота в почве под растениями направлены в сторону его закрепления в органическом веществе почвы).

Баланс органического вещества и азота в почве паровых полей показывает обратную картину — минерализацию органического вещества почвы и освобождения из него значительных количеств азота (см. схему). Поступление азота в почву плоскорезного пара за год составило 107,6 кг/га, из них 33,9 — за счет разложения растительных остатков, 65 — за счет азотфиксации и 8,7 кг/га за счет привноса с атмосферными осадками. Сорняки поглощают 37,4 кг/га, иммобилизация азота, рассчитанная по повышению его концентрации в разлагающейся соломе, составила 27,7 кг/га.

Если фиксированный микроорганизмами азот переходит в фонд нитратов в течение этого же года, то запас азота в нитратах в метровой толще должен бы составлять в мае 1978 г. 159,5 кг/га. Фактически он был равен 133 кг/га. Будем считать, что 26,5 кг/га азота мигрировали ниже метра. В слое почвы 100—200 см прибыль азота в нитратном

Баланс азота в почве парового поля кг/га · год, плоскорезная обработка, V/1977 — V/1978 г.



Баланс в почве:
в слое 0—100 см: $117,0 + 33,9 + 8,7 + 65,0 - 27,7 - 37,4 = 159,5$;
 $133,0 - 159,5 = -26,5$;
в слое 100—200: $94,0 + 26,5 = 120,5$; $174,6 - 120,5 = +54,1$;
в слое 200—300: $29,8 - 18,0 = +11,8$.
Приращение запаса азота нитратного фонда в слое почвы 0—300 см за год $65,0 + 54,1 + 11,8 = 130,9$ кг/га.

Таблица 5

Баланс азота в агроценозе пшеницы при плоскорезной обработке почвы, кг/га сезон 1976 г.

Запас N в нитратах в слое 0—200 см, кг/га		Изменение в запасах нитратов	Поступление азота в почву			
V	IX		из растительных остатков	с осадками	в процессе азот-фиксации	всего
220	60	—160	136	8	110	254

Вынесено азота из почвы		Закрепилось азота в органических соединениях почвы	Баланс азота $220+254=474$ $474-164=310$ $310-60=250$
растениями	в процессе денитрификации		
164	(не менее 250)		

Таблица 6

Распределение нитратного азота в почве, N кг/га

Слой почвы, см	Засушливая степь (целина)		Яровая пшеница (плоскорезная обработка)		Засушливая степь (целина)		Пар			
							плоскорез- ный		отвальный	
	1976				1977	1978	1977	1978	1977	1978
	20/V	20/IX	20/V	20/IX	28/V	30/V	28/V	30/V	28/V	30/V
0—100	44	8	117	32	11	12	117	133	187	307
100—200	36	Следы	105	25	Не опр.	2	94	175	96	148
200—300	6	»	17	Следы	»	Следы	18	30	13	25
0—300	86	8	239	57	»	14	229	338	296	480

Примечание. Яровая пшеница 1967 г. и пары 1977 г. расположены на разных участках; целинная степь — один и тот же участок.

фонде за год составила 80,6 кг/га. Следовательно, 54,1 кг/га азота освободилось из органического вещества почвы (26,5 кг/га мигрировало из верхнего слоя). В слое почвы 200—300 см приращение нитратного азота равнялось 11,8 кг/га (см. схему).

Таким образом, общее увеличение запаса нитратного азота в трехметровой толще почвы парового поля с плоскорезной обработкой составило за год 130,9 кг/га, в том числе 65,0 за счет азотфиксации и 65,9 кг/га за счет минерализации почвенного органического вещества. В почве парового поля с отвальной обработкой увеличение запаса нитратного азота за год достигло 174,3 кг/га; из них 90,0 за счет азотфиксации и 84,3 кг/га за счет минерализации почвенного органического вещества.

Возникает вопрос, где идет разрушение органического вещества и где осуществляются процессы аммонификации и нитрификации? Эти процессы могут протекать в обрабатываемом слое, откуда накопившиеся нитраты с влагой передвигаются вниз по профилю. Допустимо также предположение, что эти процессы происходят во всей почвенной толще, содержащей гумус.

Изучение нитратного режима в почве паровых полей показало, что в толще почвы 0—300 см обнаруживается 2 максимума содержания нитратов: в слое 0—30 см, запас нитратов в котором для обоих паровых полей составляет в среднем около 15 кг азота на слой 10 см, и в слоях 70—140 (плоскорезный пар) и 50—110 см (отвальный пар), запас нитратов в которых — в среднем около 20 и 35 кг азота на слой в 10 см соответственно. Увеличение запаса нитратов в течение сезона в трехметровой толще почвы происходит в основном за счет нижележащего максимума.

Динамичные нитратные профили с максимумом нитратов ниже 50—100 см и заметным содержанием нитратов вплоть до глубины 300 см — современные образования. Они отсутствуют в целинном черноземе, распределение нитратов в котором отличается повышенным их содержанием в верхних 20 см и резким спадом вниз по профилю почвы.

В отдельные периоды в почве целинной степи нитраты обнаруживаются также на глубине 200—300 см, но в течение этого же года их содержание снижается до следовых количеств (табл. 6). Таким образом, в природном биогеоценозе мы наблюдаем типичные для биологического круговорота пульсирующие процессы. В почве агроценозов пульсация проявляется также достаточно четко, но захват нитратов в биологический круговорот не останавливает их геохимическую миграцию в нижние слои почвы. Причиной накопления нитратов на глубине ниже одного метра в пахотных почвах считают постепенное перемещение нитратов вниз по профилю вместе с гравитационной влагой [6].

Проведенный нами совмещенный анализ баланса влаги и нитратов показывает, что в отдельные периоды перемещение нитратов по профилю объясняется передвижением влаги вниз или подтягиванием ее вверх. В других случаях (например, в августе — сентябре, когда влага испаряется из всей толщи, а нитраты прибывают во всей толще почвы) динамику нитратов трудно связать с движением воды. Вероятно, увлажнение и прогревание почвы к концу лета активизируют микробиологическую деятельность во всем гумусном слое почвы.

Таким образом, экспериментальные данные подтверждают высокую интенсивность трансформации углеродного и азотного фонда южного карбонатного чернозема при введении его в активный сельскохозяйственный оборот, особенно при использовании в отвальной системе обработки почвы. Применение плоскорезной системы обработки уменьшает непроизводительный расход биологического фонда почвы, но не решает в полной мере задачу оптимизации его использования. Очевидно, совершенствование системы почвозащитного земледелия должно идти по пути дальнейшей минимализации обработки почвы, особенно в паровых полях, совершенствования системы севооборотов и применения органических и минеральных удобрений.

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Поступила в редакцию
Новосибирск, 24/VII 1979
ВНИИ Зернового хозяйства ВАСХНИЛ,
Новосибирск

ЛИТЕРАТУРА

1. Кирюшин В. И., Лебедева И. Н. Опыт изучения изменения органического вещества черноземов Северного Казахстана при их сельскохозяйственном использовании. — Почвоведение, 1972, № 8, с. 128—133.
2. Волков Е. Д., Гайнутдинова Е. А., Калинин А. Я., Лихтенберг А. И. Коэффициенты использования питательных веществ из почвы яровой пшеницы. — Агрохимия, 1976, № 11, с. 79—82.
3. Зайцева А. А. и др. Особенности динамики нитратного азота в черноземах южных карбонатных и каштановых почвах Целиноградской области. — В кн.: К вопросам использования минеральных удобрений в Северном Казахстане, т. VIII, вып. 2. Кайнар, 1978.
4. Зайцева А. А., Кирюшин В. И., Рязанова Г. И. Биологическая активность почв черноземной зоны в связи с интенсивностью процессов мобилизации азота. — В кн.: Агропочвоведение и мелиорация солонцов. Целиноград, 1975, с. 3—26.
5. Мишустин Е. Н., Шемаханова Н. М., Калининская Т. А. Усвоение молекулярного азота свободноживущими и симбиотическими микроорганизмами. — В кн.: Ресурсы биосферы, вып. 1. Л., Наука, 1975, с. 260—284.
6. Ильин В. Б. Агрохимические свойства каштановых почв Кулундинской степи. — В кн.: Почвы Кулундинской степи. Новосибирск, Наука, 1967, с. 175—225.

A. A. Titlyanova, V. I. Kiryszin, I. P. Ochinko,
L. E. Revensky, I. L. Klevenskaya

CARBON AND NITROGEN CYCLING IN THE AGROECOSYSTEMS
ON THE KAZAKHSTAN SOUTH CHERNOZEMS

The paper presents the carbon and nitrogen balance in the fallow and wheat agroecosystem (the first culture after the fallow) under the soil protection system of farming. The nitrogen balance (with the estimate of nitrogen fixation) shows that in wheat agroecosystem 250 kg/ha N is fixated partly in the soil organic matter and transferred partly to the atmosphere with the denitrification. In the fallow fields from soil organic matter is released and transferred in the nitrates about 66 (nonmoldboard cultivation) and 84 (plowing) kg/ha N.

The use of nonmoldboard cultivation decreases the humus mineralization and reduces the unproductive expenditure of nitrogen soil reserve.

Н. А. ТИХОМИРОВА

БАЛАНС УГЛЕРОДА И АЗОТА НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РАЗЛОЖЕНИЯ ТРАВЯНОЙ ПОДСТИЛКИ

Изучение совокупности обменных процессов химических элементов, в первую очередь углерода и азота, между мертвыми растительными остатками, почвой и атмосферой является необходимым звеном исследования и построения общей системы круговорота веществ в биогеоценозе (БГЦ). Данная совокупность обменных процессов базируется на процессе разложения растительного материала, образующегося в результате отмирания надземных и подземных органов растений.

Разложение растительных остатков представляет собой трансформацию исходных органических соединений, приводящую, с одной стороны, к частичной и полной минерализации, с другой — к образованию специфических почвенных органических соединений — гумусовых веществ. Получение количественных оценок, характеризующих различные этапы трансформации растительного органического вещества, процессы минерализации и гумификации, их соотношение, а также процессы «обновления» гумуса почвы, является насущной задачей почвоведения, биогео- и агроценологии.

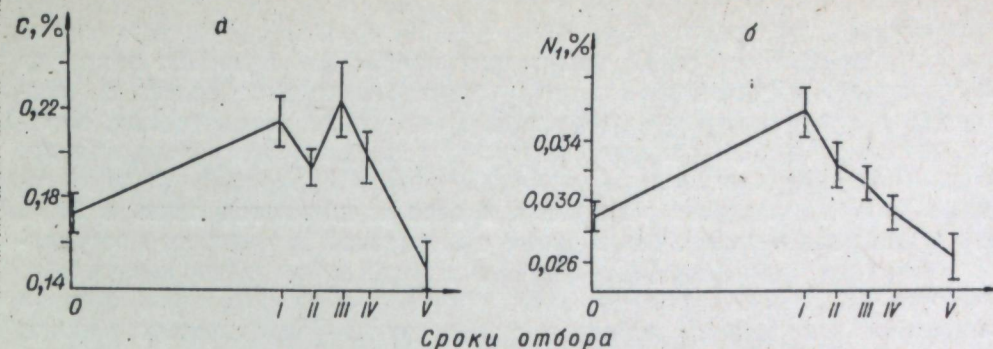
Методов получения точных количественных оценок, отражающих течение данных процессов в природных условиях, нет. Поэтому исследователям приходится прибегать к помощи моделей и оценивать интенсивности процессов в экспериментальных условиях, по возможности приближая их к природным.

С помощью модельных опытов мы изучали процессы трансформации отмерших надземных органов растений одного из характерных для лесостепной зоны Западной Сибири луговых БГЦ — разнотравно-бобовейникового луга на черноземно-луговой солонцевато-солончаковой почве (место исследований — Новосибирская обл., стационар «Караичи»).

В опыте А исследовались процессы, происходящие в сформировавшейся подстилке при поступлении в нее ветоши в течение года. Путем ежемесячного добавления определенных порций ветоши к известному количеству подстилки имитировались природные процессы поступления ветоши в подстилку, поскольку в луговых БГЦ в течение всего периода вегетации происходят процессы отмирания зеленых частей растений, превращения их в ветошь, которая затем теряет связь с растениями (обламывается, осыпается) и поступает в подстилку. В другом опыте (Б) исследовалось разложение однократно заложенной на год порции ветоши — исходного материала для образования подстилки. Постановка, методика проведения и основные результаты опыта А представлены в предыдущих публикациях [1—4].

В данной работе анализируется опыт Б и проводится сравнение интенсивностей процессов минерализации растительных остатков и формирования в почве комплекса прогумусовых соединений из продуктов разложения в отсутствие притока свежего материала (ветоши) к разлагающемуся (в опыте Б) с интенсивностями соответствующих процессов в опыте А, где имитировалось поступление ветоши в подстилку. Сопоставляются полные балансы С и N в различных условиях опыта.

Опыт Б, как и опыт А, проводился в 10 повторностях. На экспериментальных площадках (0,25 м² каждая) почва до глубины 10 см была заменена суглинком с низким содержанием С и N (см. рисунок). Поверх суглинка укладывалась ветошь (73 г/0,25 м²). Количество мигрирующих в почву продуктов разложения ветоши оценивалось методом



Динамика концентрации органического углерода (а) и общего азота (б) в верхнем (0—2 см) слое суглинка, $\pm m$.

Ось ординат — концентрации С, % — (а); N, % — (б); ось абсцисс — сроки отбора проб: 15/X.72 г. — (0); 22/V.73 г. — (I); 25.VI.73 г. — (II); 25/VII.73 г. — (III); 22/VIII.73 г. — (IV); 20/X.73 г. — (V).

определения убыли и прибыли С и N в различных слоях суглинка, что дает представление об интенсивности накопления органического вещества в почве. После 9 и 12 мес разложения ветоши площадки демонтировали и определяли количества С и N в неразложившейся ветоши и в слоях суглинка 0—1, 1—3, 3—6 и 6—10 см. Кроме того, ежемесячно отбирали пробы верхнего слоя суглинка 0—2 см для анализа на содержание С и N. Углерод везде (включая исходные ветошь и суглинок) определяли по методу Тюрина, N — по методу Кьельдаля.

Таким образом, нам были известны количества С и N в исходном суглинке, поступившие в опыт в составе ветоши, и количества С и N, оставшиеся в суглинке, и неразложившейся ветоши в конце опыта. Кроме того, сумма приращений количеств С и N в суглинке (по периодам наблюдений) дает нам минимальную оценку поступления С и N в суглинок за год, сумма отрицательных изменений — минимальную оценку потерь С и N за год. Зная эти параметры, можно построить балансы С и N в разлагающемся материале и суглинке за год и сравнить их с соответствующими балансами опыта А.

В опыте Б разложение материала (ветоши) идет довольно медленно (табл. 1): за девять с лишним месяцев потери в весе составили

Таблица 1

Изменение веса проб, содержания углерода и азота при разложении ветоши (расчет на сухое вещество)

Показатель	Дата отбора проб		
	15/X 72 г.	25/VII 73 г.	20/X 73 г.
Вес пробы (M $\pm m$) г/0,25 м ² . .	73,1 $\pm$ 2,6	63,7 $\pm$ 2,8	50,9 $\pm$ 5,4
% к исходному	100,0	87,1	69,6
Концентрации в растительных остатках (M $\pm m$), %			
углерод	37,62 $\pm$ 0,15	38,78 $\pm$ 0,46	38,58 $\pm$ 0,58
азот	0,754 $\pm$ 0,009	0,876 $\pm$ 0,027	1,232 $\pm$ 0,049
Общее содержание углерода в пробе, г/0,25 м ²	27,50	24,70	19,64
% к исходному	100,0	89,8	71,4
Общее содержание азота в пробе, г/0,25 м ²	0,551	0,558	0,627
% к исходному	100,0	101,3	113,8
Отношение С : N в растительных остатках	50	44	31

лишь 12,9%, за три последующих — 17,5% от исходного количества.

Исследуемый материал, представляющий собой в момент закладки опыта сухой, обедненный азотом субстрат, длительное время не подвергается существенным изменениям. Разложение, по-видимому, начинается только после влажного весеннего периода и наступления тепла, после чего идет с несколько увеличивающейся скоростью. Однако годовые потери исходного материала в весе оцениваются лишь в 30%. Это в два раза меньше, чем в опыте с имитацией природного поступления ветоши в подстилку (А). Опыт Б подтверждает предположение, что скорость разложения растительных остатков в значительной степени зависит от поступления свежих порций ветоши. Следовательно, оценки скоростей, получаемые в опытах, аналогичных Б, например в широко распространенных опытах по разложению растительных остатков в мешочках, всегда занижены. При разложении подстилки в условиях, максимально приближенных к природным, за год разложилось 87% количества ветоши, поступившей в подстилку [4]. Таким образом, чем меньше нарушены природные условия, тем выше в опыте скорость разложения растительных остатков.

Анализ содержания С и N (см. табл. 1) показывают, что концентрация С при разложении ветоши меняется мало, несколько нарастая за счет потерь мобильных углеводов с относительно невысоким содержанием С. Общее количество С во всем материале уменьшается аналогично уменьшению веса проб: за 9 мес теряется 10%, за 12 мес — около 29% исходного количества С.

Изменения содержания N носят противоположный характер. В процессе разложения растительных остатков N не только не теряется, как это было в опыте А, где годовые потери N достигали 60%, но даже постепенно накапливается. За первые 9 мес произошло относительное накопление N, что объясняется увеличением концентрации N за счет потери других элементов из опытного материала, общее количество N не изменилось. В последующие 3 мес шло накопление N в растительной массе: его концентрация возросла в 1,5 раза, почти на 14% увеличилось валовое количество. Абсолютное увеличение количества N связано, вероятно, с деятельностью азотфиксирующих микроорганизмов, которые весьма активны в почве лугового биогеоценоза [5]. Отношение С:N, равное 50 в исходных растительных остатках, постепенно снижается за счет потерь С и накопления N, достигая в конце опыта 31.

Оценим изменения, происходящие в суглинке, и в первую очередь в слое 0—2 см, который в опыте с добавлением ветоши проявил «активность» в накоплении прогумусовых веществ. Концентрация С в слое 0—2 см нарастала дважды за год (см. рисунок а), как и в опыте А [3], однако расчеты методом минимальных оценок показывают, что в слой 0—2 см при этом поступило лишь 2,24 г С (в расчете на площадку 0,25 м²), или 89,6 кг/га, что в 2,3 раза меньше соответствующего поступления С в опыте А (212,0 кг/га). Снижение концентрации С наблюдалось также дважды за год, причем к концу опыта концентрация С опустилась ниже исходного уровня. Сумма потерь С за год составила, как минимум, 2,88 г/0,25 м², или 115,2 кг/га, что равно таковой в опыте А (111,2 кг/га). Потери превысили поступление (в отличие от опыта А), и накопления С в слое 0—2 см за год не произошло.

В опыте Б в слое 0—2 см не накопился и азот. Энергичное увеличение концентрации N в весенний период сменилось затем устойчивым его падением в течение всего сезона до величин, ниже исходных (см. рисунок б). Минимальная прибыль N в слое 0—2 см оценивается в 0,183 г/0,25 м², или в 7,3 кг/га, против 21,3 кг/га в опыте А; минимальные потери — в 0,264 г/0,25 м², или в 10,5 кг/га (13,0 кг/га в опыте А). Определение содержания С и N в различных слоях суглинка по-

Т а б л и ц а 2

Изменения содержания углерода и азота в различных слоях суглинка (расчет на сухое вещество)

Слой, см	Дата отбора		
	15/X. 72 г.	25/VII. 73 г.	20/X. 73 г.
Концентрация С(М±m), %			
0—1	0,173±0,008	0,245±0,022	0,158±0,009
1—3	0,161±0,007	0,190±0,014	0,147±0,007
3—6	0,144±0,006	0,168±0,009	0,133±0,005
6—10	0,147±0,006	0,182±0,010	0,145±0,006
Концентрация N(М±m), %			
0—1	0,029±0,0011	0,032±0,0032	0,027±0,0007
1—3	0,028±0,0008	0,028±0,0010	0,023±0,0004
3—6	0,028±0,0007	0,025±0,0008	0,022±0,0004
6—10	0,028±0,0007	0,024±0,0011	0,020±0,0004
Отношение С:N			
0—1	6,0	7,6	5,9
1—3	5,8	6,8	6,4
3—6	5,1	6,7	6,0
6—10	5,2	7,6	7,2
Общее содержание С, г/0,25 м ²			
0—1	2,43	3,40	2,19
1—3	4,47	5,27	4,08
3—6	6,00	7,00	5,54
6—10	8,16	10,10	8,05
0—10	21,06	25,77	19,86
Общее содержание N, г/0,25 м ²			
0—1	0,402	0,444	0,375
1—3	0,777	0,777	0,638
3—6	1,161	1,041	0,916
6—10	1,554	1,332	1,110
0—10	3,894	3,594	3,039

казало (табл. 2), что в данном опыте продукты разложения подстилки поступали не только в слой 0—2 см, но и в нижележащие слои. К июлю концентрация С возросла во всей толще суглинка, но уже к октябрю опустилась во всех слоях ниже исходного уровня. Следовательно, до июля интенсивность поступления соединений углерода превышала интенсивность их минерализации, позже энергичная минерализация превысила поступление.

Во всех слоях в течение всего опыта, за исключением слоя 0—1 см в период с 15/X 1972 г. по 25/VII 1973 г., шло постепенное падение концентрации N. Это свидетельствует об отсутствии закрепления соединений азота в суглинке в данных условиях опыта в связи с явным преобладанием процессов минерализации азотсодержащих соединений над процессами их поступления в суглинок.

Прибыль С во всем слое 0—10 см составила за время опыта 4,71 г на площадку в 0,25 м², или 188,4 кг/га, убыль определяется величиной 5,91 г/0,25 м², или 236,4 кг/га. Таким образом, в суглинке минерализовались не только поступившие соединения, но и часть органических веществ, изначально в нем содержащихся. По-видимому, весеннее поступление дополнительного энергетического материала во все слои суглинка стимулировало минерализационную деятельность микроорганизмов. Полные балансы С и N в суглинке за год представлены в табл. 3.

Таблица 3

Баланс углерода и азота в слое суглинка 0—10 см за год

Статья баланса	Опыт без добавления ветоши (Б)			Опыт с добавлением ветоши (А)		
	С, кг/ га	N, кг/га	C:N	С, кг/ га	N, кг/га	C:N
Наличие в суглинке в начале опы- та	842	155,8	5,4	1295	206,0	6,3
Поступление из подстилки	188	7,3	25,8	212	21,2	10,0
Итого	1030	163,1	6,3	1507	227,2	6,6
Остаток в суглинке в конце опыта	794	121,6	6,5	1082	183,6	5,9
Потери из суглинка	236	41,5	5,7	425	43,6	9,7

Сравнение с балансами опыта А показывает, насколько меняется в целом характер превращения углерод- и азотсодержащих соединений, поступающих в почву и находящихся в ней, в зависимости от условий постановки опыта.

Несмотря на разное количество исходного растительного материала, разлагавшегося на поверхности суглинка, в суглинок поступили приблизительно равные количества углерода: 212 кг/га в опыте А и 188 кг/га в опыте Б. Количество поступившего азота резко отличались: 21,2 кг/га в опыте А и 7,3 кг/га в опыте Б. Следовательно, в опыте Б резерв азота для формирования прогумусовых соединений в почве был очень мал — в 3 раза меньше, чем в опыте А.

Интересен и характер смеси веществ, поступающих в почву.

В опыте А отношение С : N в смеси равнялось 10,0, в опыте Б — 25,8, т. е. в первом случае это были вещества, обогащенные азотом, во втором — безазотистые соединения или соединения с низким содержанием N. Возможно, при разложении ветоши в формирующейся подстилке (опыт Б) происходит предварительное обогащение органических остатков азотом и проходят начальные стадии формирования прогумусовых веществ. Азот задерживается разлагающейся массой, а в почву поступают при этом неспецифические соединения — продукты распада органического вещества растительных остатков. В опыте А в почву поступает комплекс уже сформировавшихся в подстилке, богатых азотом соединений.

Дальнейшая судьба поступивших в суглинок веществ также различна. Более доступные микроорганизмам соединения, как поступившие из подстилки, так и содержащиеся изначально в суглинке, минерализуются и теряются из суглинка, более устойчивые — закрепляются.

Потери С и N из суглинка достаточно высоки в обоих опытах. В опыте без добавления ветоши (Б) потери N почти в 6 раз превысили поступление, в опыте с добавлением ветоши (А) — в 2 раза. Потери С из суглинка в опыте Б ниже, чем в опыте А (126 и 200% соответственно от поступившего в суглинок количества). Однако существенно то, что в опыте А вещества теряются лишь из нижних слоев суглинка, как показано ранее, закрепляясь в верхнем, «активном», слое, в опыте же Б — из всех слоев, включая верхний, закрепления С и N в суглинке нет.

Величина отношения С : N в потерях показывает, что в опыте А терялись в основном безазотистые соединения, а в опыте Б — соединения, богатые азотом (С : N = 5,7). Вследствие этого, в первом случае, в суглинке идет обогащение органического вещества азотом (отношение С : N снизилось от 6,3 в начале опыта до 5,9 в конце), во втором случае — обеднение, о чем свидетельствует повышение величины отношения С : N от 5,4 до 6,5.

Таблица 4

Баланс углерода и азота в подстилке за год

Статья баланса	Опыт без добавления ветоши (Б)				Опыт с добавлением ветоши (А)			
	С		N		С		N	
	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%	кг/га	%
Поступление в подстилку в со- ставе ветоши	1100	100	22,0	100	2064	100	38,5	100
Наличие к концу опыта в под- стилке	786	71	25,1	114	727	35	16,3	42
Переход в суглинок	188	17	7,3	33	212	10	21,3	56
Потери из подстилки в виде га- зообразных соединений	126	12	0	0	1125	55	0,9	2
Прибыль в подстилке (помимо поступления с ветошью)	0	0	10,4	47	0	0	0	0

Баланс С и N в разлагающемся растительном материале также существенно отличается для двух вариантов опыта (табл. 4). Исходные количества органического вещества неодинаковы, поэтому сравнение балансов следует проводить в относительных единицах — в процентах от поступившего в опыт органического вещества растительных остатков. При разложении ветоши (опыт Б) в суглинок в виде продуктов разложения поступило за год 17% исходного количества С, приблизительно 12% составили потери из подстилки за счет полной минерализации ее органического вещества. Около 2/3 углерода сохранилось в растительной массе в составе исходных или частично трансформированных соединений. При разложении подстилки с добавлением ветоши (опыт А) в суглинок перешло за год меньшее количество углерода — 10%, а его газообразные потери из подстилки были много больше — 54%. Только 35% углерода, поступившего с растительным материалом, осталось на месте разложения.

Неодинакова при разной постановке опыта и судьба азота в ходе разложения растительных остатков. В опыте А потери азота из подстилки в составе газообразных соединений крайне малы. Основная часть азота (55%), освобождаясь из растительных остатков, поступает в суглинок, около 42% азота остается в составе органических остатков, обеспечивая их дальнейшую трансформацию. В опыте Б исходные количества азота, вероятно, недостаточны для переработки растительного материала микроорганизмами. Это служит, по-видимому, одним из стимулов к активизации процесса азотфиксации, в результате которого общее количество азота в опыте возрастает. Общая прибыль азота составила за год 10 кг/га, или 47,3% относительно количества, внесенного с ветошью.

Важную роль в процессах трансформации поступающих растительных остатков играет наличие сформировавшейся подстилки. Она служит связующим звеном между поступающим свежим растительным материалом (ветошью) и почвой. В ней стабилизируется некоторый запас азота, который может мобилизоваться и включиться — опосредованно через микрофлору — в процессы трансформации свежесопавших растительных остатков. Наличие сформировавшейся подстилки в опыте А и отсутствие ее в опыте Б сказываются на характере всей совокупности процессов преобразования органического вещества.

Подводя итог всему изложенному выше, отметим основные отличия баланса С и N в опытах, проведенных в разных условиях.

В опыте с добавлением ветоши к подстилке в течение года разложение органических остатков шло интенсивно, из подстилки в больших количествах терялся углерод, азот же сохранялся и поступал в значи-

тельных количествах в почву в составе, по-видимому, уже сформировавшегося в подстилке комплекса предшественников гумусовых веществ. Большая часть поступивших в суглинок соединений закрепились в суглинке.

В опыте по разложению однократной порции ветоши, отражающем, по сути дела, начальные стадии формирования подстилки, разложение исходного материала идет медленно. Недостаток азота, необходимого для процессов трансформации, восполняется азотфиксацией и закреплением N в разлагающейся массе. Продукты распада исходных соединений мигрируют в суглинок, однако не закрепляются там, а полностью минерализуются и теряются. Гумификационные процессы развиваются, вероятно, в формирующейся подстилке и не захватывают даже поверхностных слоев суглинка.

Сравнение результатов опытов позволяет сделать следующие выводы.

1. Подстилка играет существенную роль в трансформации азотных соединений разлагающихся растительных остатков: на стадии формирования подстилки в ней происходит абсолютное накопление азота, в «зрелой» подстилке происходит формирование мобильных азотсодержащих соединений — предшественников гумуса, мигрирующих в почву.

2. Интенсивности процессов минерализации и гумификации органического вещества в подстилке возрастают при постоянном поступлении в подстилку свежих порций ветоши, т. е. в условиях, моделирующих природные обменные процессы.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Тихомирова Н. А. Разложение подстилки в луговом и степном биогеоценозах и построение баланса углерода. — В кн.: Топологические аспекты изучения поведения вещества в геосистемах. Иркутск, 1973, с. 123—128.
2. Титлянова А. А., Тихомирова Н. А. Трансформация элементарного химического состава растительного материала в системе: зеленая фитомасса — ветошь — подстилка. — Изв. СО АН СССР, 1975, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 98—106.
3. Тихомирова Н. А. Разложение подстилки в луговом и степном биогеоценозах. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, т. II. Новосибирск, Наука, 1976, с. 389—396.
4. Титлянова А. А., Тихомирова Н. А. Биологический круговорот углерода в травяных экосистемах. — В кн.: Проблемы сибирского почвоведения. Новосибирск, Наука, 1977, с. 73—96.
5. Клевенская И. Л. Таксономический состав азотфиксирующих микроорганизмов и количество фиксированного азота. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, т. II. Новосибирск, Наука, 1976, с. 384—389.

N. A. Tikhomirova

CARBON AND NITROGEN BALANCE AT DIFFERENT STAGES OF THE GRASS LITTER DECOMPOSITION

Model experiments on decomposition of aboveground plant residues: dead phytomass — initial material for formation of litter — and formed litter were carried out in one of the meadow biogeocenosis of forest — steppe zone of the Baraba lowland.

The decomposition of dead phytomass was characterised by slow mineralization, low losses of carbon, absolute increase of nitrogen content. The products of decomposition, which migrate to the soil, were completely mineralized and lost.

The transformation of organic residues in the formed litter was accompanied by high losses of carbon. Nitrogen remained and considerable quantity of it migrated to the soil. The great deal of compounds, which migrated from the litter to the soil, was fixed, taking part in the formation of humus.

А. В. АГАФОНОВ, А. Г. МАЙСТРЕНКО

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СИНАПТОМАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ДЕСИНАПТИЧЕСКОГО МУТАНТА КУКУРУЗЫ dsy-A 344

Для выяснения генетических механизмов регуляции мейоза выделялись мутантные линии кукурузы, имеющие нарушения в отдельных этапах мейоза. На уровне световой микроскопии изучена мутация, обозначенная символом dsy-A 344, которая контролируется одним рецессивным геном и вызывает десинапсис хромосом [1]. Настоящая работа проведена на ультраструктурном уровне с целью проверить, не связан ли десинаптический эффект гена dsy-A 344 с влиянием его на формирование синаптомального комплекса (СК). Роль СК в осуществлении правильной конъюгации гомологичных хромосом и кроссинговера в мейозе достаточно широко освещена в литературе [2—6].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мейотическая мутация, вызванная геном dsy-A 344 в гомозиготном состоянии, характеризуется обоим полюс стерильностью, поэтому для ее поддержания используются гетерозиготные носители этого гена, которые полностью фертильны. Для работы использовано расщепляющееся потомство от самоопыления гетерозиготных носителей гена dsy-A 344, в котором появляются гомозиготные по этому гену растения. Анализ мейоза с помощью ацетокарминовой методики позволил выбрать мутантные и нормальные растения.

Для каждого растения фиксировали отдельные пыльники на стадии лептотены, зиготены и пахитены, т. е. на тех стадиях профазы I, когда происходит образование СК. Пыльники фиксировали 3%-ным глутаральдегидом на фосфатном буфере в течение 4 ч, промывали буфером в течение 1 ч и дофиксировали 2%-ным раствором OsO₄ на фосфатном буфере с добавкой сахарозы в течение 15 ч. Затем материал обезживали спиртом и ацетоном и заливали в аралдит. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и просматривали под электронными микроскопами JEM-7 и Tesla BS-613.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В материнских клетках пыльцы исходной линии A 344 на стадии лептотены в хромосомах выявляются осевые тяжи, имеющие размытые края и лежащие среди глыбок слабоконденсированного хроматина. В зиготенных клетках встречаются осевые тяжи наряду с полностью сформированным СК. На этой стадии вновь образованный СК имеет центральный элемент, уступающий по плотности пахитенному.

В пахитене (рис. 1) СК достигает наибольшей выраженности, центральный элемент по электронной плотности уступает боковым. На поперечном срезе СК представлен в виде трех параллельных полос, что соответствует двум элементам и одному центральному. Центральный и боковые элементы примерно одинаковы по ширине, которая составляет 400—500 Å. На центральное пространство приходится около 1000 Å.

В ядрах материнских клеток пыльцы стерильных растений линии dsy-A 344 на стадии лептотены обнаруживаются типичные предшественники боковых элементов СК, представленные осевыми тяжами хромосом. На стадии зиготены в ядрах присутствуют как неспаренные боковые элементы СК, так и отдельные фрагменты типичного СК.

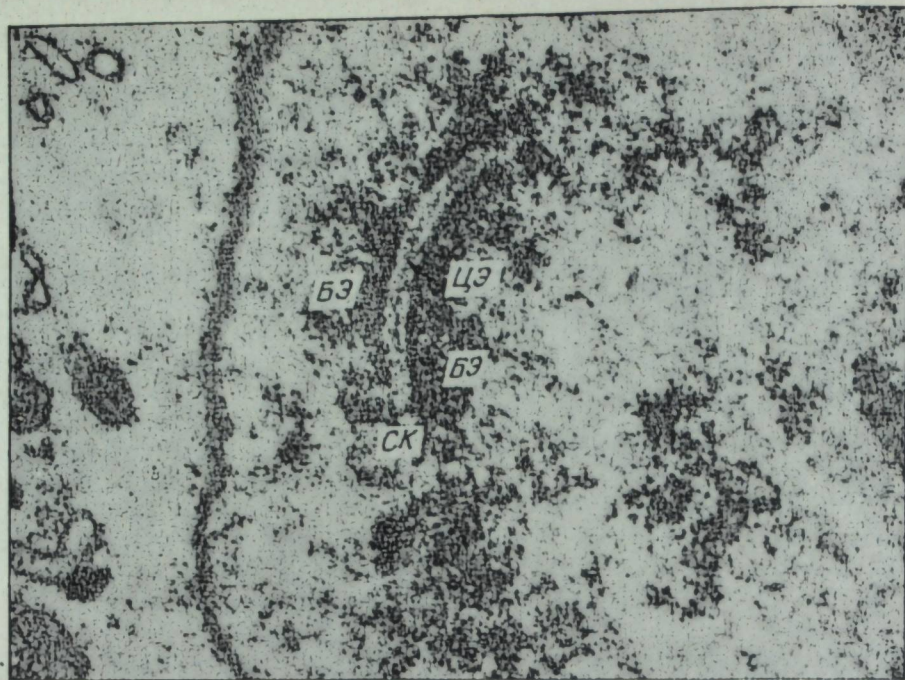


Рис. 1. Ядро материнской клетки пыльцы кукурузы на стадии пахитены. X 10 000.
СК — синаптонемальный комплекс, БЭ — боковой элемент синаптонемального комплекса,
ЦЭ — центральный элемент синаптонемального комплекса.

Стадия пахитены в клетках мутанта сильно отличается от нормальной пахитены наличием неспаренных боковых элементов и относительно малым количеством фрагментов сформированного СК. По морфологии фрагменты СК линии dsy-A344 сходны с СК исходной линии, в нем хорошо выражены все элементы и сохраняются правильные пространственные отношения между ними (рис. 2). Кроме того, в ядрах встречаются участки СК, в которых боковые элементы начинают расходиться под острым углом, нарушая характерную для СК структуру.

По данным световой микроскопии [1], хромосомы линии dsy-A344 в пахитене на большем своем протяжении лежат раздельно, и только в некоторых местах наблюдается синапсис. Видимо, фрагменты СК образуются в тех местах, где гомологичные хромосомы находятся в состоянии синапсиса.

На основании наших наблюдений нельзя сделать правильный вывод о том, имеем ли мы в пахитене дело с затянувшимся образованием СК, которое должно было закончиться в зиготене, или уже в пахитене имеет место разрушение частично сформированного СК. В том случае, если частичный синапсис проходит по случайным участкам хромосом, то на вопрос о динамике спаривания гомологов в профазе I десинаптического мутанта не поможет ответить даже полная реконструкция ядра на основе серийных срезов.

В настоящее время процесс синапсиса подразделяют на стадию выравнивания (alignment) парных мест на гомологичных хромосомах и стадию образования СК [3, 7]. Процесс выравнивания, вероятно, необходим для того, чтобы сблизить гомологичные хромосомы настолько, чтобы в некоторых местах начали действовать силы образования СК. Предполагается, что силы спаривания действуют через некоторую форму соединительных волокон между гомологичными боковыми элементами, при этом критическое расстояние оценивается в 2000—3000 Å [8].

У линии dsy-A344, по нашим наблюдениям, первый этап спаривания проходит нормально. В хромосомах сформированы предшествен-

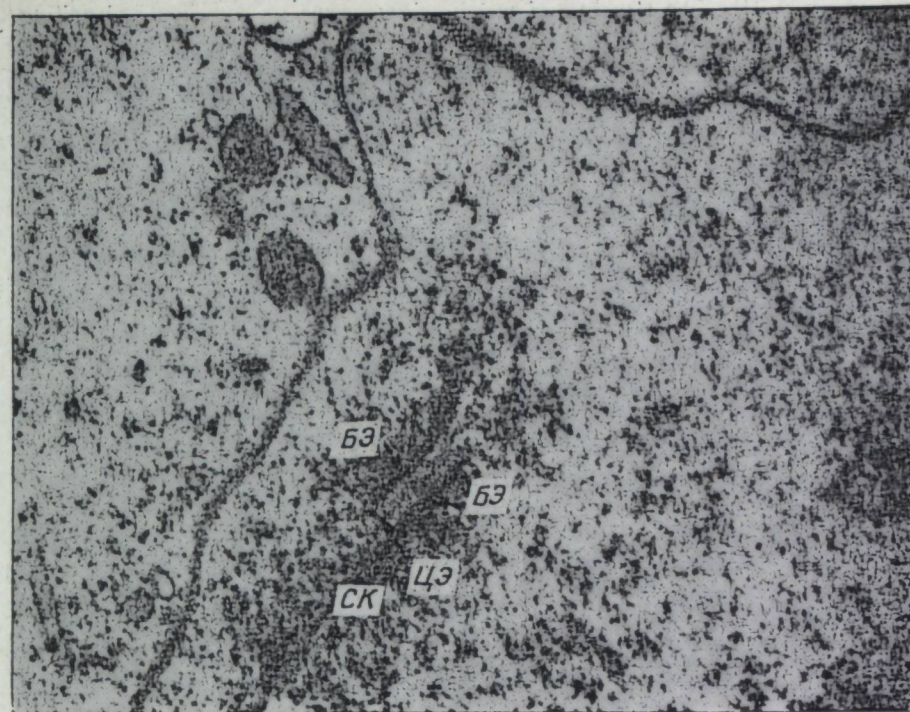


Рис. 2. Ядро материнской клетки пыльцы десинаптического мутанта кукурузы на стадии пахитены. X 11 500.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

ники боковых элементов, сближение гомологов дает возможность инициировать построение СК, но этот процесс не завершается. Показано, что в основе разворачивания событий в мейозе лежат отдельные ферментативные процессы [7]. Возможно, что у этой линии мутацией затронут фермент, участвующий в образовании первичных соединительных волокон между элементами СК, но не менее вероятно, что мутация нарушила структуру одного из строительных полипептидов СК, белковая природа которого в настоящее время установлена [9].

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Голубовская И. Н., Машенков А. С. Генетический контроль мейоза. Сообщение II. Десинаптический мутант у кукурузы, индуцированный N-нитрозо-N-метилмочевниной. — Генетика, 1976, т. 12, 2, с. 7.
2. Moses M. J. Chromosomal structures in crayfish spermarocytes. — J. Biophys. and Biochem. Cytol., 1956, 2, p. 215—217.
3. Moens P. B. The structure and function of the synaptonemal complex in *Lilium longiflorum* sporocytes. — Chromosoma, 1968, 23, p. 418—451.
4. Westergaard M., Wettstein D. The synaptonemal complex. — Annual. Rev. Genet., 1972, 6, p. 71—110.
5. Gillies C. B. Ultrastructural analysis of maize pachytene karyotypes by the dimensional reconstruction of the synaptonemal complexes. — Chromosoma, 1973, 43, p. 145—176.
6. Gillies C. B. An ultrastructural analysis of chromosomal pairing in maize. — Comp. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, 1975, v. 40, 13, p. 135—161.
7. Stern H., Hotta Y. Biochemical controls of meiosis. — Annual. Rev. Genet., 1973, 7, p. 37—66.

8. Moens P. B. The fine structure of meiotic chromosome polaryzation and pairing in *Locusta migratoria* spermatocytes.— *Chromosoma*, 1969, 28, p. 1—25.
9. Comings D. E., Okada T. A. Whole mount electron microscopy of meiotic chromosomes and synaptonemal complex.— *Chromosoma*, 1970, 30, p. 269—286.

A. V. Agafonov, A. G. Maystrenko

THE ELECTRON MICROSCOPY STUDY THE SYNAPTONEMAL COMPLEX OF DESYNAPTIC MUTANT IN MAIZE DSY-A 344

The presence of the separate fragments of the synaptonemal complex (SC), morphology of which didn't differ from SC of the initial normal line A 344, was demonstrated in meiotic nuclei of sterile plants of maize line dsy-A 344. The localisation of these SC-fragments in pachytene chromosomes seems to correspond to the places of the synapsis of homologous chromosomes, which lie separately almost all the way along.

УДК 576.312.34

З. ЗАРИПОВА, А. И. ЩАПОВА

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИБРИДОВ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПОКОЛЕНИЙ ГЕКСАПЛОИДНОГО ТРИТИКАЛЕ С ГЕКСАПЛОИДНОЙ ПШЕНИЦЕЙ

Создание гексаплоидных форм тритикале с неполным набором хромосом ржи, а также пшенично-ржаных замещенных линий представляет интерес для цитогенетических и селекционных исследований. Возможность замещения отдельных хромосом пшеницы хромосомами ржи впервые была продемонстрирована в 1937 г. [1]. В дальнейшем в результате цитогенетических исследований гибридов моносомных линий пшеницы с пшенично-ржаными дополненными линиями установлено, что каждая из 7 пар хромосом диплоидной культурной ржи достаточно полно замещает в геноме мягкой пшеницы только определенные гомеологичные ей хромосомы.

В последние годы в кариотипах ряда сортов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к бурой ржавчине, обнаружено присутствие пары спутничных хромосом ржи 1R вместо пары хромосом пшеницы 1B [2, 3], а среди вторичных гексаплоидных форм тритикале выделены формы, у которых отдельные хромосомы ржи замещены хромосомами генома Д пшеницы [4, 5]. При этом оказалось, что гексаплоидные формы тритикале, у которых хромосома ржи 2R замещена хромосомой пшеницы 2D, являются высокофертильными, а формы, у которых отсутствуют хромосомы ржи 4R, 5R, 6R или хотя бы одна из них, имеют хорошо выполненные зерновки.

В работе [6] нами показано, что гексаплоидные пшенично-ржаные амфидиплоиды с различным сочетанием хромосом ржи и генома Д пшеницы с большей частотой встречаются среди гибридов четвертого поколения гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей. Гибриды с неполным набором хромосом ржи существенно различались по озерненности колоса, выполненности зерновок, массе 1000 семян и по другим признакам.

В настоящей работе проведено кариологическое исследование гибридов первого и второго поколений гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей с целью выяснения закономерностей становления кариотипов в ранних поколениях данной комбинации скрещивания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены кариотипы гибридов первого поколения F_1 гексаплоидного тритикале ($2n=42$) с гексаплоидной пшеницей *Triticum aestivum* L. сорт Саратовская 29, гибридов второго поколения F_2 , полученных в результате самоопыления F_1 , и гибридов $F_2(BC_1)$, полученных посредством опыления растений F_1 пыльцой пшеницы сорта Саратовская 29. Гибриды выращивали в теплице. Каждое растение было изолировано. Кариологическое исследование растений проведено в период кушения. Методика дифференциальной окраски хромосом подробно описана в работах [7, 8].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гибриды первого поколения F_1 , полученные в результате скрещивания гексаплоидного тритикале AABBR с гексаплоидной пшеницей *Triticum aestivum* L. сорт Саратовская 29, AABVDD содержали 35 хромосом пшеницы и 7 хромосом ржи. Известно, что хромосомы ржи с хромосомами пшеницы не конъюгируют. В $A1$ мейоза данных гибридов, геномная формула которых AABVDR, унивалентные хромосомы случайно расходятся к разным полюсам, образуя 64 типа гамет, различающихся по числу хромосом геномов Д и R (табл. 1). Если бы все эти гаметы были жизнеспособными, то в F_2 следовало бы ожидать 225 различных типов зигот (табл. 2). Причем каждый из этих типов встречался бы с различной частотой. Наиболее часто встречались бы зиготы, число хромосом Д и R геномов которых близко к 7.

В F_1 из 108 посеянных гибридных зерен возшло 101 растение. Фертильность гибридов оказалась очень низкой. Часть растений была полностью стерильной, озерненность остальных составила 3,43 зерна на колос, или 0,21 зерна на колосок. Озерненность исходной формы тритикале была равна 2,6 зерна на колосок.

Всхожесть семян и выживаемость гибридов F_2 оказались значительно ниже, чем в F_1 . Из 240 посеянных семян возшло только 109 растений, 31 из них погибло до кушения. Из оставшихся 78 растений 24 были полностью стерильными, и только 54 завязали семена (22,5% от числа посеянных семян, 49,54% от числа возшедших растений). Почти все проанализированные растения F_2 имели несбалансированное число хромосом. Размах изменчивости по общему числу хромосом составил 40—49. Кариотипы гибридов F_2 различались не только по общему числу хромосом, но и по количеству хромосом ржи и пшеницы.

Среди 34 кариологически изученных растений обнаружено 26 типов зигот, различающихся по числу хромосом геномов Д и R (табл. 3). Кариотипы 12 растений (восьми различных типов 99, 110, 111, 113, 115, 126, 128, 143) по числу хромосом ржи и пшеницы близки гибридам F_1 . Пять растений этой группы были полностью стерильными. Фертильность остальных очень низкая, за исключением одного растения.

В кариотипах шести растений (15, 45, 75, 120 типов) обна-

Таблица 1

Типы гамет гибридов F_1 *Triticale* ($2n=42$) × *Triticum aestivum* L. ($2n=42$), различающихся по числу хромосом ржи и генома Д пшеницы

Число хромосом генома Д пшеницы	Число хромосом ржи							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	1	2	3	4	5	6	7	8
1	9	10	11	12	13	14	15	16
2	17	18	19	20	21	22	23	24
3	25	26	27	28	29	30	31	32
4	33	34	35	36	37	38	39	40
5	41	42	43	44	45	46	47	48
6	49	50	51	52	53	54	55	56
7	57	58	59	60	61	62	63	64

Таблица 2

Типы зигот гибридов F_2 *Triticale* ($2n=42$) $\times$ *Triticum aestivum* L. ($2n=42$), различающиеся по числу хромосом ржи и генома Д пшеницы

Число хромосом генома Д пшеницы	Число хромосом ржи														
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
2	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
3	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
4	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
5	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
6	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105
7	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
8	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135
9	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150
10	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165
11	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180
12	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195
13	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210
14	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225

ружено по 14 хромосом ржи и от 0 до 7 хромосом генома Д пшеницы. Фертильными оказались только два растения. В потомстве гибрида 15 (75 типа) следует ожидать выщепление 42-хромосомных тритикале с добавленными хромосомами генома Д пшеницы. Гибрид 13 (15 типа) содержит 28 хромосом пшеницы и 14 хромосом ржи. По числу хромосом ржи и пшеницы он подобен исходной гексаплоидной форме тритикале.

В карิโอטיפах шести других гибридов (184, 186, 190, 201, 217 типов) преобладали хромосомы генома Д. Завязали семена только 3 растения. Озерненность гибрида 217 типа с 14 хромосомами генома Д и 6 хромосомами ржи составила 0,94 зерна на колосок. В потомстве этого гибрида следует ожидать появление растений, которые не будут содержать хромосом ржи и пшенично-ржаные дополненные линии. Озерненность остальных двух гибридов 184 и 190 типов равна 0,35—0,40. В потомстве этих гибридов могут возникнуть пшенично-ржаные замещенные линии, у которых одна или две пары хромосом генома Д будут замещены хромосомами ржи. В потомстве гибридов 116, 125, 153, 158, 159, 172 типов наряду с анеуплоидными растениями могут возникнуть константные гексаплоидные формы с различным сочетанием хромосом ржи и генома Д пшеницы.

Для проверки жизнеспособности различных типов гамет гибриды F_1 были опылены пылью исходного сорта пшеницы Саратовская 29. Всхожесть и выживаемость растений $F_2(BC_1)$ оказалась значительно выше, чем у гибридов F_2 , но ниже, чем у F_1 . Из 54 посеянных зерен взойшло 40 растений, 4 из них погибли до кущения, 7 были полностью стерильными, а 29 завязали семена (53,7% от числа посеянных зерен и 72,5% от числа взойшедших растений).

Среди 18 проанализированных растений $F_2(BC_1)$ обнаружено 9 различных типов зигот (111, 112, 113, 141, 156, 158, 170, 171, 188), образовавшихся из 9 различных типов материнских гамет (22, 30, 32, 37, 38, 48, 8, 6, 7) (табл. 4). Гамет с малым числом хромосом Д генома пшеницы и ржи не обнаружено. Вероятно жизнеспособными оказываются только те гаметы, у которых число хромосом хотя бы одного из двух неродственных геномов приближается к семи. В F_3 — F_4 поколениях гибридов $F_2(BC_1)$ возникнет большое количество пшенично-ржаных замещенных линий, а в более поздних поколениях появляются константные 42-хромосомные формы тритикале с неполным набором хромосом ржи.

Таблица 3

Характеристика кариотипов гибридов F_2 *Triticale* ($2n=42$) $\times$ *Triticum aestivum* L. I сорт Саратовская 29 ($2n=42$)

Наименова- ние гибридов	Тип зигот	Число хромосом					Число зерен на колосок
		общее	в том числе геномов				
			A	B	D	R	
1	99	42	14	14	6	8	0,05
2	99	42	14	14	6	8	0
3	99	42	14	14	6	8	0,31
4	100	43	14	14	6	9	0,42
5	111	40	14	14	7	5	0
6	113	42	14	14	7	7	0
7	115	44	14	14	7	9	0,33
8	126	41	14	14	8	5	0,15
9	128	43	14	14	8	7	1,22
10	128	43	14	14	8	7	0,05
11	143	44	14	14	9	7	0
12	143	44	14	14	9	7	0
13	15	42	14	14	0	14	0,59
14	45	44	14	14	2	14	0
15	75	46	14	14	4	14	0,09
16	75	46	14	14	4	14	0
17	75	46	14	14	4	14	0
18	120	49	14	14	7	14	0
19	184	43	14	14	12	3	0,35
20	184	43	14	14	12	3	0
21	186	45	14	14	12	5	0
22	190	49	14	14	12	9	0,40
23	201	46	14	14	13	5	0
24	217	48	14	14	14	6	0,94
25	69	40	14	14	4	8	0
26	116	45	14	14	7	10	0,75
27	125	40	14	14	8	4	0,07
28	132	47	14	14	8	11	0
29	153	40	14	14	10	2	0,35
30	155	42	14	14	10	4	0
31	158	45	14	14	10	7	0,79
32	158	45	14	14	10	7	0
33	159	46	14	14	10	8	0,08
34	172	45	14	14	11	6	0,50

Предварительный отбор растений определенных типов в F_2 с помощью метода дифференциальной окраски может существенным образом сократить объем цитологических анализов, необходимых для выделения гексаплоидных форм с различным сочетанием хромосом ржи и пшеницы в более поздних поколениях.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
26/VII 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Friebe B. Beobachtungen zur differentiellen Giemsa-Färbung mitotischer Metaphase — Chromosomen in einigen 1B/1R-Weizen-Roggen-Substitutions- und Translokationslinien, — Z. Pflanzenzüchtg, 1976, 77, p. 304—308.
2. Bluthner W. D., Mettin D. Chromosomensubstitutionen und translokationen zwischen Weizen und Roggen und deren Bedeutung für die Zuchtung. — Arch. Zuchtgeforsch., Berlin, 1977, 7, 1, p. 15—27.

Таблица 4

Характеристика гибридов $F_2(BC_1)$

Наименов. гибридов	Тип гамет	Число хромосом					Число зерен на колосок
		общее	в том числе геномов				
			A	B	D	R	
1	111	40	14	14	7	5	0
2	111	40	14	14	7	5	1,60
3	112	41	14	14	7	6	1,21
4	113	42	14	14	7	7	1,06
5	113	42	14	14	7	7	0
6	113	42	14	14	7	7	0,67
7	141	42	14	14	7+2	5	0
8	141	42	14	14	7+2	5	0,60
9	141	42	14	14	7+2	5	0,25
10	156	43	14	14	7+3	5	2,31
11	156	43	14	14	7+3	5	0
12	156	43	14	14	7+3	5	0,54
13	158	45	14	14	7+3	7	0,65
14	170	43	14	14	7+4	4	0
15	170	43	14	14	7+4	4	1,31
16	171	44	14	14	7+4	5	0,89
17	171	44	14	14	7+4	5	0,41
18	188	47	14	14	7+5	7	2,56

В настоящей работе в результате кариологических исследований с помощью С-метода установлено, что во втором поколении гибридов гексаплоидного тритикале AABRR с гексаплоидной пшеницей AABVDD возникает большое разнообразие кариотипов, различающихся по числу хромосом ржи и пшеницы. С достаточно большой частотой возникают гибриды, в потомстве которых могут выщепиться константные гексаплоидные формы с различным числом хромосом ржи и генома Д пшеницы.

3. Степочкин П. И., Шапова А. И. Обнаружение хромосом ржи в кариотипе мягкой пшеницы Мироновская 10 методом дифференциальной окраски.— Изв. СО АН СССР, 1978, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 71—75.
4. Merker A. Chromosome composition of hexaploid triticale.— Hereditas, 1975, 80, 1, p. 41—42.
5. Darvey N. L., Gustafson J. P. Identification of rye chromosomes in wheat-rye additional lines and Triticale by heterochromatin bands.— Crop. science, 1975, 15, p. 239—243.
6. Шапова А. И., Зарипова З. Идентификация хромосом ржи в кариотипах пшенично-ржаных гибридов с помощью метода дифференциальной окраски.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 10. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 85—89.
7. Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом растений *Secale cereale*.— Цитология, 1974, 16, 3, с. 370—372.
8. Шапова А. И. Дифференциальная окраска хромосом по Гимза и перспективы использования этого метода в цитогенетике растений.— В кн.: Цитогенетика гибридов, мутаций и эволюция кариотипа. Новосибирск, Наука, 1977, с. 213—231.

Z. Zaripova, A. I. Shchapova

THE CHARACTERISTICS OF HYBRIDS OF THE FIRST AND THE SECOND PROGENIES OF HEXAPLOID TRITICALE WITH HEXAPLOID WHEAT

Karyological study of F_1 and F_2 hybrids of the hexaploid triticale ($2n-42$ AABBRR) with the hexaploid wheat *Triticum aestivum* Saratovskaya 29 variety ($2n-42$ AABBDD) was carried out with the help differential Giemsa staining technique. F_1 hybrids (AABBDR) contained 35 chromosomes of wheat and 7 chromosomes of rye. The fertility of these was very low.

26 karyotypes differing in the number of rye chromosomes and those of wheat were found among 34 analysed F_2 hybrids. In 8 of them the number of the chromosomes of genomes D and R was close to 7, and in the rest the chromosome number of one of these two genomes was near to 14.

In F_2 of this crossing combination with the rather big frequency there meet hybrids in whose progeny the appearance of constant hexaploid forms with different chromosome combinations of genomes D and R should be expected. The preliminary selection of these hybrids in F_2 by C—bending technique may significantly reduce the volume of cytogenetic analysis necessary for the discovery of wheat-rye substituted liner progenies.

УДК 633.31 : 581.3

Л. Д. КОЛОСОВА, В. И. КОВАЛЕНКО, В. К. ШУМНЫХ

ЗАВИСИМОСТЬ ФЕРТИЛЬНОСТИ ЭСПАРЦЕТА ПЕСЧАНОГО ОТ СПОСОБОВ ОПЫЛЕНИЯ

Способы наложения запрета на самоопыление у растений многообразны. К ним относятся многочисленные морфологические приспособления в цветках и особенности экологии опыления. Довольно часто эти приспособления присутствуют и при наличии системы самонесовместимости, контролирующей процесс оплодотворения при попадании собственной пыльцы на рыльце того же растения. Таковы примеры действия механизма триппинга и системы самонесовместимости у люцерны, гетеростилии и системы самонесовместимости у гречихи и т. д.

Объектом нашей работы является эспарцет (*Onobrychis*) из семейства бобовых. Самонесовместимые виды найдены в большинстве семейств покрытосеменных, в том числе и в семействе Leguminosae [1]. Д. Неттанкорт [2] характеризует это семейство как обладающее гаметофитной однолокусной системой самонесовместимости. Из семейства бобовых подробно изучены системы гомоморфной самонесовместимости в родах *Lotus*, *Medicago*, *Trifolium* [1]. Работ по изучению генетики

самонесовместимости у эспарцета пока неизвестно. Имеется ряд работ, где показаны различия в семенной продуктивности эспарцета при перекрестном опылении и самоопылении. Однако заключения авторов о наличии или отсутствии у эспарцета системы самонесовместимости довольно противоречивы.

Наиболее полно характеризуется эспарцет с точки зрения само- и перекрестного опыления в работе Дж. Томсона [3]. Томсон относит эспарцет (*Onobrychis viciaefolia*) к видам, не способным самоопыляться без внешних агентов, но слегка фертильным при принудительном самоопылении. Р. Халанд и А. Карлетон [4] в работе с *Onobrychis viciaefolia* отмечают, что визуальные наблюдения позволяют считать эспарцет перекрестником, и программа его размножения базируется на составлении семей, а не отдельных самоопыляемых растений. В последующей работе с этим же видом В. Кнайп и А. Карлетон [5] на маркированных клонах под большими изоляторами с пчелами получали семена, от 72 до 92% этих семян завязывалось от самоопыления. Они объясняют такой успех самоопыления тем, что пчелы очень охотно опыляют эспарцет и подолгу работают на отдельных кустах. Первые два-три цветка пчелы опыляют пыльцой, принесенной с другого клона, а затем перепыляют цветки одного куста. «Поскольку у эспарцета нет эффективной системы самонесовместимости» (ссылка на [4]), то это приводит к обильному самоопылению [5]. На зависимость семенной продуктивности эспарцета от пчел указывают и другие авторы [6, 7].

Признавая [3] или отрицая [5] наличие системы самонесовместимости у эспарцета, все авторы подчеркивают главную роль пчел в осуществлении не только перекрестного, но и самоопыления. Морфологические особенности цветков эспарцета, ритмика созревания пыльников и рыльца — все приспособлено к перекрестному опылению с помощью пчел. Н. Н. Карташова [8] относит эспарцет песчаный к категории растений с четко выраженной протерандричностью. Различные проявления дихогамии (протерандрия и протерогиния) могут обеспечивать перекрестное опыление и при отсутствии системы самонесовместимости [1].

Основная задача нашей работы — установить роль протерандрии и других морфологических особенностей цветка эспарцета в предупреждении процесса самоопыления. С этой целью нами определялись: фертильность эспарцета при свободном опылении; структура популяций эспарцета по признаку самофертильности; зависимость уровня кросс-фертильности и самофертильности эспарцета от различных способов принудительного опыления с учетом морфологических особенностей цветка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На посевах эспарцета сорт Песчаный 1251 на опорном пункте ИЦиГ в Усть-Каменогорске проведены опыты по определению фертильности эспарцета: а) при свободном опылении; б) при изоляции без принудительного самоопыления; в) при различных способах принудительного опыления. Для определения фертильности эспарцета при свободном опылении на случайной выборке в 100 растений отмечали по три побега на каждом растении: боковой, срединный (низкий) и самый высокий; на каждом побеге отмечали по одному соцветию. В период цветения подсчитывали число цветков на отмеченных соцветиях, при созревании — число бобов на тех же соцветиях. Процентное отношение числа бобов к числу цветков в соцветии — показатель его фертильности.

Структуру популяций эспарцета по признаку самофертильности изучали в течение трех лет. В 1975 г. изолировали отдельные соцветия (более 9000 соцветий), целые кусты в 1976 г. (500 кустов) и группы

побегов у 350 кустов в 1977 г. Самофертильность выражена в процентном отношении числа завязавшихся бобов от числа изолированных цветков.

Следующий этап нашей работы — определение фертильности эспарцета при различных способах принудительного опыления. Опыт проведен летом 1976 г. На 100 растениях из популяции эспарцета изолировали по пять соцветий. На них проведены различные способы опыления: соцветие 1 — изоляция соцветия без принудительного самоопыления; соцветие 2 — принудительное самоопыление отдельных цветков; соцветие 3 — гейтоногамия — переопыление цветков одного соцветия; соцветие 4 — переопыление цветков с разных растений с предварительной кастрацией цветков; соцветие 5 — контроль чистоты кастрации; соцветие 6 — открытое соцветие.

Для соцветий 1, 2, 3 подсчитывали самофертильность, а для 4-го — кроссфертильность по процентному отношению числа полученных бобов к числу изолированных цветков. В соцветиях 2, 3 и 4 образование бобов от случайного самоопыления исключалось, поскольку все неопыленные нами цветки обрывались. Соцветие 6 служило контролем фертильности при свободном опылении.

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Потенциальная продуктивность эспарцета (число цветков в соцветиях) определена для трех побегов. Наибольшее число цветков в соцветиях с самых высоких побегов $70,5 \pm 2,1$, наименьшее — со срединных $52,9 \pm 2,2$. Среднее по трем соцветиям равно $61,0 \pm 1,43$. Число бобов после свободного опыления с одного соцветия варьирует от 1 до 41, но у большинства от 10 до 25. Так же, как и по числу цветков, наиболее продуктивны по числу бобов соцветия верхнего яруса ($18,7 \pm 1,5$ у верхних и $11,4 \pm 1,0$ у нижних). Среднее число бобов по трем побегам равно $14,0 \pm 0,7$.

Наивысшая фертильность у соцветий верхнего яруса — $26,5 \pm 1,32\%$, меньшая у соцветий нижнего — $20,7 \pm 1,07\%$. Большая осемененность соцветий верхнего яруса обуславливается, вероятно, как их мощностью, так и лучшим расположением для опыления пчелами. Средний показатель фертильности по трем соцветиям равен $22,95 \pm 1,28\%$. Все полученные показатели фертильности разбиты на четыре класса, подсчитано число растений, относящихся к каждому классу. Ниже приведены данные 1975 г. по распределению растений эспарцета по классам фертильности:

Класс	Фертильность, %	Кол-во растений, %
1	2,2—10,0	12
2	10,1—30,0	74
3	30,1—50,0	14
	Выше 50	0

Видно, что большинство растений относится ко второму классу. Растений, осемененных более чем на 50%, нет.

Наши результаты можно сравнить с данными ряда работ, в которых фертильность растений определялась таким же методом. У Дж. Томсона [3] на опытном участке эспарцета посевного получена фертильность в 54,1% на выборке в 100 растений. Р. У. Кадырова [9] приводит результаты по фертильности эспарцета закаспийского в 35,8%; М. Хана [10] на посевном эспарцете отмечает варьирование фертильности от 3,7 до 78,3% (средняя — 35,6%) на выборке в 60 растений. По эспарцету песчаному приводят результаты фертильности при свободном опылении М. Ф. Гладкий с соавторами в 47% [11]. Во всех случаях средняя осемененность различных видов и сортов эспарцета не достигает 60%. Чаще только 1/3 или половина цветков дают бобы.

В книге С. Г. Богоявленского с соавторами [7] показано, что работа только медоносных пчел под изоляторами обеспечивает фертильность эспарцета в 28,97%, а свободное опыление при наличии пчел 39,52—41,30%. Так что даже дополнительный подвоз пчел для опыления эспарцета повышает осемененность только до уровня в 50%. Чаще всего остается неосеменной верхняя часть соцветия. Очевидно, это связано как с нехваткой питательных веществ, так и с работой пчел на эспарцете. Своеобразным контролем реализации потенциальной осеменности соцветиями эспарцета (отношение числа бобов к числу цветков в каждом соцветии) служил посев однолетнего эспарцета *Onobrychis pulchella*, который является облигатным самоопылителем. Средняя фертильность соцветий этого эспарцета равна $52,28 \pm 2,88\%$. Неосеменной остается также верхняя часть соцветий.

Популяции эспарцета на способность давать семена при самооплодотворении без принудительного самоопыления исследовались в течение трех лет. В 1975 г. при изоляции отдельных соцветий средняя самофертильность популяции равна $0,22 \pm 0,10\%$, в 1976 г. при изоляции кустов — $0,80 \pm 0,21\%$ и в 1977 г. $0,63 \pm 0,09$ и $0,41 \pm 0,05\%$ в двух популяциях при изоляции групп побегов. Ниже приведено распределение растений эспарцета по классам самофертильности по данным 1975 г.

Класс самофертильности, %	Кол-во растений по классам, %
0	90,75
0,1—3,0	8,42
3,1—6,0	0,83
6,1—9,0	0

Наибольшая часть растений (90,75%) относится к группе полностью самостерильных растений. Незначительная часть растений (9,25%) частично самофертильны — они относятся к первым двум классам самофертильности. Примерно такие же данные получены на люцерне по самофертильности без принудительного самоопыления [12]. В нулевом классе обнаружено 84,5% растений люцерны и в классе самофертильности от 1 до 10 — 15,5% растений. Как отмечает А. Карлетон [13], уровни самофертильности эспарцета и люцерны сходны, но эспарцет более кроссфертилен, чем люцерна, что может быть результатом более охотной работы пчел на эспарцете, чем на люцерне.

Поскольку вопрос о наличии у эспарцета системы самонесовместимости является спорным и предполагается контроль перекрестного опыления за счет протерандрии [14], мы попытались выяснить зависимость осеменности эспарцета от различных способов принудительного опыления. Описание этого опыта дано в методике. По данным опыта 1976 г. определена семенная продуктивность эспарцета при различных способах опыления:

Исследуемое соцветие	Фертильность соцветий, %	Исследуемое соцветие	Фертильность соцветий, %
1	$0,69 \pm 0,04$	4	$12,38 \pm 1,23$
2	$3,79 \pm 0,89$	5	0
3	$5,68 \pm 0,71$	6	$28,43 \pm 1,31$

Как видно, самофертильность эспарцета без принудительного самоопыления здесь также мала (соцветие 1), как и при проведении массовой изоляции. По сравнению с первым самофертильность второго соцветия выше примерно в 5 раз — такой эффект дает принудительное самоопыление. Осемененность при гейтоногамном опылении выше контрольной автогамии (соцветие 1) более чем в 7 раз. Но при сравнении со вторым соцветием эффект гейтоногамии совсем незначителен.

Сопоставим данные по осеменности соцветий 2 и 3 с контролем — осемененностью при свободном опылении (соцветие 6). Принудительные

автогамия и гейтоногамия дают осемененность, составляющую 1/6 и 1/5 часть от осемененности при свободном опылении. Средняя фертильность соцветий при свободном опылении равна $28,43 \pm 1,31\%$. Поскольку нами определена фертильность всех 100 растений, то все показатели опыта 1976 г. мы разбили на классы и подсчитали процент растений, относящихся к каждому классу.

Класс	Фертильность, %	Кол-во растений, %
1	2,86—10,0	10,42
2	10,10—30,0	37,50
3	30,10—50,0	43,83
4	выше 50	6,25

Прежде всего следует отметить, что в данном опыте фертильность при свободном опылении выше, чем в 1975 г. ($22,95 \pm 1,28\%$). Кроме того, в 1975 г. большая часть растений (74%) отнесена ко второму классу фертильности. В этом же опыте 37,50% растений отнесены ко второму классу и 43,83% — к третьему, и 6,25% растений дали осемененность выше 50%. Поскольку выборки были одинаковы, по 100 растений, то различия в осемененности можно объяснить различием условий произрастания по годам и активностью опылителей.

Сравним фертильность отдельных растений при принудительной авто- и гейтоногамии с классами фертильности (1976 г.). Прежде всего следует отметить, что только незначительная часть растений дала семена при принудительном опылении: 6% — по второму соцветию и 7% — по третьему. Фертильность же растений, давших семена, не превышала 10%, т. е. все растения следует отнести к первому классу фертильности при свободном опылении.

Данные ряда авторов по фертильности при автогамии и гейтоногамии (или триппинге) подтверждают наши результаты. Дж. Томсон [3] приводит результаты по самофертильности при триппинге цветков — в 2,85% против 0,98% без триппинга, М. Хана [10] — 4,8% при триппинге цветков. В работе С. Г. Богоявленского с соавторами [7] получена довольно высокая самофертильность эспарцета — 20,2% при перекрестном опылении цветков в соцветии.

Выше мы отмечали, что по уровню самофертильности без принудительного самоопыления эспарцет и люцерна сходны. Совсем иная картина у люцерны при принудительном самоопылении. Уже в первом поколении при триппинге получены довольно высокие проценты осемененности [15]. К нулевому классу относится не более 18,13% растений, наибольшее число растений люцерны в классе самофертильности от 5,1 до 30%.

В оба опыта у нас включено четвертое соцветие для перекрестного опыления с предварительной кастрацией. Фертильность этого соцветия равна $12,38 \pm 1,23\%$, т. е. составляет примерно половину фертильности при свободном опылении. Здесь уже 22% растений из числа опыленных дали семена. Осемененность малого числа растений при искусственном перекрестном опылении может объясняться несовершенством ручного способа опыления по сравнению с работой пчел, которые многократно перекрестного опыления могут производить и гейтоногамное опыление одного и того же цветка. Кроме того, при кастрации мы нарушаем закрытую влажную камеру цветка, что не может не сказаться на оплодотворении и развитии завязи.

Как показано в работе Н. М. Терещенко и М. Н. Лутониной [16], завязывание гибридных бобов при искусственном скрещивании с кастрацией не превышает 10%. Для повышения осемененности при скрещивании необходим очень строгий температурный режим и определенная влажность. Очевидно, эти условия в такой же степени необходимы и при принудительном самоопылении или переопылении цветков соцветия.

Итак, самофертильность эспарцета без принудительного самоопыления очень низка, при принудительном самоопылении или переопылении цветков одного соцветия самофертильность повышается, но лишь у незначительной части растений. В отличие от люцерны выделить среди эспарцета высокосамофертильные растения нам не удалось. Сравнение с люцерной, у которой при наличии системы самонесовместимости искусственный триппинг все же значительно повышает уровень самофертильности, приводит нас к заключению, что в обеспечении перекрестного оплодотворения велика роль протерандрии и закрытого цветка эспарцета как влажной камеры. Не следует оставлять без внимания и большую по сравнению с ручной эффективность работы пчел по осуществлению не только перекрестного, но и самоопыления.

В дальнейшей нашей работе мы намерены более детально проверить эффективность действия протерандрии для предотвращения самоопыления. Это можно сделать, если приводить гейтоногамное опыление с учетом стадий зрелости пыльников и рылец. По нашим предположениям, осемененность при таком способе принудительного опыления должна быть максимальной, если при этом соблюдать целостность цветка и подбирать соответствующие температурные условия и влажность в период опыления и дальнейшего развития завязи.

ВЫВОДЫ

Фертильность многолетнего эспарцета при свободном опылении сорта Песчаный 1251 равна $22,95 \pm 1,28$ и $28,43 \pm 1,31\%$ по годам. Чаще всего неосемененной остается верхняя часть соцветий. Массовая изоляция отдельных соцветий и кустов показала, что самофертильность эспарцета без принудительного самоопыления очень низкая: соцветий $0,22 \pm 0,10\%$, кустов $0,80 \pm 0,21\%$. Средняя фертильность эспарцета при принудительном самоопылении повышается до $3,79 \pm 0,89\%$, а при гейтоногамии до $5,68 \pm 0,71\%$. Но осемененность всех растений остается в пределах первого класса фертильности при свободном опылении. Осемененность при перекрестном опылении с предварительной кастрацией повышается до $12,38 \pm 1,23\%$.

Очевидно, у эспарцета наблюдается совмещение системы самонесовместимости с протерандрией для контроля перекрестного опыления — оплодотворения. Добавочную роль в уменьшении фертильности при принудительном само- и перекрестном опылении по сравнению с пчелоопылением мы видим в особенностях экологии опыления, связанных с закрытым цветком эспарцета, являющимся своеобразной камерой с определенной температурой и влажностью, необходимой для процесса оплодотворения и развития завязи.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
22/I 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Суриков И. М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений. — В кн.: Успехи современной генетики, вып. 4. М., Наука, 1972, с. 119—169.
2. Nettancourt D. Self-incompatibility in basic and applied researches with higher plants. — *Genetica agraria*, 1972, v. 26, N 1—2, p. 163—216.
3. Thomson J. R. Cross and self-fertility in sainfoin. — *Annals of applied biology*, 1938, v. 25, N 4, p. 695—704.
4. Haaland R. L., Carleton A. E. Some aspects of the mode of reproduction in sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* Scop.). — *Abstr. West. Soc. Crop. Sci. Annu. meeting*, 1969, p. 10—11.
5. Knipe W. J., Carleton A. E. Estimates of the percentage of self and cross-pollination in sainfoin (*Onobrychis viciaefolia* Scop.). — *Crop. Sci.*, 1972, v. 12, N 4, p. 520—522.

6. Wallace L. E. Current and potential insect problems of sainfoin in America.— Sainfoin Symposium. Montana state University, Montana Agric. Exp. Sta. Bull., 1968, v. 627, p. 67—70.
7. Богоявленский С. Г., Розов С. А., Терещенко А. К. Эспарцет и опыление его пчелами. Рязань, НИИ пчеловодства, 1976.
8. Карташова Н. Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, Изд-во ТГУ, 1965.
9. Кадырова Р. У. Биология цветения эспарцета закаспийского.— В кн.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, Фан, 1973, с. 77—80.
10. Hanna M. R. Sainfoin breeding in Canada.— Sainfoin Symposium. Montana state University, Montana Agric. Exp. Sta. Bull., 1968, v. 627, p. 85—86.
11. Гладкий М. Ф., Корнилов А. А., Яценко Я. Л. Эспарцет. М., Колос, 1971.
12. Шумный В. К. и др. Механизмы гомозиготизации в популяциях самонесовместимых видов растений.— В кн.: Проблемы теор. и прикладной генетики. Новосибирск, ИГиГ, 1973, с. 144—155.
13. Carleton A. E. Sainfoin Breeding in Montana.— Sainfoin Symposium. Montana state University, Montana Agric. Exp. Sta. Bull., 1968, v. 627, p. 79.
14. Шумный В. К., Коваленко В. И., Квасова Э. В., Колосова Л. Д. Некоторые генетические и селекционные аспекты систем размножения у растений.— Генетика, 1978, 16, № 1, с. 25—35.
15. Квасова Э. В., Шумный В. К., Нежевенко Г. И. Структура популяций люцерны по признаку самофертильности.— С.-х. биология, 1971, 6, № 4, с. 608—609.
16. Терещенко Н. М., Лутомина М. Н. Влияние относительной влажности и температуры воздуха на завязывание гибридных семян эспарцета.— Селекция и семеноводство, 1976, вып. 33, с. 86—89.

L. D. Kolosova, V. I. Kovalenko, V. K. Shumny

DEPENDENCE OF FERTILITY IN SAINFOIN FROM THE MODES OF POLLINATION

The fertility of the sainfoin (variety Peschany 1251) was estimated at different modes of pollination: cross-pollination by bees; self-pollination without tripping; artificial self-pollination of each flower and geitonogamy; artificial cross-pollination with preliminary emasculation.

Cross-pollination by bees and cross-fertilization was found to be advantageous owing not only to system of incompatibility but also to protandry of the flowers of sainfoin. The lower degree of fertility at different modes of artificial pollination in comparison with the bees-pollination may be explained by the peculiarities of ecology pollination of the flowers of sainfoin.

УДК 612.015.1+612.015.3+636.93

Н. Н. ВОЯТЕНКО

ВОЗРАСТНЫЕ, СЕЗОННЫЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В СОДЕРЖАНИИ СЕРТОНИНА И ЕГО ОБМЕНА В ГОЛОВНОМ МОЗГЕ СЕРЕБРИСТО-ЧЕРНЫХ ЛИСИЦ

Интерес к изучению у серебристо-черных лисиц возрастных, сезонных и половых изменений уровня и обмена серотонина, медиатора в ЦНС, влияющего на секрецию гипоталамических рилингов факторов гонадотропных [1] и адренокортикотропного [2] гормонов, вызван тем, что центральные физиологические механизмы регуляции эндокринных желез у этих ценных пушных зверей изучены недостаточно. Известно, что серебристо-черные лисицы, сезонно размножающиеся моноэстричные животные [3] с четко выраженными сезонными колебаниями секреции половых желез [4, 5], а также гормонов коры надпочечников [6]. Самки серебристо-черных лисиц проявляют способность к овуляции и воспроизведению потомства в возрасте 11—12 мес, примерно в это же время в половых путях самцов появляются зрелые половые клетки.

Можно представить, что упомянутые особенности в работе эндокринных желез связаны с определенными нейрхимическими изменениями в центральных структурах мозга, регулирующих гипоталамическую систему. Поскольку изменение уровня и обмена серотонина в центральных серотонинергических структурах до некоторой степени могут отражать функциональную активность этих образований мозга в регуляции половой и гипоталамическо-надпочечниковой систем, в настоящем исследовании проводилось сравнение уровня серотонина и его основного метаболита 5-оксииндолуксусной кислоты у самцов и самок серебристо-черных лисиц разных возрастов и в разные сезоны года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на серебристо-черных лисицах, содержащихся на экспериментальной звероводческой ферме Института цитологии и генетики СО АН СССР. Изучались животные двух возрастных групп: 1) самцы и самки в возрасте 8—9 мес; 2) животные старше года (самцы 1 года 9 мес и 3 лет 8 мес, самки — 1 года 8 мес). Выбор этих возрастных групп основан на отношении животных к репродуктивному процессу. В первой группе были молодые самцы и самки серебристо-черных лисиц, не участвовавшие ни разу в репродуктивном процессе, во второй группе были половозрелые животные, уже прошедшие стадию размножения один раз или более. Обе группы изучались в ноябре. Для выявления сезонных различий в уровне и обмене серотонина исследована группа половозрелых самцов весной (март). В трех отделах головного мозга: среднем мозге, гипоталамусе, гиппокампе определяли спектрофлуориметрическим методом [7] содержание серотонина и 5-оксииндолуксусной кислоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные свидетельствуют о том, что у серебристо-черных лисиц существуют возрастные различия в содержании и обмене серотонина (см. таблицу). У половозрелых взрослых самцов в ноябре

Возрастные изменения уровня серотонина и 5-оксииндолуксусной кислоты в головном мозге серебристо-черных лисиц

Пол животных	Отдел мозга	8-9 мес.	Старше года
<i>Серотонин, мкг/г (M±m)</i>			
Самцы	Средний мозг	1,05±0,05 (8)	0,92±0,01 (3)*
	Гипоталамус	1,35±0,10 (8)	1,16±0,01 (4)*
	Гиппокамп	0,50±0,08 (8)	0,48±0,01 (4)
<i>5-оксииндолуксусная кислота, мкг/г (M±m)</i>			
Самцы	Средний мозг	1,18±0,04 (8)	1,15±0,02 (3)
	Гипоталамус	1,23±0,09 (7)	1,34±0,08 (4)
	Гиппокамп	0,35±0,02 (8)	0,63±0,01 (4)*
<i>Серотонин, мкг/г (M±m)</i>			
Самки	Средний мозг	1,15±0,09 (5)	0,91±0,01 (6)*
	Гипоталамус	1,57±0,05 (5)	1,34±0,08 (6)*
	Гиппокамп	0,59±0,06 (5)	0,37±0,01 (6)*
<i>5-оксииндолуксусная кислота, мкг/г (M±m)</i>			
Самки	Средний мозг	1,05±0,06 (5)	1,15±0,01 (6)
	Гипоталамус	1,28±0,06 (4)	1,61±0,18 (6)
	Гиппокамп	0,29±0,03 (5)	0,37±0,01 (6)*

Примечание. Исследование проведено в ноябре, в скобках указано число животных; * — $p < 0,05$.



Рис. 1. Сезонные изменения в содержании серотонина (а) и 5-оксиндолуксусной кислоты (б) в среднем мозге (1), гипоталамусе (2), гиппокампе (3) у самцов серебристо-черных лисиц в ноябре и марте.

На рис. 1—3 * — $P < 0,05$.

достоверно снижено содержание серотонина в среднем мозге и гипоталамусе и повышен уровень 5-оксиндолуксусной кислоты в гиппокампе по сравнению с молодыми самцами. Сходная закономерность увеличения с возрастом интенсивности катаболизма серотонина отмечена и у самок. У самок в возрасте 1 года 8 мес достоверно ниже уровень серотонина в среднем мозге, гипоталамусе и гиппокампе, а содержание 5-оксиндолуксусной кислоты выше в гиппокампе, чем у молодых лисиц 8—9 мес.

При изучении сезонных изменений (рис. 1) установлено, что в ноябре по сравнению с мартом у самцов в возрасте старше года наблюдалось повышение уровня серотонина в среднем мозге ($1,16 \pm 0,01$ и $0,72 \pm 0,006$ мкг/г соответственно) и гиппокампе ($0,48 \pm 0,004$ и

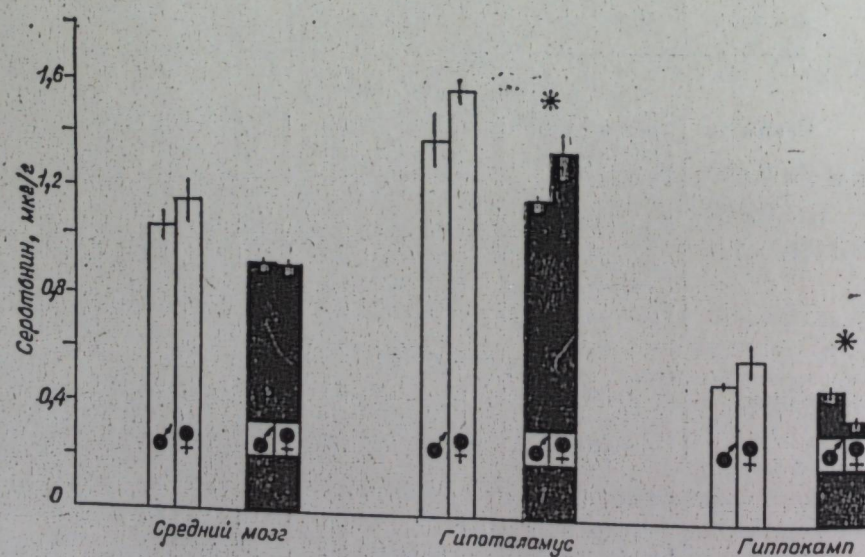


Рис. 2. Половые различия в содержании серотонина в мозге. Белые столбики — животные в возрасте 8—9 мес. Черные столбики — животные в возрасте старше года.

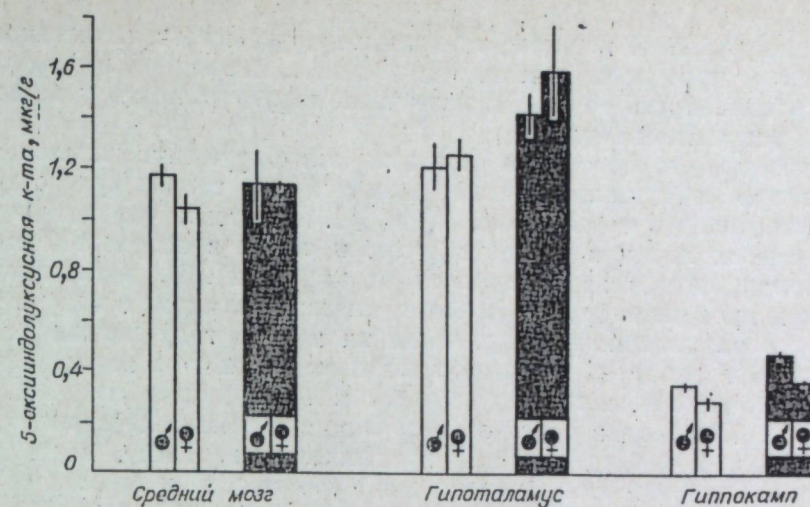


Рис. 3. Половые различия в содержании 5-оксиндолуксусной кислоты в мозге.

♀ — самки, ♂ — самцы. Обозначения те же, что на рис. 2.

$0,36 \pm 0,005$ мкг/г соответственно), а также одновременно возрастал уровень 5-оксиндолуксусной кислоты в гиппокампе ($0,63 \pm 0,01$ и $0,36 \pm 0,003$ мкг/г соответственно).

Сравнивая уровень и обмен серотонина в один и тот же сезон (ноябрь) у самцов и самок (рис. 2), можно отметить, что самки серебристо-черных лисиц в возрасте старше года характеризуются более высоким уровнем серотонина ($1,34 \pm 0,08$ мкг/г) в гипоталамусе, чем самцы той же возрастной группы ($1,16 \pm 0,01$ мкг/г) и более низким содержанием его в гиппокампе ($0,37 \pm 0,001$ и $0,48 \pm 0,004$ мкг/г соответственно). Характерно, что половые различия в уровне и обмене серотонина становятся достоверно значимыми лишь к концу первого года жизни серебристо-черных лисиц. По содержанию 5-оксиндолуксусной кислоты в изучавшихся отделах мозга самки не отличались от самцов (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время можно считать установленным, что перикарионы серотониновых нейронов, которые дают начало восходящей нейронной системе, проецирующейся в гипоталамусе и лимбических структурах [8, 9], локализуются в основном в медианном и дорсальном ядрах шва среднего мозга [10]. В них же и происходит основной синтез серотонина. Затем серотонин, по-видимому, транспортируется по аксону в пресинаптические окончания переднего мозга, в том числе в гипоталамус и гиппокамп [11], где выделяется в пресинаптическую щель в ответ на нервный импульс. Деаминирование серотонина моноаминоксидазой с последующим образованием 5-оксиндолуксусной кислоты происходит в аксоне серотониновых нейронов после обратного поглощения серотонина пресинаптическим окончанием [12]. Поэтому изменение уровня 5-оксиндолуксусной кислоты в гипоталамусе и в гиппокампе, вероятно, можно связывать с изменением функциональной активности серотонин-эргической системы мозга.

Факты свидетельствуют о том, что с возрастом как у самцов, так и у самок в среднем мозге снижается уровень серотонина. Понижение в гипоталамусе самок уровня серотонина и тенденция к росту в нем

5-оксининдолуксусной кислоты, по-видимому, указывает на повышенное разрушение серотонина в этом отделе мозга. Возможно, это отражает большую активность серотонинэргических структур мозга у животных старшей возрастной группы.

Показано, что серотонин обладает ингибирующим влиянием на циклическую и стимулирующим влиянием на тоническую секреции лютеинизирующего гормона [1, 13 и 14]. Известно, что самцы серебристо-черных лисиц в возрасте 3 мес и самки в возрасте 7 мес по весу половых желез не отличаются от взрослых [3], хотя овуляция у самок и продукция зрелых половых клеток у самцов (в силу строгой сезонности размножения как у лисиц на первом году жизни, так и у лисиц старше года) начинается с октября и только с конца декабря или начала января, в преимущественном большинстве случаев, появляются сперматозоиды у самцов и овуляция у самок. Действие серотонина в осенний период (ноябрь) заключается, вероятно, в регуляции тонической секреции лютеинизирующего гормона. И у животных старшей возрастной группы оно более выражено (судя по снижению уровню серотонина и тенденции к повышению содержания 5-оксининдолуксусной кислоты в гипоталамусе).

При изучении сезонных изменений установлено, что в ноябре по сравнению с мартом у самцов в возрасте старше года найдено в среднем мозге более высокое содержание серотонина, а в гиппокампе — более высокий уровень серотонина и 5-оксининдолуксусной кислоты. Эти факты, вероятно, свидетельствуют о более высоком синтезе и расходовании серотонина в среднем мозге в ноябре, а также о более активной функции серотонинэргической системы мозга в осенний сезон. Однако отсутствуют достоверные различия в уровне и обмене серотонина в гипоталамусе в ноябре по сравнению с мартом. Полученные данные согласуются с результатами исследований, в которых не найдено резких различий в уровне половых гормонов [4, 5] и гормонов коры надпочечников [6] в ноябре по сравнению с мартом.

Настоящие данные свидетельствуют и о существовании половых различий в уровне серотонина между взрослыми самцами и самками. Хотя функциональная значимость этих различий не вполне ясна, не исключено, что более высокий уровень серотонина в гипоталамусе самок серебристо-черных лисиц обязан наличию двух центров регуляции гонадотропных гормонов у самок: тонического и циклического в отличие от самцов, у которых функционирует только центр тонической секреции лютеинизирующего гормона [15].

ВЫВОДЫ

1. У серебристо-черных лисиц в возрасте старше года содержание серотонина снижено в среднем мозге, гипоталамусе, гиппокампе, а количество 5-оксининдолуксусной кислоты повышено по сравнению с лисицами в возрасте 8—9 мес.

2. Установлены сезонные различия в содержании и катаболизме серотонина. В ноябре по сравнению с мартом у самцов в возрасте старше года отмечено достоверное повышение содержания серотонина в среднем мозге, а в гиппокампе — повышение уровня серотонина и 5-оксининдолуксусной кислоты.

3. Самки серебристо-черных лисиц в возрасте старше года в ноябре характеризуются более высоким содержанием серотонина в гипоталамусе и гиппокампе по сравнению с самцами.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
6/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Kordon C., Glowinsky J. Role of hypothalamic monoaminergic neurones in the gonadotrophin release — regulating mechanisms. — *Neuropharmacology*, 1972, v. 11, p. 153.
2. Fuxe K., Schubert J., Hokfelt T., Jonsson G. Some aspects of the interrelationship between central 5-hydroxytryptamine neurons and hormones. — *Adv. in Biochemical Psychopharmacol.*, 1974, v. 10, p. 67.
3. Старков И. Д. Половой цикл серебристо-черных лисиц. — *Успехи зоотехнических наук*, 1937, т. 3, вып. 3, с. 385.
4. Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Иванова Л. Н. Изменение эндокринной функции яичников у серебристо-черных лисиц в процессе domestikации. — *Докл. АН СССР*, 1978, т. 238, № 3, с. 758.
5. Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Беляев Д. К. Влияние селекции по поведению на эндокринную функцию гонад у самцов серебристо-черных лисиц. — *Докл. АН СССР*, 1978, т. 240, № 5, с. 1255.
6. Науменко Е. В., Трут Л. Н., Павлова С. И., Беляев Д. К. Генетика и фенотипика гормональных характеристик животных. Функциональная корреляция надпочечников и гонад у серебристо-черных лисиц и ее изменение при селекции по поведению. — *Генетика*, 1974, т. 10, № 10, с. 52.
7. Scapagnini U., Vandenbroeck R., Schapdryver A. de. Simultaneous estimation of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyindole-3-acetic acid in rat brain. — *Biochem. pharmacol.*, 1969, v. 18, N 4, p. 938.
8. Fuxe K., Dahlström A., Hillarp N. Central monoamine neurons and monoamine neuro-transmissions. — In: *Proc. XXI Int. Congr. Physiol. Sci., Tokyo*, 1965. 419 p.
9. Hillarp N. A., Fuxe K., Dahlström A. Central monoamine neurons. — In: *Mechanisms of release of biogenic amines. — Proc. Inter Wenner — Green. symp.*, 1965. 31 p.
10. Dahlström A., Fuxe K. Evidence for the existence of monoamine containing neurons in the central nervous system. I. Demonstrations of monoamines in the cell bodies of brain stem neurons. — *Acta physiol. Scand.*, 1965, v. 62. Suppl. 232, p. 1.
11. Herr B., Roth R. The effect of acute raphe lesion on serotonin synthesis and metabolism in the rat forebrain and hippocampus. — *Brain Res.*, 1976, v. 110, p. 189.
12. Гурьянова А. Д., Буданцев А. Ю. Моноаминоксидаза. — *Успехи совр. биол.*, 1975, т. 79, вып. 2, с. 184.
13. Flerko B. On the mechanism of androgen — sterilisation. *Atti Convegni Farmitalia*, Ed. Minerva Medica. Torino, 1968, p. 27.
14. Kordon C., Hery M., Enjalbert A. Neurotransmitters and control of pituitary function. From Hypothalamic and endocrine function. 1976. 51 p.
15. Вундер П. А. Половые отличия в функционировании головного мозга и связанные с ним эффекты. — *Успехи совр. биол.*, 1978, т. 86, вып. 1 (4), с. 129.

N. N. Voitenko

AGE, SEASONAL AND SEXUAL DIFFERENCES IN THE SEROTONIN CONTENT AND IN ITS METABOLISM IN THE BRAIN OF SILVER FOXES

In silver foxes more than one year age, the content of serotonin is decreased in the midbrain, the hypothalamus and the hippocamp and the level of 5-hydroxyindol-3-acetic acid in these structures is increased in hippocamp.

In males of this age, the serotonin level in the midbrain and the hippocamp was found to be higher in November versus that of march. The female were characterized by a higher serotonin content in the hypothalamus and hippocamp than males.

Г. А. ЗВЕРЕВА

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

В 1966—1970 гг. при маршрутных исследованиях растительности степей Хакасии нами были получены дополнительные сведения* по их флоре [1], составляющей по последним данным 530 видов из 214 родов и 49 семейств, т. е. около одной трети всей флоры Хакасии [2].

Позднее при проведении работ на Бей-Булуковском степном стационаре в 1971—1975 гг. и обработке предыдущих сборов выявлены новые местонахождения 8 редких видов для флоры степей Хакасии и 2 растений из других районов Красноярского края (см. рисунок).

Гербарные экземпляры, на основании которых эти виды приводятся, хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск).

1. *Carex secalina* Willd. ex Wahl.—осока ржаная. Евразийский вид, редко встречается в своих крайних восточных точках ареала, произрастает по берегам озер, на болотах и солонцеватых лугах.

Для юга Красноярского края, где по Енисею проходит восточная граница ареала вида, имеются сведения лишь о четырех пунктах сбора [3, 4], два из которых в Енисейско-Чулымской лесостепи и два — в Бейском степном районе Хакасии.

В Ширинском степном районе Хакасии собран нами впервые в двух пунктах: окр. с. Катюшкино, берег оз. Литвинова, 30/VI 1966, Г. Зверева, Э. Нейфельд; окр. с. Джирим, солонцеватый луг, 1/VII 1970, Г. Зверева, Т. Казакова.

Во Флоре СССР [4] для Восточной Сибири указывается один пункт по сбору Н. М. Мартянова у оз. Круглого, которое авторами отнесено ошибочно к Минусинскому району, тогда как оно находится в Енисейско-Чулымском районе левобережья Енисея.

2. *Spergula arvensis* L.—торица полевая. Занесенный с запада рудеральный мезофитный вид, пока редок в Красноярском крае, встречается у жилья, дорог, в посевах.

В Хакасии не обнаружен. Из «Флоры Красноярского края» [5] известно по одному месту сбора в Минусинской степи и Красноярской лесостепи, а в публикации Л. И. Кашиной и И. М. Красноборова [6] приведены три пункта сбора из лесного района правобережной части Восточного Саяна — Курагинский и Ирбейский районы.

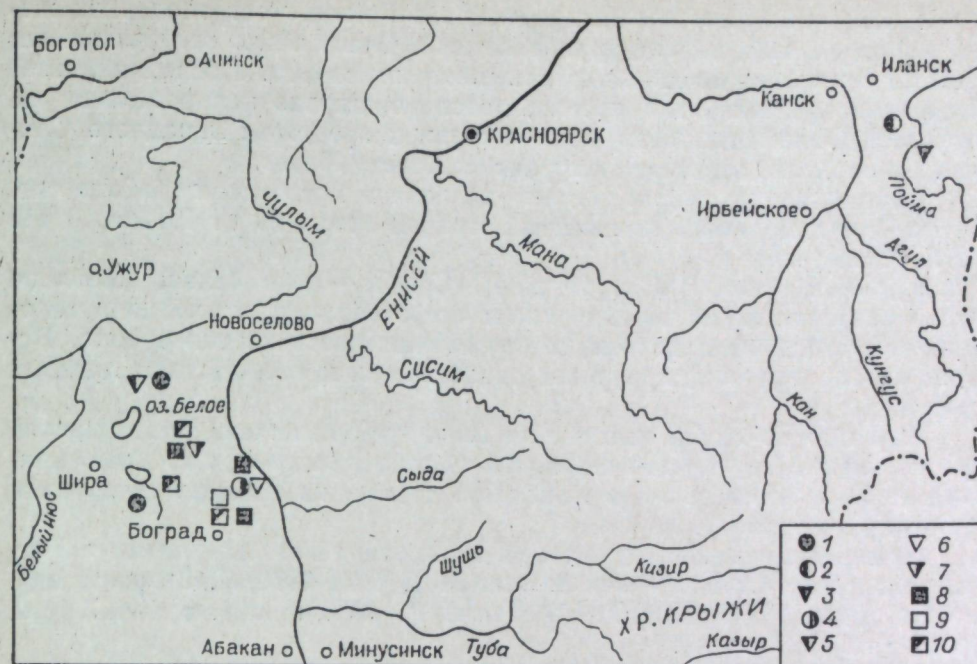
В Иланском районе торица обнаружена нами впервые, а для лесной части края находка является дополнительной — в окр. с. Абакумовка (д. Глушковка), у дороги, 12/VII 1963, Г. Зверева, В. Будорагин. Следовательно, несколько отодвигается граница ареала этого европейского сорняка восточнее.

3. *Ranunculus smirnovii* Ovcz.—лютик Смирнова. Редко встречающийся восточносибирский эндем, растет в лесах, на лесных, приречных, иногда субальпийских лугах.

Известен из двух мест на севере края (бассейн Подкаменной Тунгуски, Кетско-Чулымский район) и двух пунктов высокогорий Западного Саяна.

Найден впервые в лесном поясе Восточного Саяна — Иланский район, окр. с. Абакумовка (д. Росляки), кедрово-пихтовая тайга в бассейне р. Пойма (руч. Таежный), 17/VIII 1963, Г. Зверева, В. Будорагин.

* В [1] приведены 11 новых видов для флоры Хакасии и дополнительные места сбора 10 редких видов.



Новые местонахождения редких растений на территории юга Красноярского края.
1—10 — виды растений.

4. *Draba hirta* L.—камнеломка мохнатая. Довольно обычное растение для арктической и северной частей лесной области края, встречается на глинистых и песчаных каменистых склонах и скалах.

Весьма редкое для южных районов края, где известно по сборам лишь из двух мест Хакасии (г. Изых, ст. Сон), в окр. Красноярска и в Восточном Саяне [5].

Найдено в Боградском районе Хакасии — окр. с. Усть-Ерба, каменистая степь, 22/VII 1970, Г. Зверева и Р. Гонова.

5. *Lepidium cordatum* Willd.—клоповник сердцевидный. Центральноазиатский галофитный вид, произрастающий на степных солончаках, свойственный Западной Сибири, Средней Азии и Сев. Монголии, во «Флоре СССР» для Приенисейской Сибири не приводится. Позднее Л. М. Черепнинным [3] указано всего лишь два места сбора этого редкого растения на юге Красноярского края: из Абаканской и Июсо-Ширинской степей Хакасии (на основании сборов Титова, 1909 и Ревердатто с Тарчевским, 1934).

Приводим дополнительный пункт сбора для Хакасии — Ширинский район, окр. пос. Джирим, солонцеватый луг, 13/VII 1970, Г. Зверева и Т. Казакова.

6. *Astragalus stenoceras* C. A. Mey — астрагал узкорогий. Очень редкое в крае реликтовое растение, сохранившееся со времени проникновения в Сибирь этого вида из Средней Азии. Известно в Хакасии лишь по сбору Н. М. Мартянова из Ширинского района [3] и А. Н. Скворцовой в Алтайском районе (картотека Хакасии Гербария ЦСБС). По экологии относится к ксеропетрофитам, встречаясь на каменистых песчаных склонах.

Нами впервые собрано в Боградской степи, окр. с. Усть-Ерба, 20/VI 1970, Г. Зверева и Р. Гонова.

Все три изолированные местонахождения можно рассматривать как реликтовые, поскольку, по мнению А. В. Положий [7], это реликт ксеротермического периода голоцена.

7. *Oxytropis muricata* var. *grandiflora* Polozh.—остролодочник железистошершавый, подвид крупноцветный. Очень редко встречающаяся разновидность остролодочника железистошершавого. Последний, имея центральноазиатский тип ареала, довольно широко распространен на юге края (Хакассские, Минусинские степи и предгорье Западного Саяна). По экологии относится к группе ксеропетрофитов.

Разновидность собрана нами дважды в Боградском районе окр. с. Бей-Булак, песчаный каменистый степной склон, 20/VI 1973 и 11/VII 1972, Г. Зверева.

8. *Lathyrus pannonicus* (Kramer) Garcke—чина белая. Довольно редко встречающийся на юге реликт ксеротермического периода голоцена [7], имеющий в настоящее время евроазиатский тип ареала. Будучи мезоксерофитом, приурочен экологически к сообществам луговых степей.

Известно по одной находке из Ачинско-Чулымской, Красноярской лесостепей и Минусинской степи. Во «Флоре Красноярского края» приведены 13 пунктов сбора в Хакассских степях, из которых лишь один в Боградском районе.

Приводимые нами места сбора являются дополнительными в Богградской луговой степи—окр. с. Знаменка, 6/VI 1970, Г. Зверева; окр. с. Усть-Ерба, 7/VII 1970, Г. Зверева и Р. Гонова; окр. с. Бей-Булак, 11/VI 1973, Г. Зверева.

9. *Gentiana riparia* Kar. et Kir.—горечавка прибрежная. Центральноазиатский галофитный вид, редко встречающийся на засоленных лугах по берегам рек и озер.

Немногочисленные сборы этого вида известны в крае из Минусинской, Ююсо-Ширинской и Уйбатской степей, а также Красноярской и Канской лесостепей, последняя из которых является самым восточным местонахождением этого вида. Наш пункт сбора—Хакасия, Богградский район, окр. с. Знаменка, солонцеватый кочковатый луг в пойме р. Тесь, 9/VI 1970, Г. Зверева.

10. *Pedicularis dasystachys* Schrenk.—мытник мохнатоколосый. Мезоксерофитный вид с евразийским типом ареала, произрастающий на каменистых луговых степях. Во «Флоре СССР» для Восточной Сибири этот вид не приведен и неверно определена его экологическая приуроченность к солонцеватым и заливаемым лугам.

Для юга Красноярского края Л. М. Черепнинным [3] приведено 10 местонахождений вида в Уйбатской и Минусинской степях, являющихся самыми восточными для вида.

Наши сборы впервые сделаны в Богградской и Ширинской степях Хакасии: Ширинский район, окр. с. Сон, каменистая степь, 11/VI 1966, Г. Зверева, Г. Кононова; Богградский район, окр. с. Знаменка, ковыльная степь, 5/VI 1970, Г. Зверева; окр. с. Бей-Булак, овсецово-разнотравная луговая степь, 11/VI 1973, Г. Зверева. На стационарном участке сообщества луговой степи в окр. с. Бей-Булак обнаружено сразу несколько редких и интересных в ботанико-географическом отношении растений—*Lathyrus pannonicus* (Kramer) Garcke, *Adenophora rupestris* Reverd. и *Pedicularis dasystachys* Schrenk.

Сравнение ареалов перечисленных видов показывает интересные связи в прошлом флоры юга Красноярского края с соседними территориями—Европой, Средней Азией, горами Алтая, Саян и Монголией. Поскольку они редко встречаются и, как правило, единичны в сообществах, то, несомненно, заслуживают охраны.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
5/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Зверева Г. А., Нейфельд Э. Я. Новые и редкие виды Хакасии.— В кн.: Новости систематики высших растений, т. 11. Л., Наука, 1974, с. 302—307.
2. Куминова А. В., Зверева Г. А. и др. Растительный покров Хакасии. Новосибирск, Наука, 1976. 422 с.
3. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края, вып. 2—5. Красноярск, 1959—1965.
4. Флора СССР, т. III, VI—VIII, XII, XVIII, XXII, М.—Л., Изд-во АН СССР, т. III, 1935. 636 с.; VI, 1936, 596 с.; VII, 1937, 790 с.; т. VIII, 1939, 692 с.; т. XII, 1946, 918 с.; т. XIII, 1948, 588 с.; т. XVIII, 1952, 802 с.; т. XXII, 1955, 861 с.
5. Флора Красноярского края, вып. III, V, VI, VIII. Новосибирск—Томск, 1965—1977.
6. Кашина Л. И., Красноборов И. М. Новые местонахождения редких и новых для флоры Красноярского края растений.— В кн.: Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск, 1973, с. 81—87.
7. Положий А. В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории.— Изв. СО АН СССР, 1964, № 4. Сер. биол.-мед. наук, вып. 1, с. 3—11.

G. A. Zvereva

NEW LOCALITIES OF RAPE PLANTS ON THE TERRITORY OF THE SOUTH OF THE KRASNOYARSK REGION

New localities of 8 rare species for the flora of steppes Khakass and 2 plants from the other districts of the south of the Krasnoyarsk region are presented. The type of area, the general distribution of them on the territory of the region, their ecological belonging to the definite habitats and the map of new places of collection are given.

As a result the ecology of the separate species was found out and the area—borders in the limits of the mentioned region were made more exact.

УДК 581.9(571.5 : 285.2)

А. А. КИСЕЛЕВА

НОВЫЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ ПРЕДГОРИЙ ВОСТОЧНОГО САЯНА

Сообщение 1

В течение лета 1977 г. проводились флористические исследования в горно-таежной части Восточного Саяна в пределах Слюдянского (долина р. Иркут) и Усольского районов (долина р. Китой) Иркутской обл. В состав отряда входили автор статьи и студенты-практиканты С. Б. Калашникова, В. Г. Сельгичев. В результате обработки собранных материалов, использования литературных данных, а также просмотра гербарных коллекций Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения АН СССР обнаружено 7 видов, которые ранее не были известны для Восточного Саяна; кроме того, выявлены новые местонахождения редких или мало известных для указанной территории растений. Ниже приводится аннотированный список флористических находок, хранящихся в Гербарии ЦСБС (г. Новосибирск). Образцы наших сборов цитируются без указания коллектора.

Названия растений в списке расположены в алфавитном порядке латинских наименований.

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ПРЕДГОРИЙ ВОСТОЧНОГО САЯНА

Calystegia dahurica (Herb.) Choisy. Имеет восточноазиатское распространение. На западе достигает окрестностей г. Иркутска, изолированно встречается на Алтае.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, разнотравный склон горы, 12/VII; с. Раздольное, каменистый склон к р. Китой, 15/VII.
Carex bohemica Schreber. Имеет азиатское распространение. В Восточной Сибири встречается редко.

Долина р. Китой, с. Ивановка, болотистый луг, 24/VII; р. Иркут, с. Тибельти, лесная дорога, 15/VIII.

Festuca extremiorientalis Ohwi. Восточноазиатский вид, представитель неморального комплекса, в СССР встречается главным образом к востоку от оз. Байкал. Отмечены изолированные местонахождения в Минусинской котловине [1] и Туве [2].

Долина р. Иркут, с. Тибельти, смешанный лес, 13/VII.
Gypsophila muralis L. Евросибирский вид, имеющий в долине р. Енисей восточный предел распространения. В предгорьях Восточного Саяна обнаружен впервые; вероятно, занесенный.

Долина р. Китой, с. Ивановка, у дороги, 24/VII.
Knautia arvensis (L.) Coulter. Европейско-западносибирский вид. На территории Восточной Сибири встречается как занесенное сорное растение.

Долина р. Китой, с. Ивановка, у дороги, 24/VII.
Pimpinella thellungiana H. Wolff. Восточноазиатский вид, имеющий на юге оз. Байкал западный предел сплошного распространения. Устье р. Тойсук — правого притока р. Китой, луг, 24/VII.
Ranunculus lapponicus L. Циркумполярный гипоарктический вид. Долина р. Иркут, с. Быстрое, заболоченный лиственничник, 22/VII.

РЕДКИЕ ИЛИ МАЛО ИЗВЕСТНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

Achillea alpina L. Распространен в Сибири и на Дальнем Востоке; проникает на запад до р. Енисей. На территории Восточного Саяна встречается редко.

Долина р. Иркут, с. Тибельти, лесная дорога, 18/VIII.
Asperugo procumbens L. Евразийский сорный вид. На территории Восточной Сибири встречается довольно редко. В предгорьях Восточного Саяна известен с р. Белая. Приводим еще одну находку из этого района.

Долина р. Китой, с. Ново-Борисово, посеи, 26/VII.
Axyris hybrida L. Южносибирский сорный вид. Растение, считающееся редким в Восточной Сибири, нами отмечалось довольно часто около жилых мест и у дорог.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, у дороги, 3/VII; село Ново-Борисово, посеи, 22/VII.

Campanula cervicaria L. Евросибирский вид, имеющий на оз. Байкал восточную границу ареала [3]. Показан для предгорий Восточного Саяна в пределах Красноярского края [4]. Нами установлено, что данный вид встречается довольно часто в восточной половине гор; здесь он растет в разреженных лесах и на лесных полянах.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, лесной луг, 19/VII; р. Иркут, с. Тибельти, осиновый лес, 20/VIII.

Carex dahurica Kük. Распространена в Забайкалье (проникает на север до бассейна р. Алдан), на Дальнем Востоке (верхний Амур) и в Северной Монголии. Известна из центральной части Восточного Саяна: с. Алыгджер, на лугу, 22/VII 1961, Л. Малышев. Нами собран восточнее. Восточносаянские находки отодвигают известную границу распространения вида к западу.

Долина р. Китой, с. Ново-Борисово, заболоченное березовое редколесье, 22/VII.

C. leporina L. Евросибирский вид. Редкое растение юга Восточной Сибири, доходит на восток до оз. Байкал.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, сырой луг, 12/VII.

Carlina biebersteinii Bernh. Евросибирский вид. Известен из немногих пунктов предгорий Восточного Саяна.

Долина р. Китой, с. Ново-Борисово, сосново-березовый лес, 22/VII; с. Раздольное, сосновый лес, 15/VII.

Echinochloa crus-galli (L.) Beauv. Циркумполярный сорный вид. По данным Л. М. Черепнина [1], этот вид встречается довольно часто на западной окраине Восточного Саяна. Собран значительно восточнее и только в одном месте.

Долина р. Китой, с. Ивановка, лесная дорога, 24/VII.
Eripactis palustris (L.) Crantz. Евразийский вид. Встречается довольно редко. Нами собран у восточного предела распространения вида.

Долина р. Китой, с. Ново-Борисово, березово-осиновый лес, 12/VII.
Lathyrus gmelinii Litw. Распространен в Южной Сибири и Средней Азии. Наши сборы расширяют область распространения вида на территории Восточного Саяна. Встречается довольно часто.

Устье р. Алангар — левого притока р. Китой, лесной луг, 14/VI; с. Раздольное, смешанный лес, 15/VII.

Menispermum dahuricum DC. Восточноазиатский вид. Восточносаянские местонахождения этого вида представляют западный участок основного ареала. Изолированно встречается на юге Красноярского края. Редкое растение.

Долина р. Китой, с. Раздольное, разнотравный склон, 15/VII; с. Октябрьский, склон к р. Сарасун, 17/VII; там же, каменистый склон, 17/VII.

Mertensia sibirica (L.) G. Don. Данный вид известен из немногих районов Сибири. Ближайшие местонахождения — Тункинская долина (с. Тунка) и южный берег оз. Байкал (с. Култук). Нами собран к западу от этих пунктов.

Устье р. Алангар — левого притока р. Китой, каменистый склон, 16/VI.

Pimpinella saxifraga L. Евросибирский полусорный вид, доходящий на востоке до оз. Байкал. Цитируемые образцы дополняют известные сведения о его распространении в предгорьях Восточного Саяна.

Долина р. Китой, с. Ново-Борисово, 22/VII; с. Раздольное, у дороги, 15/VII.

Polygonum belophyllum Litw. Азиатский вид: на территории Сибири известен из немногих южных районов. У нас встречается также редко.

Долина р. Китой, с. Ивановка, сырой луг, 24/VII; р. Иркут, с. Тибельти, болотистый луг, 18/VIII.

Rumex maritimus L. Имеет евразийское распространение. Сорный вид, редко встречается в предгорьях Восточного Саяна.

Долина р. Иркут, с. Тибельти, посеи, 11/VIII.

Scutellaria dependens Maxim. Восточноазиатский вид, находится в Восточном Саяне у крайне западного предела распространения. Известны два местонахождения из Тункинской долины. Наши сборы дополняют картину распространения вида.

Остров на р. Иркут против с. Шулуы, заболоченный луг, 12/VIII.

Shibateranthus sibirica Nakai. Представлен изолированными участками ареала в Западном и Восточном Саяне, а также Хамар-Дабане. В Восточном Саяне известен с Окинского, Китойского и Тункинского хребтов. Наши местонахождения относятся к подножию Китойского хребта.

Устье р. Алангар — левого притока р. Китой, смешанный лес, 14/VI; с. Октябрьский, смешанный лес, 19/VII.

Thelypteris palustris Schott. Циркумполярный вид. Показан для предгорий западных склонов Восточного Саяна в пределах Краснояр-

ского края [5]. Очень редкое растение в Восточной Сибири. Нами найден на восточной окраине гор.

Долина р. Китой, с. Раздольное, берег ручья, 15/VII.

Viburnum opulus L. Имеет евразийское распространение. Восточной границей ареала этого вида является бассейн р. Иркут. Встречается редко.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, смешанный лес, 19/VII; устье р. Тойсук, заросли кустарников, 24/VII.

Vicia sylvatica L. Евросибирское растение, находится у восточного предела распространения. Встречается редко.

Долина р. Китой, с. Октябрьский, смешанный лес, 12/VII.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/I 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края, вып. 2. Красноярск, 1959. 240 с.
2. Красноборов И. М., Ломоносова М. Н., Тимохина С. А., Ханминчун В. М. Четвертое дополнение к флоре Тувинской АССР.— Бот. ж., 1977, т. 62, № 9, с. 1315—1320.
3. Киселева А. А. Флористические находки на южном побережье озера Байкал.— Изв. СО АН СССР, 1977, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 36—38.
4. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края, вып. 6. Красноярск, 1967. 238 с.
5. Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края, вып. 1. Красноярск, 1957. 96 с.

A. A. Kiseleva

NEW AND RARE PLANTS

OAT FOOTHILLS OF THE EASTERN SAYAN MOUNTAIN CHAIN. I

The list given consists of 27 plant species including seven new ones which have not been mentioned before in this territory. New localities for rare or little known plants have been revealed. Overwhelming majority of these species can be found very seldom.

УДК 581.9(571.52)

A. C. РЕВУШКИН

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ШАПШАЛЬСКОГО ХРЕБТА

Шапшальский хребет до последнего времени оставался одним из мало изученных в ботаническом отношении районов высокогорий Южной Сибири. Автор в течение пяти летних сезонов (1972—1973, 1975—1977 гг.) изучал высокогорную флору Шапшальского хребта по методике конкретных флор [1—4] в сочетании с маршрутными исследованиями.

Шапшальский хребет протянулся на границе Тувы с Алтаем с северо-северо-запада на юго-юго-восток более чем на 150 км. На севере он граничит с хребтами Западного Саяна и Северо-Восточного Алтая, на юге переходит в хребты Цаган-Шибэту и Западный Танну-Ола. На

восток и запад от хребта отходят отроги, переходящие в Чулышманское плато на Алтае и Алашское в Туве.

Рельеф хребта — типично альпийский, с острыми гребнями, пиками, карами. Высота водораздельного гребня 3 тыс. м на юге, 2 тыс. на севере, южные вершины поднимаются выше 3,5 тыс., северные достигают 2,5—3 тыс. м. над ур. м. Встречаются и остатки прошлого ледникового периода в виде сглаженных, но достаточно высоких вершин. Особенно хорошо выражен альпийский рельеф в южной части, хребет достигает наибольшей высоты. В прошлом здесь был мощный очаг оледенения, языки которого спускались далеко по долинам рек Каргы, Чулышман, Шуй. Климат района резко континентальный с коротким вегетационным периодом, резкими годовыми и суточными колебаниями температур, малым количеством осадков, приходящихся преимущественно на лето [5]. К югу континентальность климата возрастает.

Почвенный покров представлен в основном горно-луговыми и горно-тундровыми почвами. На юге встречаются горные лугово-степные и каштановые почвы [6]. Растительность Шапшальского хребта — сложное явление. На пояса здесь налагается широтная зональность, обусловленная усилением континентальности климата. Можно выделить следующие пояса растительности: степной, лесостепной, горно-лесной, субальпийский и альпийский состав и соотношение которых изменяются при продвижении. Так, на севере отсутствует степной пояс, на юге исчезает горно-лесной пояс, а степной и лесостепной непосредственно контактируют с высокогорными поясами. В субальпийском и альпийском поясах сосредоточены виды высокогорной флоры.

Растительность субальпийского пояса представляет собой сочетание подгольцовых, высокогорно-степных и субальпийских ценозов. Ведущее положение на всем хребте, кроме его южной части, занимает подгольцовая растительность (ерники, ерниковые и беломошниковые лиственничные редколесья). Наряду с ней в более благоприятных местообитаниях встречаются низкотравные субальпийские луга и кедровые редколесья. В верховье р. Ташту-Хем найдены участки крупнотравных субальпийских лугов, обычно в более гумидных северных районах Алтая и Западного Саяна. На юге хребта важную роль играют высокогорные степи, представляющие собой дериваты горных степей, обогащенные высокогорными видами [7]. Ерники распространены здесь ограниченно, низкотравные субальпийские луга носят остепненный характер.

Альпийский пояс представлен гольцовыми, альпийскими и высокогорно-степными ценозами. Большое место занимают тундры. На севере обычны мохово-лишайниковые, мохово-кустарниковые, каменистые тундры. На юге более характерны каменистые, щебнисто-лишайниковые, дриадовые тундры и кобрезиевые пустоши. Альпийские луга везде играют подчиненную роль, развиваясь в местообитаниях с избыточным увлажнением и хорошим дренажем. В южной части хребта значительна роль каменистых высокогорных степей.

Высокогорная флора Шапшальского хребта насчитывает 577 видов, относящихся к 218 родам и 55 семействам. Мы провели сравнение этой флоры с другими южносибирскими флорами (табл. 1), для чего использовали работы сибирских ботаников [8—14]. Высокогорная флора Шапшальского хребта выделяется из всех сравниваемых флор своим богатством. По количеству видов она приближается к флорам Алтая, Западного и Восточного Саяна, которые по территории в десятки раз превышают Шапшальский хребет. Примерно сравнимые по площади Уюкский хребет, Кузнецкий Алатау, хребет академика Обручева, Хамар-Дабан намного уступают по богатству высокогорной флоры Шапшальскому хребту. Различия этих флор по количеству родов менее велики, а по числу семейств незначительны.

Таблица 1
Количественная характеристика некоторых высокогорных флор Южной Сибири

Район	Семейства	Роды	Виды	Среднее число видов		Среднее число родов в семействе
				в семействе	в роде	
Шапшальский хребет	55	218	577	10,5	2,7	4,0
Алтай	57	225	644	11,3	2,9	4,0
Западный Саян	56	228	601	10,7	2,6	4,0
Восточный Саян	56	222	592	10,6	2,7	4,0
Кузнецкий Алатау	51	171	332	6,5	1,9	3,3
Уюкский хребет	50	153	294	5,7	1,9	3,0
Хребет акад. Обручева	46	167	373	8,1	2,2	3,6
Хамар-Дабан	55	210	453	8,2	2,1	3,8

Среднее число видов в роде и семействе, а также среднее число родов в семействе используются при количественном анализе флор, как показатели систематического многообразия [15]. По этим показателям флора Шапшальского хребта сходна с флорами Алтая, Западного и Восточного Саян и резко отличается от остальных сравниваемых флор.

Исключительное богатство и систематическое многообразие высокогорной флоры Шапшальского хребта, по-видимому, можно объяснить тем, что через хребет проходит важная ботанико-географическая граница. Территория Шапшальского хребта, хотя и невелика по площади, но, так же как Алтай и Саяны, относится к нескольким ботанико-географическим округам или даже провинциям [7].

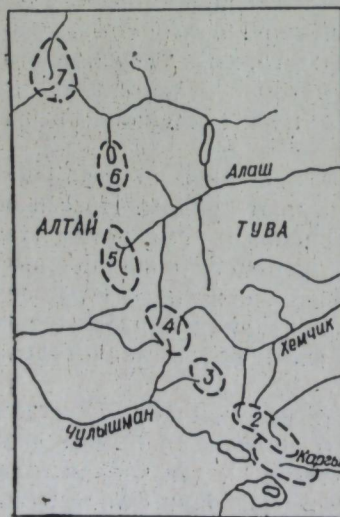


Рис. 1. Карта-схема районов конкретных флор Шапшальского хребта.

На рис. 1—4 участки конкретных флор: 1—Джулу-Кульский (ДК), 2—Шуйский (Шуй), 3—Куль-Хемский (КХ), 4—Хемчикский (Хем), 5—Ташту-Хемский (ТХ), 6—Иери-Хольский (ИХ), 7—Кумыйский (Кум).

После предварительных маршрутных исследований на территории хребта выделено 7 участков конкретных флор (рис. 1): 1) Джулу-Кульский (ДК) охватывает юго-западную часть хребта в истоках р. Каргы и окр. оз. Джулу-Куль; 2) Шуйский (Шуй)—верховье рек Шуй, Узун-Хем, Шоон-Хем; 3) Куль-Хемский (КХ)—верховье р. Куль-Хем, окр. пер. Охотничий; 4) Хемчикский (Хем)—истоки рек. Хемчик, Козер; 5) Ташту-Хемский (ТХ)—верховье Ташту-Хем, Тихая; 6) Иери-Хольский (ИХ)—окр. оз. Иери-Холь и плато южнее озера; 7) Кумыйский (Кум)—верховье рек Монагы, Кумый. Прилежащие части алтайского мегасклона хребта входят в состав следующих районов: Хем, ТХ и Кум. Площади выделенных участков примерно равны или немного превышали 100 км² (несколько меньше площадь КХ—70 км²). Полнота флористической изученности участков одинакова, что соответствует требованиям методики. Для сравнения взята также более северная флора верховий р. Б. Абакана, по площади близкая с нашими флорами [16].

Сравнение количественных характеристик конкретных флор (табл. 2) отчетливо показало постепенное увеличение их богатства при продвижении с севера верховий р. Б. Абакан. Богаче на юг. Наиболее бедна флора флоры ТХ, Хем, Кум. Самые богатые видами участки Шуй и ДК располагаются в наиболее континентальной части. Аналогичные результаты получаются при сравнении богатства флор по родам и семействам, но различие уменьшается.

Сравниваемые флоры располагаются по линии, пересекающей в меридиональном направлении Алтае-Саянскую горную область, и соответствуют нарастанию континентальности климата. Полученные данные характеризуют зональные особенности изменения богатства высокогорных флор Алтае-Саянской области. Если учесть, что с дальнейшим продвижением на юг в горные системы Монголии (Хархира, Тургунь), флоры будут утрачивать арктические, бореальные лугово-лесные и психрофильные альпийские виды, можно предполагать, что высокогорные флоры субаридных районов Алтае-Саянской области (юг Шапшальского хребта, Монгун-Тайга, Западный Танну-Ола, Юго-Восточный Алтай) являются наиболее богатыми. В этих флорах значительно участие степных видов, одновременно сохраняются в особом местообитании бореальные лугово-лесные виды, еще достаточно высока роль арктических и довольно много эндемиков.

Богатство южных конкретных флор, по-видимому, можно объяснить более мощным развитием альпийского рельефа на юге хребта и в связи с этим большим разнообразием здесь петрофитных местообитаний.

Систематическая структура флоры, как было показано А. И. Толмачевым [17], является важным показателем, характеризующим зональные и провинциальные особенности флоры, ход исторического развития. Сравнительный анализ систематической структуры помогает в решении трудных вопросов флористического районирования [18].

Сравнение систематических спектров исследованных конкретных флор показывает, что из 55 семейств 8 наиболее богаты в южных континентальных частях хребта (*Poaceae*, *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae* и др.), 11 семейств богаче в северных флорах (*Polypodiaceae*, *Pinaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Betulaceae*, *Ariaceae* и др.). 18 семейств имеются в спектрах не всех конкретных флор. Часть из них отражает зональные особенности флор. Так, в более южных (ДК, Шуй) отсутствуют *Ericaceae*, *Vacciniaceae*, но зато представлены *Ephedraceae*, *Iridaceae*, *Plumbaginaceae*, которых нет севернее.

Из 218 родов флоры 108 представлены в спектрах всех конкретных флор, 110 отсутствуют хотя бы в одном. 35 родов наиболее богаты в ДК и Шуй (*Silene*, *Draba*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Dracosperhalum*, *Artemisia* и др.). 18 родов богаче во флорах северных умеренно континентальных районов (*Equisetum*, *Carex*, *Salix*, *Betula*, *Vaccinium*). Сравнение конкретных флор по специальности родов показывает своеобразие ДК и Шуй. Так, например, только в этих флорах имеются виды родов: *Ephedra*, *Ptilagrostis*, *Elymus*, *Agropyron*, *Taphrospermum*, *Eutrema*, *Aphragmus*, *Torularia*, *Braya*, *Alyssum*, *Parrya*, *Stevenia*, *Smelovskia*, *Orostichys*, *Dryadanthe*, *Sibbaldianthe*, *Biebersteinia*, *Goniolimon*, *Lagopsis*, *Ziziphora*, *Scrophularia*, *Leontopodium*, *Waldheimia*. В основном это роды, характерные для континентальных областей Азии. Отме-

Таблица 2
Количественная характеристика конкретных флор высокогорий Шапшальского хребта

Конкретная флора	Семейства	Роды	Виды
Джулу-Кульская (ДК)	48	164	388
Шуйская (Шуй)	50	169	404
Куль-Хемская (КХ)	45	139	258
Хемчикская (Хем)	45	135	233
Ташту-Хемская (ТХ)	46	151	299
Иери-Хольская (ИХ)	44	113	200
Кумыйская (Кум)	42	135	232
Верховье р. Б. Абакан	41	122	170

Таблица 3

Места ведущих семейств в конкретных флорах высокогорий Шапшальского хребта

Семейство	Флора в целом		ДК		Шуй		КХ		Хем		ТХ		ИХ		Кум	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
<i>Asteraceae</i>	1	13,1	1	12,0	1	11,5	1	10,5	1	10,3	1	12,0	1	11,0	1	12,4
<i>Poaceae</i>	2	8,8	2	11,7	2	9,5	2	8,9	3	7,7	3	7,3	3	7,5	4	6,9
<i>Ranunculaceae</i>	3	7,1	4	7,0	3	7,7	3	7,3	4	6,9	4	7,0	4	7,5	3	7,3
<i>Cyperaceae</i>	4	6,7	6	5,7	6	6,2	4	6,9	2	8,6	2	7,7	2	8,5	2	8,6
<i>Rosaceae</i>	5	6,4	3	7,3	4	6,3	6	5,8	5	6,0	6	4,7	7	5,0	5	5,6
<i>Caryophyllaceae</i>	6	5,4	8	5,2	5	6,2	5	6,2	6	5,2	5	5,3	5	5,5	6	5,2
<i>Fabaceae</i>	7	4,8	7	5,2	7	5,2	11	3,1	11	3,4	11	3,3	10	3,5	12	2,6
<i>Brassicaceae</i>	8	4,7	5	6,0	8	4,2	13	2,3	14	2,1	14	2,3	14	2,5	17	1,3
<i>Scrophulariaceae</i>	9	4,0	9	3,6	10	3,7	7	5,0	7	4,7	9	4,6	8	4,5	10	3,9
<i>Salicaceae</i>	10	3,3	14	2,0	11	3,7	8	4,6	8	3,9	7	4,7	6	5,0	8	4,7
<i>Saxifragaceae</i>	11	3,1	10	3,6	9	4,0	12	3,1	10	3,4	8	4,7	11	3,5	9	3,9
<i>Apiaceae</i>	12	3,1	13	2,9	12	3,5	9	4,2	9	3,8	10	3,3	9	4,5	7	5,1

Примечание. а — порядковый номер семейства в ряду по убыванию числа видов семейства; б — процентное содержание видов данного семейства во флоре.

ченная выше особенность объясняется не только современными субаридными условиями районов, но и тем, что в прошлом эти флоры испытывали, по-видимому, наибольшее влияние со стороны флор Средней и Центральной Азии.

Сравнение родовых спектров остальных флор показывает некоторое своеобразие ТХ, Хем и Кум, где имеются характерные представители тайги и субальпийского крупнотравья — *Abies*, *Picea*, *Lycopodium* (s. str.), *Gymnocarpium*, *Populus*, *Sorbus*, *Anthriscus*, *Ledum*, *Linnaea*, *Adoxa*. В названных районах они встречаются крайне редко, лишь в местообитаниях с повышенной влажностью воздуха, являясь реликтами периода более влажного климата (видимо, климатического оптимума голоцена). Некоторым своеобразием отличается и Кум. Так, только в этой флоре присутствуют *Anemone*, *Geum*, *Sanguisorba*, *Cortusa*, *Hieracium*, обычные на более северных гумидных территориях.

Для более точного анализа систематической структуры конкретных флор выявлены в их составе ведущие семейства и роды (табл. 3, 4). Сравнение проведено путем подсчета коэффициентов ранговой корреляции Кендала [19], построения дендрита по алгоритму Выханду [20] и выделения корреляционных плеяд [21—23]. Ранее эта методика ус-

Таблица 4

Места ведущих родов в конкретных флорах высокогорий Шапшальского хребта

Род	Флора в целом		ДК		Шуй		КХ		Хем		ТХ		ИХ		Кум	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
<i>Carex</i>	1	5,4	1	4,4	1	5,0	1	5,4	1	7,3	1	9,0	1	7,0	1	5,6
<i>Salix</i>	2	3,1	9	2,0	2	3,7	2	4,6	2	3,9	2	4,3	2	5,0	2	4,8
<i>Potentilla</i>	3	2,8	2	3,9	3	2,7	9	1,5	20	0,9	17	1,0	10	1,5	17	0,9
<i>Saussurea</i>	4	2,4	5	2,6	11	1,7	6	2,9	8	1,7	6	2,3	7	2,0	9	1,7
<i>Oxytropis</i>	5	1,9	6	2,3	5	2,5	26	0,8	12	1,3	19	1,0	16	1,0	18	0,7
<i>Gentiana</i>	6	1,9	3	2,7	4	2,7	3	3,1	3	2,6	5	2,3	9	1,5	6	1,7
<i>Pedicularis</i>	7	2,1	16	1,3	9	2,2	4	2,7	4	2,1	4	2,3	6	2,0	4	2,1
<i>Artemisia</i>	8	1,9	8	2,0	8	2,8	10	1,5	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Poa</i>	9	1,7	10	2,0	10	2,0	5	2,3	5	2,1	7	2,0	4	2,5	7	1,7
<i>Draba</i>	10	1,7	4	2,6	6	2,3	25	0,8	48	0,4	17	1,0	17	1,0	49	0,4
<i>Saxifraga</i>	11	1,7	7	2,3	7	2,2	7	1,5	6	1,7	3	2,7	3	2,5	3	2,6
<i>Aconitum</i>	12	1,5	12	1,6	12	1,7	8	1,5	7	1,7	8	1,7	15	1,0	8	1,7

Примечание. а — порядковый номер рода в ряду по убыванию числа видов рода; б — процентное содержание видов данного рода во флоре.

Таблица 5

Коэффициенты ранговой корреляции τ Кендала, показывающие степень схождения систематической структуры конкретных флор

По семейственным спектрам	ДК		Шуй		КХ		Хем		ТХ		ИХ		Кум	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
ДК	—	—	0,79	—	0,50	—	0,42	—	0,36	—	0,36	—	0,33	—
Шуй	0,55	—	—	—	0,60	—	0,54	—	0,54	—	0,48	—	0,45	—
КХ	0	0,21	—	—	—	—	0,90	—	0,82	—	0,88	—	0,73	—
Хем	—0,06	0,27	0,82	—	—	—	—	—	0,88	—	0,88	—	0,85	—
ТХ	0,06	0,27	0,76	0,76	—	—	—	—	—	—	0,88	—	0,88	—
ИХ	0	0,27	0,63	0,70	0,70	—	—	—	0,82	—	—	—	0,82	—
Кум	—0,03	0,30	0,73	0,85	0,85	0,91	0,85	—	—	—	—	—	—	—

пешно применялась рядом ботаников для анализа флор Большеземельской тундры, Южного Средиземноморья, Курильских островов [24—26].

По данным табл. 3 и 4 рассчитаны коэффициенты ранговой корреляции τ , которые сведены в матрицу (табл. 5). На основе этой матрицы получены дендриты, изображенные на рис. 2 и 3.

Анализ результатов, полученных путем сравнения набора ведущих семейств, показал, что на уровне связи $\tau \geq 0,60$ все конкретные флоры объединяются в общую корреляционную плеяду. При повышении уровня связи до $\tau \geq 0,79$ (рис. 4) общая плеяда распадается на две дочерних: южную, включающую ДК, Шуй, и северную, содержащую остальные конкретные флоры. При $\tau \geq 0,88$ происходит расщепление южной плеяды, северная же остается неизменной. И только с повышением уровня связи до $\tau > 0,90$ происходит расщепление северной плеяды на отдельные флоры.

Анализ коэффициентов τ , полученных из сравнения наборов ведущих родов, показывает аналогичную картину (см. рис. 3), но уровни связи флор здесь ниже. Конкретные флоры сразу распределяются на две корреляционные плеяды: северную и южную. Внутри южной плеяды флоры менее связаны, чем в северной. Это объясняется тем, что в отличие от ДК в Шуй сильнее проявляются бореальные черты (больше роль *Salix*, *Carex* и др.). В северной плеяде более слабо связана КХ, географически располагающаяся ближе к флорам южной плеяды. Тесно связаны флоры Хем, ТХ и Кум, сходные не только в систематической структуре, но и по видовому составу. Очевидно, семейственные спектры более отражают зональные особенности флор, а родовые — провинциальные и локальные, как ранее отмечено Л. И. Малышевым [19].

Литературные данные о районировании этой территории несколько противоречивы. Так, К. А. Соболевская [7] выделяет высокогорный Мон-

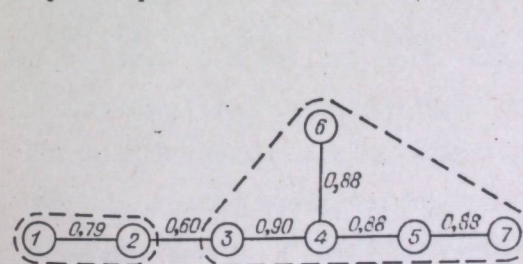


Рис. 2. Дендрит и корреляционные плеяды, показывающие степень максимального схождения систематической структуры конкретных флор (составлен на основе сравнения семейственных спектров).

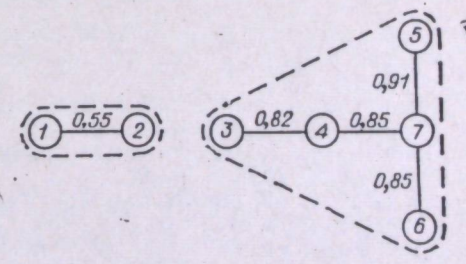


Рис. 3. Дендрит и корреляционные плеяды, показывающие степень максимального схождения систематической структуры конкретных флор (составлен на основе сравнения родовых спектров).

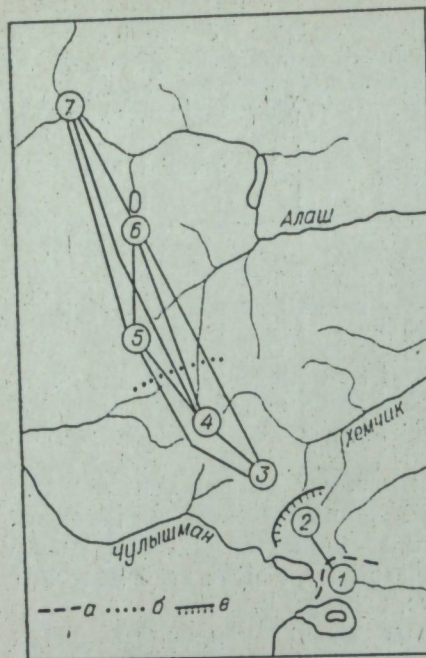


Рис. 4. Корреляционные плеяды на уровне связи $\tau \geq 0,79$, показывающие степень сходства систематической структуры конкретных флор Шапшальского хребта.

Границы Монгун-Тайгинского района: по К. А. Соболевской (а); по В. А. Носину (б), по нашим данным (в).

1. Богатство высокогорных флор на Шапшальском хребте возрастает в направлении с севера на юг, достигая максимума в субаридных районах. Отмеченная закономерность, по-видимому, характерна и для Алтае-Саянской области в целом.

2. В высокогорьях Шапшальского хребта представлены две отличающиеся по богатству и систематической структуре флоры, относящиеся к разным флористическим округам.

3. На Шапшальском хребте в истоках р. Шоон-Хем проходит граница между двумя флористическими выделами.

Томский государственный университет
им. В. В. Куйбышева

Поступила в редакцию
19/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике.— Журн. Рус. бот. о-ва., 1931, 16, 1, с. 111—124.
2. Толмачев А. И. Богатство флор как объект сравнительного изучения.— Вестн. ЛГУ, 1970, 9, с. 71—83.
3. Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор.— Бот. ж., 1975, 60, 1, с. 69—82.
4. Шмидт В. М. О двух направлениях развития метода конкретных флор.— Бот. журн., 1976, 61, 12, с. 1658—1668.
5. Ефимцев Н. А. Климатический очерк.— В кн.: Природные условия Тувинской АО. Тр. Тув. компл. экспедиции, вып. 3. 1957, с. 46—65.
6. Иосин В. А. Почвы Тувы. М., Изд-во АН СССР, 1963. 342 с.
7. Соболевская К. А. Растительность Тувы. Новосибирск, 1950. 140 с.
8. Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
9. Малышев А. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., 1965. 367 с.
10. Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 380 с.

гун-Тайгинский район, который входит в Монголо-Алтайский округ, установленный в делении МНР А. А. Юнастовым, и Западно-Тувинский горный район, принадлежащий Тувинскому округу. Границу между ними она проводит по Шапшальскому хребту, относя его юго-западный склон к Монгун-Тайгинскому району. А. В. Куминова весь Алтайский мегасклон хребта включает в район Чулышманского плоскогорья, подпровинции Юго-Восточный Алтай [8]. В природном районировании Тувы В. А. Носина [6] исследуемая территория относится к Верхне-Абаканскому горно-таежному и Монгун-Тайгинскому высокогорному тундрово-лугово-степному округам. В последний входит вся территория хребта, южнее истоков р. Козер.

Проведенное нами исследование согласуется в большей степени со схемой районирования, предложенной К. А. Соболевской. Однако она доказывает, что к Монгун-Тайгинскому району следует относить не только юго-западный склон Шапшальского хребта, но и всю южную часть хребта.

Исследование конкретных флор позволяет сделать следующие выводы:

11. Иванова М. М. Состав, особенности и некоторые аспекты генезиса высокогорной флоры Хамар-Дабана. Науч. чтения памяти М. Г. Попова, вып. 9. Иркутск, 1967, с. 49—79.
12. Седельников В. П. Структура и генетические связи высокогорной флоры Кузнецкого Алатау.— Бот. журн., 1977, 62, с. 644—653.
13. Выдрина С. Н. Высокогорная флора хребта академика Обручева (Тува).— В кн.: Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977, с. 12—13.
14. Ломоносова М. Н. Высокогорная флора Уюкского хребта (Западный Саян).— В кн.: Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977, с. 33—34.
15. Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике.— Бот. журн., 1974, 59, 7 с. 929—940.
16. Иванова Л. И., Волкова Е. В. Особенности состава флоры верховий р. Б. Абакан.— В кн.: Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977, с. 25—27.
17. Толмачев А. И. О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара.— Вестн. ЛГУ, 1970, 15, с. 62—74.
18. Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков.— Бот. журн., 1973, 58, 11, с. 1581—1588.
19. Kendall M. G. Rank correlation methods. London, 1948, 160 p.
20. Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем.— В кн.: Применение математических методов в биологии, 1964, вып. 3, с. 19—22.
21. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд.— Вестн. ЛГУ, 1959, 9, с. 137—141.
22. Терентьев П. В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд.— В кн.: Применение математических методов в биологии, 1960, вып. 1, с. 27—36.
23. Вельдр С. Р. О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776).— В кн.: Применение математических методов в биологии, 1964, вып. 3, с. 75—85.
24. Ребристая О. В., Шмидт В. М. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции.— Бот. журн., 1972, 57, 11, с. 1353—1364.
25. Заки М. А., Шмидт В. М. 1972. О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. I. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор.— Вестн. ЛГУ, 1972, 9, с. 57—69.
26. Заки М. А., Шмидт В. М. О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. II. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор.— Вестн. ЛГУ, 1973, 9, с. 47—57.

A. S. Revushkin

THE QUANTITATIVE CHARACTERISTIC AND SYSTEMATIC STRUCTURE OF HIGH MOUNTAIN FLORA OF SHAPSHALJSKY RANGE

The high mountain flora of Shapshaljsky range (South Siberia) numbers 577 species of vascular plants from 218 genera and 55 families. The comparison this flora with another high mountain floras of South Siberia and the analysis of concrete floras allowed to reveal the variability of species richness of floras in Altaj-Sajan region. The heterogeneity of Shapshal's flora has been found. The phytogeographical border passing through the range has been defined more exactly.

УДК 582.632.1 : 634.0.165.61

М. А. ШЕМБЕРГ

АНАЛИЗ ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *BETULA LANATA* (RGL) V. VASSIL В СЕВЕРНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ

Род *Betula* L., насчитывающий многие десятки видов, очень полиморфен. Об этом писали все исследователи рода, начиная от Э. Л. Регеля и В. Н. Сукачева. Особенно много работ, посвященных изучению изменчивости отдельных признаков берез, опубликовано в

Таблица 1

Оценка признаков методом гибридных индексов

Признаки, их градации	Индекс	Признаки, их градации	Индекс
А. Опушение черешков листьев		Г. Опушение пластинок листьев	
а) типичное для <i>B. pendula</i>	0	а) типичное для <i>B. pendula</i>	0
б) близкое к <i>B. pendula</i>	1	б) близкое к <i>B. pendula</i>	1
в) близкое к <i>B. lanata</i>	2	в) близкое к <i>B. lanata</i>	2
г) типичное для <i>B. lanata</i>	3	г) типичное для <i>B. lanata</i>	3
Б. Опушение почек		Д. Форма орешков	
а) типичное для <i>B. pendula</i>	0	а) типичная для <i>B. pendula</i>	0
б) близкое к <i>B. pendula</i>	1	б) близкая к <i>B. pendula</i>	1
в) близкое к <i>B. lanata</i>	2	в) близкая к <i>B. lanata</i>	2
г) типичное для <i>B. lanata</i>	3	г) типичная для <i>B. lanata</i>	3
В. Опушение молодых побегов		Е. Форма семенных чешуек	
а) типичное для <i>B. pendula</i>	0	а) типичная для <i>B. pendula</i>	0
б) близкое к <i>B. pendula</i>	1	б) близкая к <i>B. pendula</i>	1
в) близкое к <i>B. lanata</i>	2	в) близкая к <i>B. lanata</i>	2
г) типичное для <i>B. lanata</i>	3	г) типичная для <i>B. lanata</i>	3

последние годы [1—6]. Изменчивость морфологических признаков берез одними авторами связывалась с полиплоидией [7—9], другими — с особенностями филогении [10—12], третьими — с большим разнообразием экологических условий, в которых произрастают представители рода [13, 14], а также с рядом других еще мало изученных причин. К последним можно отнести и влияние интрогрессивной гибридизации [15—21 и др.].

Спонтанные гибриды берез часто описываются в качестве новых видов [16, 19, 22, 23], поэтому систематика гибридирующих восточно-сибирских берез очень запутана. В связи с этим изучение естественной гибридизации между *B. lanata* и *B. pendula* Roth. приобретает как теоретическое, так и прикладное значение. В настоящей работе рассмотрена изменчивость морфологических признаков *B. lanata* и *B. pendula* в Северо-Восточном Прибайкалье при их гибридизации.

B. lanata изучали на крайней западной границе ее ареала вблизи пос. Нижнеангарск Бурятской АССР. Родительские виды и их предполагаемые гибриды исследовали непосредственно в природе. Для этих целей был заложен 6-километровый профиль на южном склоне Байкальского хребта по ручью Душкочанка. У его истоков в подгольцовом поясе произрастает *B. lanata*, пробные площади в древостоях, образованных *B. pendula*, закладывали в низовьях ручья. Гербарий родительских видов и каждой гибридной группы, собранный с 14 пробных площадей, составлял не менее 60 листов.

Собранный материал обрабатывали общепринятыми методами [21]. Оценка опушенности черешков и пластинок листьев, почек и побегов, а также формы орешков и кроющих чешуек, проводившаяся методом гибридных индексов Е. Андерсона [24], приведена в табл. 1.

Шерстистая береза (*B. lanata*) в Прибайкалье занимает склоны гор на высотах 1000—1600 м. Ниже 1000 м она встречается небольшими группами или отдельными деревьями. Ширина пояса лесов из *B. lanata* невелика и может колебаться от нескольких десятков до 200—300 м по вертикали. Обращает на себя внимание его мозаичность и разорванность. Обычно шерстистая береза произрастает с осинкой, ольхой кустарниковой, кедровым стлаником. Иногда встречаются лиственницы и

Таблица 2

Изменчивость морфологических признаков в популяциях *B. lanata*, *B. pendula* и их гибридов

Признаки	<i>B. lanata</i>		H_1		H_2		H_3		<i>B. pendula</i>	
	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ
Число боковых жилок листа	8,93	0,771	6,56	1,401	7,73	1,100	5,65	0,611	5,13	0,498
Верхний листовый угол (град)	75,70	5,488	70,80	10,896	69,90	10,393	65,20	7,816	49,60	4,302
Нижний листовый угол (град)	75,60	4,779	68,50	9,065	53,40	6,100	66,90	8,105	53,30	3,277
Длина листа	4,80	0,636	4,03	0,682	3,61	0,473	3,56	0,381	2,51	0,257
длина черешка	3,57	0,658	2,93	0,756	2,96	0,528	3,08	0,327	2,80	0,295
Длина покр. чешуйки	1,88	0,433	1,96	0,444	2,27	0,397	2,66	0,682	2,81	0,285
длина латер. доли	1,74	0,114	2,41	0,441	2,81	0,493	3,02	0,420	4,50	0,456
Ширина семянки	4,12	0,299	3,23	0,636	2,48	0,353	2,38	0,772	1,62	0,221
ширина орешка										
Длина жен. сережки										
толщина жен. сережки										
Длина жен. сережки										
длина ее черешка										
Средняя σ	1,647		3,040		2,480		2,389		1,199	

При анализе популяций *B. lanata* и ее предполагаемых гибридов с *B. pendula* использовали признаки, применяемые при диагностике видов [25]. В то же время многие признаки имели между собой высокие коэффициенты корреляции. Эти признаки были объединены в виде отношений одного к другому (отношение длины листа к длине черешка, длины сережки к ее толщине и т. д.). Для выделения из большого числа признаков наиболее информативных, применяли один из методов многофакторного анализа — метод главных компонент [26, 27], используемый в биологических исследованиях [28, 29]. Таким образом, выделены 8 из 17 наиболее информативных признаков (их общая суммарная дисперсия — 83,61%). Такие показатели, как длина и ширина листа, длина покровной чешуйки, ширина орешка и др., примененные В. Н. Васильевым при описании вида *B. lanata de novo*, на наш взгляд, не могут быть использованы в таксономических целях. Информативность таких признаков в анализе гибридизации, как, впрочем, и при видовой диагностике, ничтожна. В табл. 2 приведена статистика 8 наиболее информативных признаков. Характер изменчивости этих признаков изучался графическим методом Ж. Ентис-Шаферовой [30].

Графическая интерпретация статистических результатов показывает (рис. 1), что профили линий гибридных форм (H_1 , H_2 , H_3) в разной степени копируют родительские виды. Можно отметить также, что вид ломаной H_1 более схож с *B. lanata*, а гибридная популяция H_3 более близка к другому виду — *B. pendula*. Поэтому с уверенностью можно заключить, что популяции H_1 , H_2 , H_3 действительно являются предполагаемыми гибридами [31].

Методом гибридных индексов Е. Андерсона изучали 6 следующих признаков: опушенность почек, молодых побегов, пластинок и черешков листьев, формы прицветных чешуек и орешков (см. табл. 1). Встречаемость особей (в %) с тем или иным гибридным индексом для видов и их гибридов приведена в табл. 3. Данные таблицы убедительно показывают, что для *B. lanata* в подавляющем большинстве характерны густое опушение почек, молодых побегов, пластинок и черешков листьев, а также свойственная этому виду форма кроющей чешуйки и орешка (признаки, выражающиеся индексом 3). Аналогичные органы у *B. pen-*

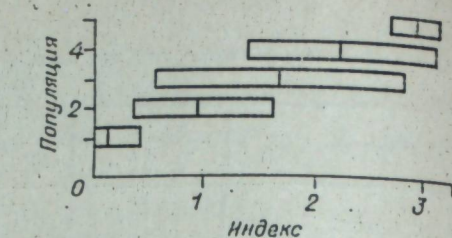
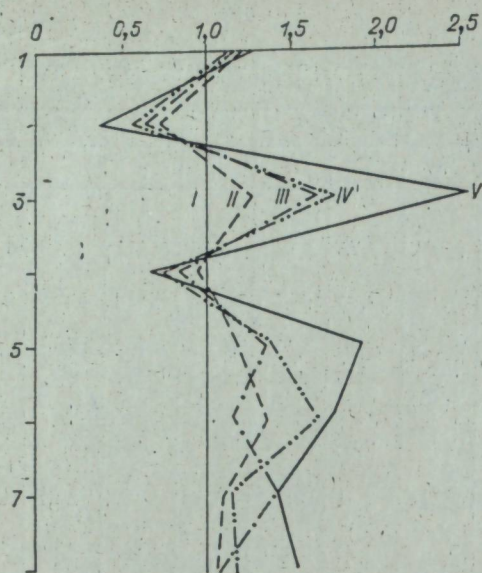


Рис. 2. Изменчивость качественных признаков, определенная методом гибридных индексов.
1 — *B. pendula*, 2 — H_1 , 3 — H_2 , 4 — H_3 , 5 — *B. lanata*.

← Рис. 1. Изменчивость 8 морфологических признаков.
I — *B. lanata*, II — H_1 , III — H_2 , IV — H_3 , V — *B. pendula*.

dula либо совершенно не опушены, либо примерно 1/5 часть их имела единичные волоски и характерную для этого вида форму чешуйки и орешка (признаки, выражающиеся индексом 0). Интересно в этом отношении ведут себя гибриды. У популяции H_1 очевидно доминирующее проявление признаков *B. lanata* (сумма индексов 2 и 3 около 80%), тогда как у популяции H_3 преобладали признаки, свойственные *B. pendula* (сумма индексов 1 и 0 более 80%). Популяция H_2 , пространственно одинаково удаленная от исходных видов, по изученным признакам занимала среднее положение (сумма индексов 1 и 0 — 43,89%, индексов 2 и 3 — 56,11%).

Стандартные отклонения от среднего (σ) использовались в качестве иллюстрации изменчивости признаков популяций, изучавшихся методом Е. Андерсона (рис. 2). Следует отметить, что качественные признаки, имея высокие коэффициенты корреляции друг с другом (0,85—0,92), являются таксономически наиболее информативными из всех изученных признаков.

Для доказательства гибридизации между исходными видами при использовании наиболее информативных морфометрических признаков вновь применен метод главных компонент. Одна из возможностей метода — решение задач на классификацию объектов наблюдений [32]. На рис. 3 приведены главные компоненты отобранных признаков (см. табл. 1), содержащие 75,60% от общей суммарной дисперсии всех 8 исходных признаков. При этом первую главную компоненту $y^{(1)}$ удалось интерпретировать как число боковых жилок листа, а вторую $y^{(2)}$ —

Таблица 3

Оценка изменчивости признаков *B. lanata*, *B. pendula* и их гибридов, определенная методом гибридных индексов (в % от суммы индексов).

Популяция	Индекс			
	0	1	2	3
<i>B. lanata</i>	—	—	5,00	95,00
H_1	5,00	18,33	27,78	48,89
H_2	22,22	21,67	21,67	34,44
H_3	22,22	60,00	17,22	0,56
<i>B. pendula</i>	90,56	9,44	—	—

Таблица 4

Гибридные отношения популяций H_1 , H_2 и H_3 к родительским видам.

Гибридная популяция	Отношение к виду <i>B. lanata</i>	Отношение к виду <i>B. pendula</i>
H_1	0,33187	0,69765
H_2	0,54209	0,53662
H_3	0,60840	0,46883

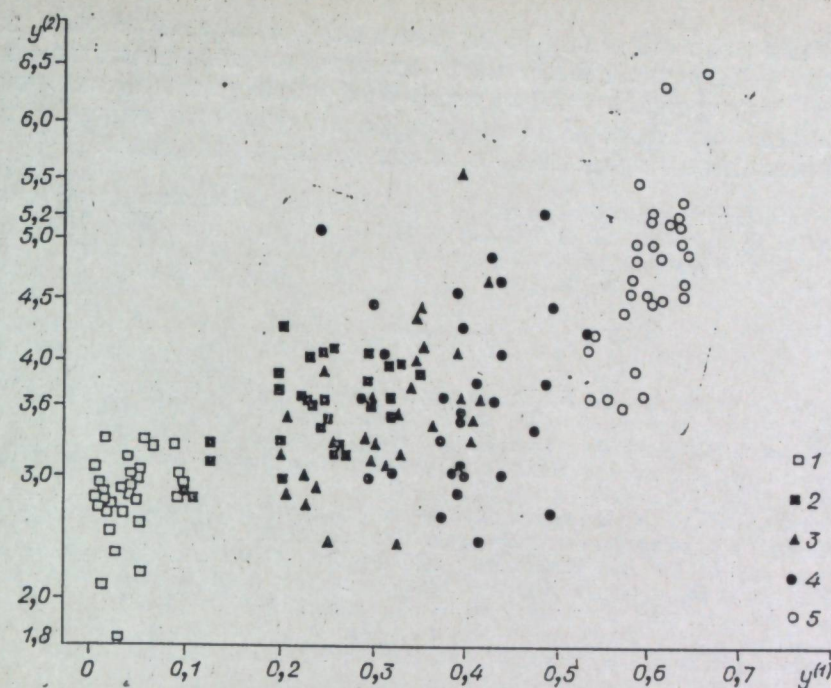


Рис. 3. Главные компоненты 8 морфологических признаков.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

как отношение длины женской сережки к ее толщине. Родительские виды, хорошо разделяющиеся этим методом, занимают крайние не перекрывающиеся области, в то время как гибридные формы, заходя в видовые области, располагаются между ними. Главные компоненты видов и гибридов позволяют заключить, что популяции названные нами как H_1 , H_2 , H_3 с учетом их местопроизрастания, действительно являются гибридными.

Наличие интрогрессии генетического материала родительских видов в гибридные популяции выявлялось путем определения расстояний между популяциями (Евклидово расстояние), соотнесенными к расстоянию между видами, принятому за единицу. Такие отношения позволяют оценить близость гибридных популяций к видовым. Чем меньше отношение расстояния между видом и гибридом к расстоянию между исходными видами (табл. 4), тем ближе эта популяция к этому виду генетически. И, наоборот, чем больше такое отношение, тем генетически дальше расположена сравниваемая гибридная популяция от родительского вида.

Причины высокой вариабельности признаков у изученных видов березы и их гибридов, на наш взгляд, заключаются в следующем. Прибайкалье и, в частности, его северная часть являются зоной интенсивной геологической деятельности. Как известно [33], такие районы характеризуются наибольшей изменчивостью растений. Вспышка геологических процессов вызывает одновременно вспышку процессов изменчивости видов, которая наиболее интенсивна в период поднятия геосинклинали. По-видимому, геологическая деятельность, наряду с другими, явилась одной из основных причин высокой степени генетической изменчивости родительских видов. Это обстоятельство, в свою очередь, оказалось необходимым и достаточным условием для гибридизации в зонах контактов лесорастительных поясов изучавшихся видов. Значительная варьированность диагностически важных морфологических признаков у гибридных растений наглядна (см. табл. 2 и рис. 1) и понятна [34].

Таким образом, в случаях контактов лесорастительных поясов *B. lanata* и *B. pendula* имеет место естественная гибридизация с интенсивной интрогрессивной генетического материала родительских видов в гибридные популяции. В связи с этим изменчивость диагностических признаков гибридов более значительна, чем исходных видов.

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

Поступила в редакцию
20/VI 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Архангельский Д. Б. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации.— Бот. журн., 1962, т. 47, № 7, с. 1025—1029.
- Горовой П. Г., Уварова Н. И., Ошитоков Г. И., Еляков Г. Б. Бетулафоллиентриол в листьях четырех дальневосточных видов.— Растит. ресурсы, 1975, т. II, вып. 1, с. 97—98.
- Данченко А. И. Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1972. 24 с.
- Махнев А. К. Закономерности изменчивости и особенностей внутривидовой структуры у берез секции *Albae* на Урале в связи с широтной зональностью.— Тр. Ин-та экологии раст. и живот., вып. 94. Свердловск, 1975, с. 15—91.
- Махнев А. К., Рождественский Ю. Ф. О внутривидовой изменчивости и систематике видов р. *Betula* Ляпинского Урала.— Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1107—1117.
- Филина Н. И. Морфология пыльцы берез Сибири и Дальнего Востока. I. Пыльца видов секции *Nanae*.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1977, т. 82, вып. 2, с. 113—124.
- Johnson H. Auto and allotriploid *Betula*—families derived from colchicine treatment.— Z. Porphogenetik, 1956, 2, p. 73—77.
- Woodworth R. H. Cytological studies in the Betulaceae. 1. *Betula*.— Bot. Gaz., 1929, 87, N 3, p. 331—363.
- Woodworth R. H. Polyploidy in the Betulaceae.— J. Arnold Arboretum, 1931, 12, N 3, p. 206—217.
- Abbe E. C. Studies in the phylogeny of the Betulaceae. I. Floral and inflorescence anatomy and morphology.— Bot. Gaz., 1935, 97, p. 1—67.
- Abbe E. S. Studies in the Phylogeny of the Betulaceae. II. Extremes in the range of Variation of floral and inflorescence morphology.— Bot. Gaz., 1948, 99, p. 431—469.
- Hall J. F. The comparative anatomy and phylogeny of the Betulaceae.— Bot. Gaz., 1952, 113, p. 225—270.
- Сукачев В. Н. К систематике сибирских берез.— Тр. Бот. музея Акад. наук, 1911, вып. 8, с. 203—227.
- Васильев В. Н. Байкало-Саянская область как один из позднейших центров формообразования рода *Betula* L.— Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 37. М., 1958, с. 120—141.
- Архангельский Д. Б. К систематике сибирских берез.— Бот. журн., 1963, т. 48, № 3, с. 427—428.
- Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре байкальской Сибири.— Бот. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 313—327.
- Коропачинский И. Ю. Об интрогрессивной гибридизации между *B. pendula* и *B. microphylla* в Тувинской АССР.— Изв. СО АН СССР, 1966, № 8, с. 95—100.
- Коропачинский И. Ю. Гибридизационные процессы в природе и задачи их изучения при интродукции древесных растений.— В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, Наука, 1969, с. 38—44.
- Коропачинский И. Ю. Изучение гибридизационных процессов в дендрофлоре Сибири.— Тр. Ин-та экологии раст. и живот., вып. 91. Свердловск, 1975, с. 30—37.
- Anderson E., Hubrecht L. The evidence for introgressive hybridization.— Am. J. Botany, 1938, 25, p. 396—402.
- Clausen K. E. Characteristics of hybrid birch and parent species.— Canad. J. Botany, 1963, N 4, p. 441—458.
- Попов М. Г. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение.— В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., Изд-во АН СССР, 1956, с. 442—462.
- Natho G. Stand und Problematik der *Betula*-Taxonomie in Mitteleuropa.— Biologisches zentralblatt, 1964, 83, N 2, p. 189—195.
- Anderson E. Introgressive hybridization. N. Y.— L., 1949. 110 p.
- Васильев В. Н. К систематике и географии дальневосточных берез.— Бот. журн., 1942, т. 27, вып. 1—2, с. 3—19.

- Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М., Статистика, 1974. 240 с.
- Харман Г. Современный факторный анализ. Пер. с англ. — М., Статистика, 1972. 486 с.
- Андрукович П. С. Применение метода главных компонент в практических исследованиях. Межфакультетская лаборатория статистических методов, вып. 36. М., Изд-во МГУ, 1973. 124 с.
- Годик М. А. Исследование факторной структуры скоростных двигательных особенностей человека. Автореф. дис. М., 1965. 23 с.
- Jentys-Szaferova J. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of the leaf measurements.— Extr. Bull. Acad. Polon. Sci. Letter., Serie B., 1950, part. II.
- Махнев А. К. Влияние происхождения пыльцы на качество семян в опытах по гибридизации берез.— Тр. Ин-та экологии растений и животных, вып. 94. Свердловск, 1975, с. 106—113.
- Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М., Статистика, 1978. 136 с.
- Травин И. С. Современные центры интенсивного видообразования растений.— Бот. журнал., 1945, т. 30, вып. 6, с. 245—250.
- Дылис Н. В. О генетико-селекционном значении контактов ареалов лиственниц сибирской и даурской.— Тр. Ин-та леса АН СССР, вып. XX. М., 1959, с. 3—13.

M. A. Shemberg

ANALYSIS OF HYBRID POPULATIONS OF *BETULA LANATA* (RGL) V. VASSIL ON THE NORTHERN BAIKAL TERRITORY

The article deals with of results of study of more than twenty morphological signs. 8 quantitative and 6 qualitative signs are distinguished statistical analysis of which proves the presence of natural introgressive hybridisation between two species of east Siberian birch: *B. lanata* (Rgl.) V. Vassil. and *B. pendula* Roth.

УДК 582.632.1—135.2(571.1)

В. М. КАЛЕДА

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ И РАЗМЕРЫ ПЫЛЬЦЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Береза повислая (*Betula pendula* Roth.) — главная лиственная порода Западной Сибири, в лесостепной и степной зонах образует березовые колки. Благодаря своей неприхотливости, способности переносить засуху и засоленность почв, быстрой роста, береза широко используется в полевом лесоразведении. Уже сегодня перед лесным хозяйством стоит проблема создания постоянной лесосеменной базы березы для удовлетворения потребностей полевом лесоразведения в высококачественных семенах. Связано это с тем, что хотя береза плодоносит обильно, урожай у нее бывает не ежегодно, значительная часть семян оказывается пустыми, а полнозернистые семена при хранении быстро теряют свою всхожесть.

Формирование доброкачественных семян березы во многом определяется обилием пыльцы и ее качеством [1—7], поэтому в целях решения некоторых практических вопросов необходимо исследовать пыльцу березы. Имеющиеся в литературе данные об особенностях пыльцы [8—14] относятся к березе повислой, произрастающей в европейских районах, соответствующих сведений для условий Западной Сибири нет.

Проращивание пыльцевых зерен березы повислой на разных средах

Статистические показатели	H ₂ O	Концентрация сахарозы, %		
		10	15	20
Число просмотренных пыльцевых зерен, шт	3548	2657	3102	3133
$M \pm m$, %	95,2 $\pm$ 1,0	96,4 $\pm$ 0,6	93,0 $\pm$ 1,1	92,8 $\pm$ 1,5
P, %	1,03	0,6	1,2	1,6
C, %	5,6	3,2	6,2	8,8

Автор исследовал пыльцу из березовых насаждений Бердского лесхоза Новосибирской области, относящихся к лесостепной зоне. Резко континентальный климат района характеризуется холодной зимой и жарким засушливым летом. Несмотря на суровую зиму (1978 г.) с морозами до -45° , микроспоры в сережках березы не погибли и цветение было хорошим. Береза зацвела через два дня после начала распускания листьев при сумме эффективных температур свыше $+5^\circ -46,1^\circ$, что составляет 3,2% от среднегодовой. Данные совпадают с результатами, полученными в Финляндии [15], где наступление фазы цветения березы также связано с 3—4% от средней суммы эффективных температур за год.

Периоду цветения с 7 по 25 мая сопутствовали заморозки до -4° (14, 16, 19 мая), поэтому цветение носило неровный пульсирующий характер. По этой причине продолжительность фазы цветения в условиях лесостепи Западной Сибири превысила на 5 дней средние сроки, указанные в литературе [16], однако на качестве пыльцы заморозки не отразились. Наиболее мощные вспышки цветения зарегистрированы 9, 15, 23 мая при достижении максимальной температуры воздуха $+20^\circ$.

Пыльца заготавливалась из соцветий на срезанных веточках, помещенных в воду, при комнатной температуре. После просеивания через тройной слой марли пыльца хранилась в бюксах, в холодильнике над хлористым кальцием. Для определения размеров пыльца кипятилась в 10%-ном растворе КОН, после чего раствор фильтровался. За размер пыльцевого зерна принимался его экваториальный диаметр [12]. Измерения произведены микрометром у 300 пыльцевых зерен в 30 полях зрения под микроскопом с водной иммерсией при увеличении 10×40 .

Проращивание пыльцы осуществлялось в висячей капле, в камерах Ван-Тигема, в термостате при температуре $+27^\circ$. Средой служили: дистиллированная вода и растворы сахарозы в концентрациях 10, 15, 20%. Проросшая пыльца с пыльцевыми трубками длиной более диаметра пыльцевого зерна [17] подсчитывалась в 30 полях зрения под микроскопом при увеличении 10×20 . Результаты измерений и проращивания пыльцы приведены в таблице.

Средний диаметр у 300 промеренных пыльцевых зерен составил $24,8 \pm 0,5$ мкм, уровень изменчивости этого показателя низкий — 10% [18]. Результаты близки к данным [19], по которым средний диаметр пыльцы березы повислой 25,0 мкм. Деформированных пыльцевых зерен, что является признаком гибридного происхождения берез [13], в просмотренном материале не обнаружено. Свежесобранная пыльца березы повислой в 1978 г. имела очень высокую жизнеспособность, более 96% пыльцевых зерен проросло на 10%-ном растворе сахарозы. Полученные результаты аналогичны данным ряда исследователей для березы повислой из европейских районов СССР [5, 8, 9, 10] и Чехословакии [11].

Свежая пыльца начинает интенсивно прорастать уже через 30 мин после закладки камер в термостат (см. рисунок). Пыльцевые трубки



Пыльца березы повислой.
а — до проращивания 20/V 1978;
б, в — в процессе проращивания.

по мере проращивания принимают характерную изогнутую форму со вздутием на конце. Для получения достоверной картины посев пыльцы в каплях принят в рекомендованном в литературе количестве [17]. Пыльцевых трубок в поле зрения очень много, они изогнуты, переплетены и неудобны для измерения. Вследствие этого в качестве меры длины принят диаметр пыльцевого зерна. Через 2 ч пыльцевые трубки достигли следующей длины: в дистиллированной воде кратной 1—2 диаметром, в 10%-ном растворе сахарозы 4—5, в 15%-ном 5—6, в 20%-ном 2—3 диаметром пыльцевого зерна. После 8 ч проращивания пыльцевые трубки достигли своей максимальной длины кратной 9—10 диаметрам пыльцевых зерен и начали лопаться.

Пыльца не теряла высокой жизнеспособности на протяжении двух недель при хранении в холодильнике над хлористым кальцием, но через месяц она проросла уже единично.

Таким образом, исследование показало, что по фенологии, морфологии и качеству пыльца березы повислой из лесостепной зоны Западной Сибири не отличается от пыльцы из европейской части СССР и Финляндии. Приведенные данные свидетельствуют также о хорошей адаптации мужской генеративной сферы к средним условиям погоды в период формирования пыльцы.

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

Поступила в редакцию
26/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Навашин С. Г. Причины невосхожести семян березы и ольхи. — Изв. Петровской с.-х. акад., 1893, вып. 2, с. 124—127.
2. Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород. О партенокарпии и партеноспермии. — Сельское хозяйство и лесоводство, вып. III. Пб., 1914, с. 60—74.
3. Нестерович Н. Д. О проращивании пыльцы древесных пород в связи с их плодоношением. — Изв. АН БССР, 1948, № 6, с. 127.
4. Saivas R. On the flowering of birch and the quality of seed crop. — Comm. Inst. For. Fenn. 1952, 40, 7, Helsinki, p. 1—35.
5. Фролова Г. Д. Вопросы биологии цветения некоторых берез. — Бот. журн., 1956, 41, 6, с. 885—889.
6. Мауринь А. М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига. Звайгзне, 1967, 207 с.
7. Некрасов В. И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., Наука, 1973. 280 с.
8. Богданов П. Л. О способах хранения пыльцы древесных пород в связи с селекцией. — Сов. ботаника, 1935, 1, с. 98—108.
9. Устинов Е. И. К физиологии проращивания пыльцы лиственных древесных пород. — Докл. АН СССР, 1951, т. 80, № 3, с. 457—460.
10. Мауринь А. М., Кауров И. А. Сравнение методов определения жизнеспособности пыльцы древесных растений. — Бот. журн., 1956, 41, 1, с. 81—84.

11. Václav Erich. Сбор, проращивание и хранение пыльцы березы (*Betula verrucosa* Ehrh.) — Sborník československé akademie zemědělských Ved. Lesnictví, 1958, N 11, с. 939—970.
12. Ощуркова М. В. Описание пыльцы некоторых видов берез, произрастающих на территории СССР. — В кн.: Проблемы ботаники, вып. IV. М., 1959, с. 68—91.
13. Куприянова Л. А. Палинология сержкоцветных. М., Наука, 1965. 214 с.
14. Куприянова Л. А. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР, т. I. Л., Наука, 1972, с. 64.
15. Sarvas R. The annual period of development of forest trees Helsinki, Finnish academy of science and Letters, 1967, p. 211—231.
16. Мисник Г. Е. Сроки и характер цветения деревьев и кустарников. Киев. Наукова думка, 1976. 392 с.
17. Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев. Наукова думка, 1974, с. 19—21.
18. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., Наука, 1972. 283 с.
19. Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. — Bot. Not., v. 107, fasc. 2, p. 69.

V. M. Kaleda

VIABILITY AND SIZES OF POLLEN OF *BETULA PENDULA* ROTH. IN WEST SIBERIA

Viability of *Betula pendula*'s pollen was determined in media with various percentage of sucrose. Pollen was of high viability despite the frosts in florescence. Maximal germination of pollen of 96% was observed on the solution contained 10% sucrose. Pollen preserved high viability during two weeks, being kept in the refrigerator above calcium chloride.

УДК 638.132

В. В. ПРОГУНКОВ

МЕДОПРОДУКТИВНОСТЬ ДУБНЯКОВ ЮГА ПРИМОРЬЯ

Географическое положение юга Приморья и его климатические условия обуславливают очень большое флористическое разнообразие. По данным специальных исследований, на юге Дальнего Востока произрастает более 250 видов медоносных и пергааносных растений [1, 2].

Среди широколиственных лесов практический интерес представляют для пчеловодства дубняки [2—5]. Дубовые леса издавна привлекали внимание исследователей природы юга Дальнего Востока [6, 7]. Одни авторы [8, 9] считали, что они образовались в результате рубок хвойных пород или под воздействием повторяющихся лесных пожаров, другие [10, 11] рассматривали их как самостоятельный природный комплекс, развитый в нижнем поясе гор.

Дубовыми лесами в Приморье покрыты склоны всех экспозиций средней крутизны. Дубняки южных склонов не представляют большого интереса для пчеловодства [2]. На северных склонах из древесных медоносных растений произрастают липа Таке — *Tilia taquetii* Schneid. *, л. амурская — *T. amurensis* Rupr., л. маньчжурская — *T. mandshurica* Rupr., л. корейская — *T. koreana* Nakai, клен мелколистный — *Acer mono* Maxim., к. приречный — *A. ginnala* Maxim., бархат амурский — *Phellodendron amurense* Rupr., маакния амурская — *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., яблоня сибирская — *Malus sibirica* (Maxim.) Kom.

* Названия растений и авторы приведены по Определителю растений Приморья и Приамурья (1966).

боярышник перистонадрезанный — *Crataegus pinnatifida* Bge., б. Максимовича — *C. maximowiczii* C. K. Schn., различные виды рода ивы: *Salix caprea* L., *S. xerophila* Floder., *S. pentandra* L., *S. raddeana* Laksch. Спутником дубовых лесов, образующих в них подлесок, является леспедеца двухцветная — *Lespedeza bicolor* Turcz., л. даурская — *L. dahurica* (Laxm.) Schindl., которая на склонах южных, восточных, западных и частично северных экспозиций образует самостоятельные заросли. На открытых полянах и вырубках встречаются заросли серпухи венечной — *Serratula coronata* L. и различные виды сосюрей, обеспечивающие осенний медосбор.

Травяной покров хорошо развит, флористически разнообразен, богат по составу, но вместе с тем постоянен по отдельным участкам. Отлично согласуется с общей сухостью местообитания. Из медоносных травянистых растений часто встречаются: серпуха венечная — *Serratula coronata* L., с. Комарова — *S. komarovii* Iljin, сростнохвостник дельтовидный — *Synurus deltoideus* (Ait.) Nakai., атрактилодес овальный — *Atractylodes ovata* Thunb., сосюра амурская — *Saussurea amurensis* Turcz., с. уссурийская — *S. ussuriensis* Maxim., с. вымчатая — *S. sinuata* Kom., с. маньчжурская — *S. mandshurica* Kom., лабазник дланевидный — *Filipendula palmata* Maxim., клопогон даурский — *Cimicifuga dahurica* (Turcz.) Maxim., к. простой — *C. simplex* Wormsk., кровохлебка аптечная — *Sanguisorba officinallis* L., к. мелкоцветковая — *S. parviflora* (Maxim.) Takeda, ломонос маньчжурский — *Clematis mandshurica* Rupr., вероника сибирская — *Veronica sibirica* L., в. длиннолистная — *V. longifolia* L., дудник амурский — *Angelica amurensis* Schischk., д. даурский — *A. dahurica* (Fisch.) Behth., клевер ползучий — *Trifolium repens* L., к. люпиновидный — *T. Lupinastes* L., ясенец пушистоплодный — *Dictamnus dasycarpus* Turcz., волжанка азиатская — *Arunceus asiaticus* Pojark., герань Максимовича — *Geranium maximowiczii* Rgl. et Maack., г. волосистотычинковая — *G. eriostemon* Fisch., какалия копьевидная — *Cacalia hastata* L., колокольчик точечный — *Campanula punctata* Lam., к. головчатый — *C. cephalotes* Nakai., бубенчик четырехлистный — *Adenophora tetraphylla* (Thunb.) Fisch., б. широколистный — *A. pereskiiifolia* (Fisch. ex Roem. et Schult.) G. Don., шпороцветник сизочашечный — *Plectranthus glaucocalyx* Maxim., адонис амурский — *Adonis amurensis* Regel et Radde и другие виды растений.

Ниже приведены данные биоморфологического анализа медоносных растений дубняков.

Жизненная форма	Количество растений на 1 га	% от общего числа
Деревья		
припевающие	198	37,0
спелые	71	13,1
перестойные	7	1,3
Кустарники	597	77,1
Травы	18 900	16,3

Видовой состав и количественное обилие кустарников и травянистых растений зависят не только от почвенных условий, экспозиции склонов, местообитания, но также от исходных типов леса. Так, в дубняках, произрастающих на верхних частях горных склонов южной экспозиции, доминирующими компонентами в подлеске выступают лещина разнолистная — *Corylus heterophylla* Turcz. ex Bess., леспедеца двухцветная. Липы и клены в основном порослевого происхождения и часто располагаются гнездами по 2—4—5 стволов вместе. В дубняках по северным, северо-западным и восточным склонам флористический состав более разнообразен.

Дубовые леса — ценные медоносные угодья, обеспечивающие пасеки сбором меда [2, 5]. Они уступают в медоносном отношении кед-

Медопродуктивность дубняков юга Приморья, кг/га

Дубняк	Деревья			Кустарники	Травы	Итого
	липа	прочие	Всего			
Сухие дубняки						
Рододендрово-осочковый . . .	—	3,6	3,6	2,0	0,5	6,1
Леспедецевый с березой Шмидта	6,0	4,3	10,3	10,6	0,8	21,7
Свежие дубняки						
Высокотравный парковый . . .	58,5	14,2	72,7	8,4	12,2	93,3
Леспедецевый	38,1	8,0	46,1	35,8	1,8	83,7
Лещинно-леспедецевый	137,6	29,2	166,8	29,9	7,3	204,0
Кустарниково-разнотравный . .	97,7	26,8	124,5	28,4	20,9	173,8
Влажные дубняки						
Леспедецевый с осмундой . . .	73,6	18,0	91,6	22,3	3,3	117,2
Папоротниковый	106,1	24,4	130,5	6,7	5,8	143,0

рово-широколиственным лесам [12], но служат для пчел хорошими кормовыми угодьями в течение всего вегетационного периода, а в лучшие годы дают хороший медосбор с липы и позднелетних медоносных растений.

В настоящее время довольно много работ имеется о дубовой формации Дальнего Востока, но ничего не известно о их медопродуктивности. Задача нашей статьи — определить продуктивность различных типов леса и дать аспект цветения медоносов в течение лета, чтобы в дальнейшем рассчитать количество пчелиных семей на точке и расстояние между точками. Экспедиционный материал собран нами в 1974—1977 гг. в Анучинском, Уссурийском и Хасанском районах, в период полевых работ.

Из большого разнообразия группировок дубовой формации наибольшее распространение имеют три группы — дубняки сухие, свежие и влажные. Отличаются они друг от друга флористическим составом и продуктивностью. В свою очередь, каждая группа делится на типы леса, названия которых в настоящей работе приводятся по типологии, принятой в лесоводстве [13].

Количественный состав древесных, кустарниковых и травянистых медоносов выявляли методом ленточных перечетов или пробных площадей для каждого типа леса [14]. Количество сахара в нектаре цветков определяли методом смывания или микробумажек [15]. Средняя нектаропродуктивность одного цветка и гектара определялась по общепринятой методике [16].

Из таблицы видно, что медопродуктивность дубняков сильно варьирует, одни типы имеют высокую продуктивность, а другие низкую. В поясе дубняков каждый тип леса занимает определенный высотный пояс. На верхних частях склонов гор произрастают сухие дубняки — дубняк леспедецевый с березой Шмидта и дубняк рододендрово-осочковый с очень низкой медопродуктивностью. Ниже на склонах произрастают свежие дубняки — высокотравный парковый, леспедецевый, лещинно-леспедецевый, кустарниково-разнотравный, отличающиеся высокой медопродуктивностью. В долинах рек расположены влажные дубняки — леспедецевый с осмундой и папоротниковый, оба с хорошей продуктивностью.

Сравнение наших предыдущих данных по югу Приамурья [2, 12] и результатов исследования юга Приморья (см. таблицу) показывают, что по мере продвижения на юг медопродуктивность дубняков резко возрастает: если на юге Приамурья она составляла от 23,0 до 86,4 кг меда с 1 га, то на юге Приморья — от 6,1 до 204,0 кг.

Так, дубняки юга Приморья имеют высокую медопродуктивность. Период цветения медоносов в дубовых лесах начинается со второй половины марта и длится до середины сентября. Наибольшее количество цветущих растений наблюдалось в мае, июле и августе. В это же время отмечены и наивысшие приносы нектара контрольной семьи.

В ранневесенний аспект цветения цветут главным образом виды, растущие в низкополнотных лесах или на опушках леса, лесосеках, волоках, т. е. на открытых солнечных местах. Этот период характеризуется эфемерами и эфемероидными видами — такими, как адонис амурский, различные виды хохлаток и другие растения. В весенний аспект (май) обычно сохраняются все ранневесенние медоносы и перелетний аспект наблюдается с конца мая и продолжается до конца июня. В этот период в дубняках мало цветущих медоносов, и пасеки целесообразно перевозить в кедровники.

Летний аспект начинается в конце июня и продолжается весь июль. Характерны для этого периода все виды лип — Таке, амурская, маньчжурская и на юге Приморья липа корейская, но из-за высокой температуры воздуха до 30—38° и низкой относительной влажности дубняков нектаропродуктивность уменьшается.

Наши данные по Хасанскому району (1977 г.) показали, что нектаропродуктивность одного цветка в рыльцевую фазу у липы Таке составила $0,83 \pm 0,048$ при температуре воздуха под покровом леса 30° и почвы 25° и $1,56 \pm 0,457$ мг сахара при температуре воздуха 26° и почвы 16,6°.

Позднелетний аспект начинается обычно в конце июля и продолжается до середины сентября. В этот период цветут леспедеца двухцветная, серпуха венечная, серпуха Комарова, различные виды сосюрей и другие растения, которые обильно выделяют нектар и пыльцу. Например, в 1977 г. приносы нектара и пыльцы в день на пасеках Анучинского пчелосовхоза (Хасанский район) колебались от 2,5 до 7,5 кг, и медосбор составил 50—80 кг на каждую семью.

Эта весьма характерная черта сезонной ритмики дубняков, очевидно, в большей мере связана с динамикой образования и накопления ассимилятов, т. е. с сезонным ритмом фотосинтетической деятельности лесных растений, обусловленным изменением световых условий и водного режима под пологом леса.

Данные медопродуктивности дубняков говорят о важности этих угодий. Ценность этой формации увеличивается еще и потому, что большое количество цветущих медоносов и пергааносов приходится на позднелетний период, когда продуктивный взятки в кедровниках отсутствует. Это позволяет наращивать силу семей в зиму и получать товарный мед.

Таким образом, большая сконцентрированность и нектароносность медоносных растений дубняков дает возможность и в этой растительной формации заниматься пчеловодством. В результате исследования выявлена продуктивность дубняков юга Приморья. Наибольшую медопродуктивность имеют свежие дубняки, хорошую — влажные и плохую — сухие. Выявленная нами последовательность в наступлении аспекта цветения важнейших медоносов позволяет прогнозировать кочевки пасек к источникам взятки.

Уссурийский государственный педагогический институт

Поступила в редакцию 21/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Степанова К. Д., Брехман И. И., Гутникова З. И., Куренцова Г. Э. Итоги изучения растительных ресурсов Советского Дальнего Востока. — Растительные ресурсы, 1967, т. 3, вып. 3, с. 338—346.

2. Прогунов В. В. Медоносные растения правобережья реки Уссури и пути их использования. Автореф. канд. дис. Фрунзе, 1973. 20 с.
3. Баянова В. П. Медоносные растения Биробиджана.— Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот., 1935, т. 1, с. 375—424.
4. Васильев В. Н. Растительный покров Малого Хингана.— Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот., 1937, т. 2, с. 103—272.
5. Усенко Н. В. Медоносные растения Хабаровского края и их использование. Хабаровск, 1956. 144 с.
6. Маак Р. К. Путешествие по долине р. Уссури, т. 2. СПб., 1861. 368 с.
7. Максимович К. И. Очерк растительности Восточной Азии, преимущественно маньчжурской и Японии.— Вести. садовод. СПб, 1883. 343 с.
8. Комаров В. Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края.— Тр. почв.-бот. экспедиции по исследованию колонизац. районов Азиатской России, вып. 2. Ботан. исследов. Пг, 1917, с. 1—60.
9. Соловьев К. П. Материалы по изучению растительного покрова п-ова Муравьева-Амурского.— Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот., 1935, т. 1, с. 171—226.
10. Дылис Н. В., Виппер П. В. Леса западного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М., Изд-во АН СССР, 1953. 334 с.
11. Смагин В. Н. Дубовые леса Приморья и пути их хозяйственного освоения.— В кн.: Вопросы развития лесного хозяйства и лесной промышленности Дальнего Востока. М.—Л., 1955, с. 133—162.
12. Прогунов В. В. Нектаропродуктивность лесных сообществ.— Пчеловодство, 1975, № 9, с. 30—31.
13. Васильев В. Н. Растительность заповедника «Кедровая падь».— В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь».— Тр. Биолого-почвен. ин-та. Владивосток, 1972, т. 8 (111), с. 17—42.
14. Измоденов А. Г. Учет медоносных растений лесных угодий и расчет медопродуктивности. Хабаровск, 1968. 35 с.
15. Ливенцова Е. К. О методике определения нектаропродуктивности растений.— Пчеловодство, 1954, № 11, с. 16—18.
16. Пономарева Е. Г. Кормовая база пчеловодства и опыление сельскохозяйственных растений. М., Колос, 1973. 255 с.
17. Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.—Л., Наука, 1966. 490 с.

УДК 581.1

И. А. ПОЛЕТАЕВ

УЧЕТ ВЛИЯНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ В МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЯХ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПРИНЦИПА ЛИБИХА

Использование принципа Либиха в его формализованном виде [1, 2] при моделировании динамики сложных систем, в том числе развития растений, дает возможность обобщать в пределах единой модели различные ситуации, каждая из которых задается набором действующих в данный момент внешних и внутренних лимитирующих факторов процессов. Представляют интерес особенности, которые появляются в модели при учете влияния температуры на течение отдельных процессов; в частности, в моделях развития растений появляется возможность объяснения некоторых существенных феноменов, обсуждаемых ниже.

Для химических (и биохимических) реакций, представляемых в моделях систем Либиха «процессами», интенсивность реакции в зависимости от температуры выражается «фактором Аррениуса»: $\varphi_T = e^{-\frac{w}{kT}}$, где w — энергия активации, постоянная для данного типа процессов; T — температура (по шкале Кельвина). В узком интервале физиологически значимых температур можно ограничиться приближением. Разложим

функцию температуры в ряд Тейлора и ограничимся первыми двумя членами разложения. Тогда температурный фактор примет вид

$$\varphi_T \approx \varphi_0(1 + \alpha_j \theta), \quad (1)$$

где φ_0 — интенсивность процесса при наименьшей температуре t_0^0 (обычно принимаемой в агротехнике равной $+10^\circ\text{C}$) $\theta = t^0 - t_0^0$ — температура, отсчитываемая от условного нуля t_0^0 ; α_j — константа данного процесса. Чем больше величина α_j , тем чувствительнее процесс j к температуре.

Рассмотрим два примера, использующих свойство зависимости интенсивности процессов от температуры.

ЗАКОН РЕОМЮРА

В агротехнической практике известно «правило», согласно которому растение достигает заданной степени зрелости при наличии соответствующей «суммы температур». Иначе, фиксируя ежедневно среднюю дневную температуру и суммируя отсчеты по суткам, получим число — «сумму температур», которая и определяет степень зрелости культуры. Выражаясь несколько точнее, можно сказать, что созревание (и вообще — процесс развития) зависит не от промежутка календарного времени t , а от интеграла температуры по времени τ_φ :

$$\tau_\varphi = \int_0^t \varphi_T dt. \quad (2)$$

Проиллюстрируем сказанное на примере простейшей модели роста. Пусть m — «обобщенная биомасса» (включая расходуемые в процессе роста вещества); ее кинетику опишем уравнением с использованием лимитирующих факторов:

$$\begin{aligned} \dot{m} &= a\omega_1 P_1 - b\omega_2 P_2; \\ P_1 &= \min(m, F); P_2 = m; \\ F &= \text{const} > 0 \quad \omega_i = \varphi_{0i}(1 + \alpha_i \theta). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь P_1, P_2 — интенсивности процессов нарастания и расхода биомассы; ω_1, ω_2 — температурные факторы, введенные выше; θ — температура (от условного нуля). Развитие растения в данной модели разбивается на два этапа: в первом рост лимитируется биомассой ($P_1 = m$ — этап «свободного роста»), во втором — внешним лимитирующим фактором F . Уравнение (3) запишется для этапов в следующем виде:

$$\begin{aligned} \dot{m}_1 &= (a\omega_1 - b\omega_2)m_1; \\ \dot{m}_2 &= a\omega_1 F - b\omega_2 m_2. \end{aligned} \quad (4)$$

Ввиду того, что «закон Реомюра» имеет приближенный характер, положим $\omega_1 = \omega_2$. Тогда уравнения (3), (4) перепишутся в виде

$$\dot{m}/\omega = dm/\omega dt = dm/d\tau = aP_1 - bP_2. \quad (5)$$

Ясно, что решение (5) зависит только от τ , а не от t . Таким образом, «закон Реомюра» оказывается автоматически соблюденным в модели. Аналогичные рассуждения справедливы и для любой другой системы и модели.

В самом деле, пусть система дифференциальных уравнений модели любой сложности, записанная в нормальной форме как система Либиха, имеет вид

$$\dot{x}_i = \sum_j a_{ij} \omega P_j; \quad a_{ij} = \text{const}, \quad (6)$$

где i — индекс компоненты модели, $i \in \{1, 2, \dots, n\}$, j — индекс процесса, $j \in \{1, 2, \dots, m\}$.

Тогда

$$\dot{x}_i/\omega = dx_i/d\tau = \sum_j a_{ij}p_j \quad (7)$$

есть обычная система Либиха, но зависящая от интеграла температуры τ , а не от календарного времени t .

ОЗИМЫЕ КУЛЬТУРЫ

Предположение ($\omega_1 = \omega_2$), которое мы сделали выше ради простоты, разумеется, является весьма грубым упрощением. В действительности тепловые факторы различных биохимических и физиологических процессов могут сильно различаться, в силу чего габитус растения, выращенного при низких температурах, обычно заметно отличается от такого же растения, выращенного при высоких. Более того, температурные эффекты могут сыграть решающую роль для самой возможности развития. Для иллюстрации подобной возможности рассмотрим модель развития озимой культуры.

Как известно, озимые культуры в отличие от яровых, будучи посеяны во влажную почву при высоких температурах, развиваются плохо или вообще не развиваются. Для нормального развития их требуется выдержать в течение определенного отрезка времени в условиях высокой влажности и при низкой температуре. Модель $\mathcal{M}$, описанная ниже, дает один из возможных вариантов объяснения подобного явления (разумеется, далеко не единственный).

Схема модели приведена на рис. 1. В модели, кроме биомассы M , имеются два гипотетических вещества x_1 и x_2 , обеспечивающие рост биомассы. Вещество x_2 непосредственно является потенциальным лимитирующим фактором роста биомассы, а x_1 лимитирует процесс образования x_2 . Коэффициенты ω_1 и ω_2 — суть температурные факторы процессов, причем ω_1 зависит слабо от температуры (изменяясь от 1 до 2), а ω_2 — сильно (от 1 до 100). Ради простоты и наглядности мы ограничились всего двумя типами зависимости процессов от температуры.

Система дифференциальных уравнений (в несколько упрощенном виде) представлена ниже:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \omega_1 a_1 P_1 - \omega_2 b_1 x_1; \quad P_1 = \min(x_1, G); \\ \dot{x}_2 &= \omega_1 a_2 P_2 - \omega_2 b_2 P_4; \quad P_2 = \min(x_2, c_1 x_1); \\ \dot{M} &= \omega_2 a_3 P_3 - \omega_1 b_3 M; \quad P_3 = \min(M, x_2, F); \\ &\quad P_4 = \min(x_2, E). \end{aligned} \quad (8)$$

$G, F, E, C = \text{const} > 0;$

На рис. 2 приведены кривые роста при различных температурных режимах для модели $\mathcal{M}$. При постоянно высокой температуре (кривые

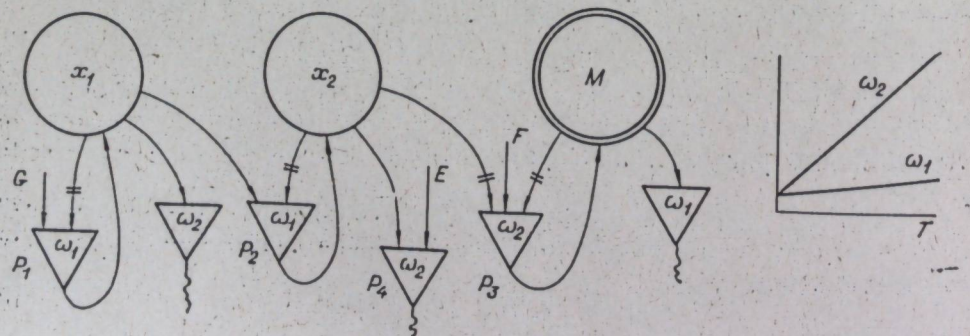


Рис. 1. Схема модели $\mathcal{M}$. См. (8).

M — биомасса; x_1, x_2 — вещества, обеспечивающие рост; ω_1, ω_2 — температурные коэффициенты.

M' и x' — посев в начале теплого сезона), вещества x_1 и x_2 хотя и возникают, будучи производимыми процессами P_1 и P_2 , но поглощаются в больших количествах «высокотемпературными» процессами $\omega_2 b_1 x_1$ и $\omega_2 P_4$. Поэтому x_2 лимитирует рост биомассы, который практически тормозится (в любой степени, в зависимости от числовых значений коэффициентов модели).

«Сценарий» изменения температуры при нормальном (озимом) посеве приведен в верхней части рис. 2. Наступление теплого сезона изображено ступенчатой кривой $T(t)$. При низкой температуре (кривые x_1, x_2 и M) x_1 и x_2 поглощаются конкурирующими процессами слабо и поэтому накапливаются в значительных количествах. При этом процесс роста биомассы M заторможен низкой температурой. При повышении температуры в момент t_1 после экспозиции при низкой температуре начинается свободный рост биомассы, который не лимитируется веществом x_2 , имеющимся к тому времени в избытке.

Возможны, разумеется, и другие модели, пригодные для объяснения того же феномена. Представляло бы несомненный интерес произвести подробную верификацию данной модели и ей подобных на основе серии экспериментов, позволяющих решить «обратную задачу», т. е. подобрать с помощью модели значения элементарных параметров ($a_1, a_2, \dots$) так, чтобы динамика модели и реальной культуры была близка к совпадению. Однако осуществление такой попытки потребовало бы тесного сотрудничества физиологов растений и специалистов по математическому моделированию, для чего, видимо, еще не настало время, учитывая еще недостаточную популярность метода моделей у биологов.

В заключение заметим, что использование «систем Либиха» для моделирования физиологических процессов растений дает, по нашему глубокому убеждению, очень широкие возможности для составления, точной формулировки и проверки широкого спектра гипотез.

Институт математики СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
30/XI 1978

ЛИТЕРАТУРА

1. Полетаев И. А. Использование принципа Либиха в математических моделях метаболирующих систем. — В кн.: Имитационное моделирование и экология. М., Наука, 1975.
2. Гильдерман Ю. И., Кудрина К. Н., Полетаев И. А. Модели Л-систем. — В кн.: Исследования по кибернетике. М., Сов. радио, 1970.

I. A. Poletaev

TEMPERATURE EFFECTS IN PLAUT'S DEVELOPMENT IMITATIONS

When Arrhenius factor is taken into account for the biochemical processes in plant, the "rule of temperature sum" ("Reomur's low") is fulfilled automatically in mathematical models of plant development. Different sensitivity of several processes to the temperature allows to explain the difference in development of winter and spring crops. Example given of model for winter plant development.

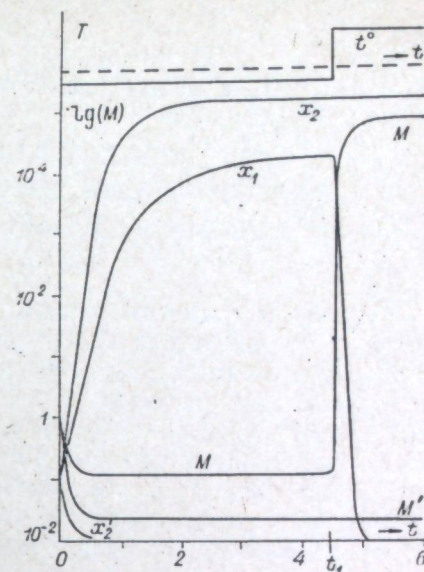


Рис. 2. Динамика роста при изменениях температуры среды в модели. M' — биомасса при постоянной высокой температуре, M — при скачке температуры вверх в момент t_1 .

А. Ф. СИДЬКО, В. С. ФИЛИМОНОВ, В. И. СОКОЛОВ

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНОЙ ЯРКОСТИ ПОСЕВОВ ПШЕНИЦЫ В ЛАБОРАТОРНЫХ И ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

Изучение оптических свойств растительности имеет большое практическое значение для разработки методов дистанционного контроля за состоянием растительных сообществ и прогнозирования биологической продуктивности растений. Среди оптических характеристик растительных объектов при разработке оптических дистанционных методов контроля наибольший интерес представляет спектральная яркость растений. Каждый вид или сорт растительности обладает характерной архитектурой, своим спектром отражения и особенностями спектрального поглощения, поэтому, изучая спектральную яркость растений, можно получить информацию о содержании в них тех или иных веществ (в первую очередь пигментов), что, в свою очередь, позволит судить об общем состоянии растения. Известно, что на отражательную способность растений значительное влияние оказывают структура и влажность почвы, внесенные в нее удобрения [1]. Об этих параметрах тоже можно судить, определяя коэффициенты спектральной яркости растений.

Настоящая работа посвящена изучению спектральной яркости посевов пшеницы, выращиваемой в лабораторных и естественных условиях. Выбор пшеницы в качестве объекта исследований обусловлен несколькими причинами. Пшеница — основная сельскохозяйственная культура в нашей стране, которая дает наибольшее количество зерна. Эта культура хорошо изучена с физиологической точки зрения, разработаны методы ее выращивания. Имеется возможность проводить круглогодичные наблюдения за развитием растений как в естественных полевых условиях, как и в условиях защищенного грунта.

Изучение спектральной яркости и отражения пшеницы проводилось в два этапа. В зимний период для лабораторных исследований использовали пшеницу сорта 232 селекции Г. М. Лисовского. При непрерывном освещении период вегетации этого сорта пшеницы около 63—70 сут. Пшеница выращивалась на установке ускоренного выращивания растений (УКВ). Субстратом, на котором росли растения, являлся керамзит. Питательной средой служил раствор Кнопа. Температура воздуха поддерживалась в пределах 22—24°C. Пшеница росла при непрерывном искусственном облучении. Облученность посева поддерживалась на уровне 100 Вт/м² фотосинтетически активной радиации (380—710 нм, ФАР). Для определения оптических характеристик отдельных листьев и колоса пшеницы применяли спектрофотометр СФ-14. Для измерения коэффициентов спектральной яркости использовался прибор ПДСФ [2].

Средние спектры коэффициентов яркости и отражения посевов пшеницы и ее отдельных фитоэлементов рассчитывали по 10 измерениям спектров. Коэффициенты вариации для спектров коэффициентов яркости составляли 10,6%, для спектров коэффициентов отражения — 6%. Несмотря на сложную структуру и существенную неоднородность посевов пшеницы, различные условия освещенности фитоэлементов растений, вариабельность спектров отражения и яркости посева пшеницы в основном невелика.

На рис. 1 представлены спектр коэффициентов яркости r посева пшеницы, определяемых равенством $r = B/B_0$, (B и B_0 — яркость исследуемого объекта и эталона соответственно) и спектр отражения R листь-

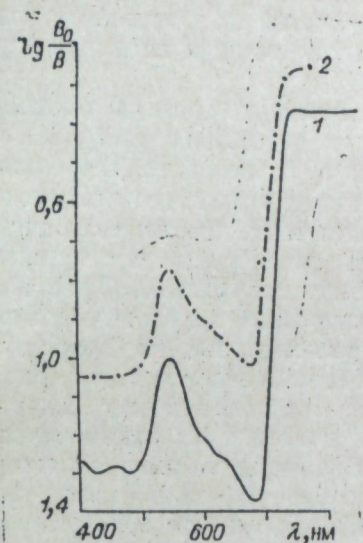


Рис. 1. Спектры отражения (1) и листа (2) пшеницы.

В начале вегетации (4), на 14—18 день вегетации (2), на 54—56 день (1), на 66—68 день (4) и в конце вегетации (5).

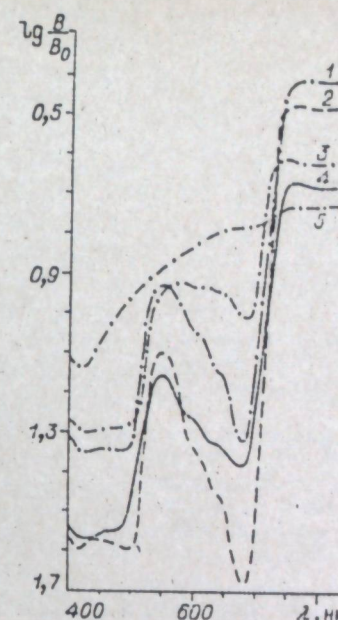


Рис. 2. Спектры отражения пшеницы, выращенной в установке ускоренного выращивания растений.

ев, равный $R = F_{отр}/F_0$ ($F_{отр}$ и F_0 — потоки излучения, отраженного от объекта и падающего на него).

Как видно из рис. 1, наблюдается практическая идентичность спектров отражения отдельных листьев пшеницы и спектров коэффициентов яркости посева в целом. Спектры коэффициентов отражения листьев по сравнению со спектрами коэффициентов яркости посева пшеницы смещены в сторону меньших значений $\lg B_0/B$. Это связано с меньшей отражательной способностью ценозов, обусловленной их структурой, в особенности ориентацией листьев.

Спектры коэффициентов яркости посева пшеницы записывались через 3—4 дня. Всего за время лабораторного эксперимента получено 15 усредненных спектральных кривых, показывающих изменение спектральной яркости пшеницы за период вегетации (рис. 2). На рис. 2 кривая 4 характеризует отражательную способность пшеницы на ранней стадии вегетации. Растения еще малы и не закрывают грунт, заметно проявляется влияние на отражение света подложки — керамзита, для которого характерно возрастание спектральной яркости с увеличением длины волны. Ниже показаны зависимость диффузного коэффициента отражения керамзита R от длины волны λ в спектральной области.

λ , нм . . .	460	550	680	800
R , % . . .	6,9	9,2	14,5	34,8

Это приводит к тому, что в начальный период вегетации, особенно в длинноволновой области спектра, наблюдается относительно высокая спектральная яркость. Кривая 2 показывает отражательную способность пшеницы на 14—18 день вегетации. В этот период посев уже закрыл грунт. Кривая 1 соответствует 54—56 дню вегетации пшеницы. Начиная с этого момента, спектр яркости посева пшеницы стали записывать по ярусам, направляя объектив прибора на боковую поверхность посева. Выделялось три яруса: нижний, средний и верхний. Верхний ярус к концу вегетации составляли колосья. Записывалось одинаковое число спектров по ярусам и проводилось усреднение. Кривая 3

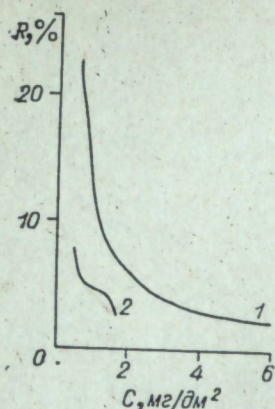


Рис. 3. Зависимость отражательной способности пшеницы от содержания хлорофилла *a* (1) и хлорофилла *в* (2) в растениях.

460 нм. Как известно, в областях спектра 450—520 нм до 50% усвоения лучистой энергии растением может происходить за счет поглощения каротиноидов, а в области спектра с длиной волны 460 нм около 50% светового потока может поглощаться хлорофиллом в [3]. Учитывая это, можно связать изменение коэффициентов яркости пшеницы на разных длинах волн с изменением содержания различных пигментов в растениях. Спектры отражения в области длин волн 550 ÷ 740 нм могут быть использованы при оценке содержания хлорофилла *a* в фитоэлементах растений.

В летне-осенний период снимались спектры коэффициентов яркости пшеницы сорта «Скала» на полях учебного хозяйства «Миндерлинское» Красноярского сельскохозяйственного института. Прослежено изменение спектральной яркости пшеницы на протяжении всего вегетационного периода растений. Результаты съемок представлены на рис. 4.

Спектры коэффициентов яркости пшеницы записывались на одном поле в период с 11 до 15 ч с одних и тех же точек при одинаковых направлениях визирования рабочего объектива ПДСФ на фотометрируемые участки посева. Этим снималось влияние условий освещения растений (высота солнца над горизонтом, направление падения световых лучей). Запись спектров коэффициентов яркости производилась в среднем два раза в неделю. Затем полученный материал обрабатывался так же, как в лабораторных исследованиях.

Кривая 3 (рис. 4) показывает отражательную способность пшеницы в начале ее развития, июне месяце. Растения имеют ярко-зеленую окраску; колос отсутствует. По мере развития растений в них накапливается хлорофилл и другие пигменты. В результате этого отражение в областях спектра 400—520 и 650—700 нм падает по сравнению с начальным этапом развития, а в области спектра 540—

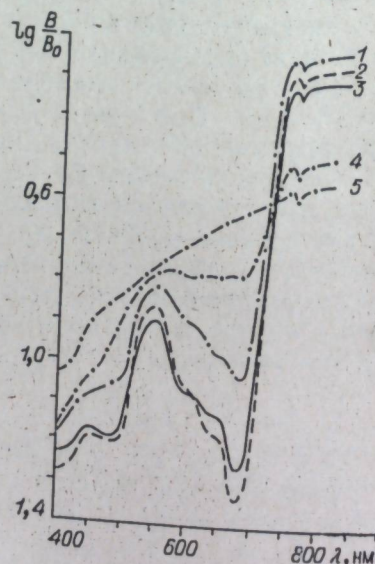


Рис. 4. Спектры яркости пшеницы, полученные в полевых условиях: в первой половине июля (3), в начале июля (2), в конце июля (1), в начале августа (4) и в конце августа (5).

560 нм увеличивается. Этому периоду развития растений соответствует кривая 2. Дальнейшее развитие растений сопровождается возрастанием спектральной яркости (кривые 1, 4). Вместе с общим ростом яркости наблюдается опережающий рост отражения в области спектра 620—720 нм, что объясняется уменьшением содержания в растениях хлорофилла. Листья растений в этот период начинают желтеть, у растений развивается колос, тоже постепенно желтеющий. Кривая 5 показывает спектральную яркость пшеницы. Растения полностью пожелтели, зерно в колосе налилось, хлорофилл почти отсутствует.

При сопоставлении данных, полученных в условиях полевых съемок (см. рис. 4), с результатами лабораторных исследований (см. рис. 2) видно, что они хорошо согласуются. Изменения отражательной способности пшеницы в процессе вегетации как в лабораторных условиях, так и в естественных полевых условиях описываются одинаковыми по характеру спектральными кривыми.

Спектральная яркость посевов пшеницы зависит от физиологического состояния, поверхностной плотности фитомассы (листовой индекс, сухой вес растений с единицы поверхности), увлажненности почвы и т. д. [4—6]. На рис. 5 представлены спектры коэффициентов двух полей с разной урожайностью. Спектры записывались дважды: в июле и в последней декаде августа. На рис. 5 видно, что спектральная яркость пшеницы с высокой урожайностью выше, чем спектральная яркость пшеницы с низкой урожайностью, за исключением области спектра с длинами волн 660—700 нм. Это объясняется тем, что в данной области спектра находится максимум поглощения хлорофилла. В этой области поглощательная способность высокоурожайной пшеницы выше, чем низкоурожайной.

Таким образом, исследования подтверждают ранее высказанные предположения о том, что, анализируя информацию об отражательной способности растений, можно сделать заключение об их физиологическом состоянии. По значениям коэффициентов спектральной яркости можно оценить содержание хлорофилла в пшенице.

Соответствие результатов лабораторных и полевых исследований спектральной яркости пшеницы позволяет проводить изучение отражательной способности растений, выращивая их в фитотронах и других установках, моделируя при этом разнообразные условия произрастания, существующие в природной среде или создаваемые в установках искусственного климата. Результаты изучения спектральной яркости могут быть использованы при разработке методов оперативного контроля за состоянием растительных ценозов, для прогнозирования их биологической продуктивности и могут найти применение в сельском хозяйстве, при лесоустроительных работах и в других областях.

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

Поступила в редакцию
12/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Харин Н. Г. Дистанционные методы изучения растительности. М., Наука, 1975.
2. Сидько А. Ф., Филимонов В. С., Сидько Ф. Я. и др. Полевой двухлу-

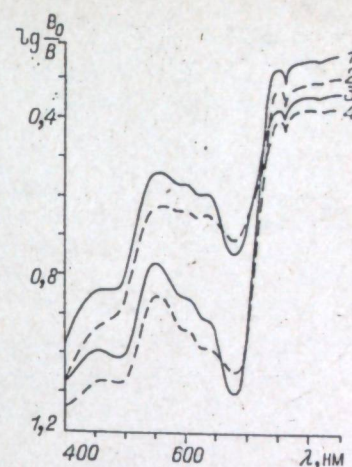


Рис. 5. Спектры яркости пшеницы, полученные на поле с урожайностью 20 ц/га зерна (сплошная линия) и на поле с урожайностью 12—14 ц/га зерна (штриховая линия), в июле (1, 2) и в последней декаде августа (3, 4).

- чевой дифференциальный спектрофотометр.— Журн. прикладной спектроскопии, 1978, т. 29, вып. 5, с. 943—948.
3. Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., Наука, 1975.
 4. Кринов Е. Л. Спектральная отражательная способность природных образований. М., Изд-во АН СССР, 1947.
 5. Толчельников Н. С. Оптические свойства ландшафта. Л., Наука, 1974.
 6. Мелешко Н. Е. Изучение спектральных объектов в полевых условиях.— В кн.: Исследование оптических свойств природных объектов и их аэрофотографического изображения. Л., Наука, 1970, с. 16—34.

A. F. Sidko, V. S. Filimonov, V. I. Sokolov

A COMPARATIVE STUDY OF SPECTRAL LUMINANCE BY WHEAT PLANTATIONS IN LABORATORY AND FIELD CONDITIONS

Spectral luminance factors of wheat were analysed. The application of remote optical control for the study of wheat plantation was considered. The technique and the results of spectral luminance factors by wheat grown in laboratory conditions and plantations of the central regions of the Krasnoyarsk territory are suggested. The dependence of chlorophyll content in plants on spectral luminance factors by wheat is established. Good agreement between the results of laboratory and field measurements of spectral luminance factors is observed.

УДК 58.04+581.1+581.5+632.15

В. С. НИКОЛАЕВСКИЙ, Е. А. ХАРЧИСТОВА,
Т. А. МАКСИМОВА, И. П. ВЫРУПАЕВА

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ, ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА, ИНТЕНСИВНОСТИ И СПЕКТРАЛЬНОГО СОСТАВА СВЕТА НА ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Физиологическая активность растений является одной из главных причин чувствительности и газоустойчивости растений [1]. Многие экстремальные воздействия, включая и промышленные газы, вызывают более значительные нарушения физиологических параметров и метаболизма у растений и повреждения у органоидов (хлоропласты), клеток, тканей (палисадная ткань) в состоянии высокой физиологической активности растений [2—4]. Растения в состоянии покоя или физиологической депрессии в большинстве случаев менее чувствительны к стрессовым воздействиям [2, 5]. Физиологическая активность растений, а потому и устойчивость к ряду экстремальных воздействий определяются биологическими особенностями видов (генотип), степенью и характером адаптации, этапами роста и развития [6] и экологическими факторами [1]: температурой, влажностью, интенсивностью солнечной радиации и др.

Нами [6] ранее обнаружено, что в сходных условиях загрязнения воздуха степень повреждения растений увеличивается с повышением солнечной радиации и температуры воздуха. Менее определенно выражена зависимость газоустойчивости растений от изменения влажности воздуха. Различия в устойчивости большинства видов растений ко многим вредным газам (SO_2 , NH_3 , Cl_2 , окислы азота) более четко проявляются в условиях повышенной солнечной радиации, оптимальной температуры и невысокой относительной влажности воздуха. В полевых условиях трудно выделить влияние одного какого-либо фактора на устойчивость растений к газам и поэтому не всегда удается получить полное сходство данных в повторных экспериментах.

Для определения роли экологических факторов в устойчивости растений к антропогенному загрязнению воздуха необходимы исследования в факторостатных условиях с заданным режимом выращивания растений или под влиянием изменения одного фактора на фоне стационарности режима остальных. Но и такой сложный эксперимент, вероятно, не сможет дать полной динамики газоустойчивости растений в случае колебательного (даже в течение суток) изменения экологических факторов, которые наблюдаются в природе. Поэтому роль экологических факторов в устойчивости растений следует изучать не только в стационарном режиме с последовательным изменением отдельных факторов, но и в условиях разного по интенсивности колебательного характера изменения отдельных факторов и всего комплекса их. Сложность такого эксперимента объясняет причины слабой изученности роли экологических факторов в газоустойчивости растений. Однако ряд авторов по косвенным данным приходит к выводам о корреляции между зимостойкостью, степенью акклиматизации интродуцированных видов [7], радиоустойчивостью [8], солеустойчивостью [1], засухоустойчивостью [9] и газоустойчивостью. Это позволило Ю. З. Кулагину [10] выдвинуть и обосновать преадаптационную и экологическую концепцию газоустойчивости растений. Но в экологической концепции устойчивости Ю. З. Кулагин главное внимание уделил только критическим фазам роста и развития растений и динамике загрязнения воздуха. Экспериментального обоснования роли температуры, влажности воздуха и солнечной радиации в газоустойчивости растений в научной литературе, кроме наших первых и предварительных выводов [6], нет.

Поэтому нами в 1975—1977 гг. в Марийском университете, а с 1977 г. в Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР начаты исследования роли ряда экологических факторов в газоустойчивости растений.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Предварительными опытами выявлены контрастные по устойчивости к сернистому газу и аммиаку древесные и злаковые растения: устойчивые виды — *Festuca pratense* Huds, *Acer negundo* L., неустойчивые виды — *Phleum pratensis* L., *Tilia cordata* Mill., *Physocarpus opulifolia* L.

Злаковые растения выращивались при температурах +10, +20, +30° и освещенности 5 тыс. лк до фазы трех листьев в чашках Петри на фильтровальной бумаге в условиях полного водообеспечения или в горшках на смеси почв до фазы кущения. Ветви древесных растений в колбах с водой за сутки до опыта выдерживались при тех же температурах и освещенности 5 тыс. лк.

Для изучения роли влажности воздуха растения за сутки до опыта помещали в камеры, в которых с помощью растворов и поглотителей поддерживали влажность 30, 50, 70 и 90%. Для определения роли интенсивности и спектрального состава света в устойчивости растений последние также за сутки до опыта помещали под светофильтры: прозрачная пленка (контроль — 20 тыс. лк), красный и синий (12 тыс. лк), черный (6 и 10 тыс. лк). Ширина пропускания синего фильтра 400—520 нм, красного — 640—700 нм, черный светофильтр изменял только интенсивность светового потока.

После такой подготовки определялась газоустойчивость видов по повреждаемости листьев, поглощение $^{35}\text{SO}_2$, индуцированное свечение на фосфороскопе, оптические свойства листьев. Растения газировали в полиэтиленовых камерах расчетной концентрацией SO_2 и NH_3 в течение 10—30 мин с соблюдением тех же режимов или в токе воздуха. После этого их переносили обратно в те же исходные условия и через сут-

ки определяли повреждаемость метрическим [1] и глазомерным методом, поглощение $^{35}\text{SO}_2$ по активности круглых высечек из листьев или в порошке (в этом случае в камеру вводили индикаторные дозы $^{35}\text{SO}_2$) на радиометре ПП-8 счетчиком Т-БФЛ-25 при эффективности счета 21%. Оптические свойства листьев до и после действия газа определяли на спектрофотометре СФ-14.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение роли интенсивности и спектрального состава света (табл. 1) показало, что сернистый газ вызывает более сильное повреждение листьев у злаковых растений при повышенной освещенности (20 тыс. лк). Снижение освещенности в 3,3 раза (черный светофильтр) уменьшило повреждаемость у овсяницы в 5 раз (конц. SO_2 0,37%) и на 34,4% (конц. SO_2 0,92%), у тимopheевки в обоих опытах повреждаемость снизилась лишь на 22,5—24,1%. Серый светофильтр уменьшил освещенность в 2 раза (10 тыс. лк), вызвав уменьшение повреждаемости растений SO_2 на 60 и 21,1% у овсяницы и на 32,4 и 6,8% у тимopheевки.

Таким образом, уменьшение интенсивности света вызывает значительное снижение повреждаемости растений сернистым газом. Этот эффект лучше выражен у устойчивого к SO_2 вида и слабее — у неустойчивого. Изменение спектрального состава света с помощью цветных светофильтров, но при условии выравнивания светового потока за ними (серый, красный и синий фильтры) также вызвало (см. табл. 1) уменьшение повреждения листьев газом. В этом случае у овсяницы получились относительно близкие величины повреждаемости, а у тимopheевки наблюдались четкие различия (конц. SO_2 0,37%). Наибольшая повреждаемость обнаружена у тимopheевки за серым фильтром, за красным слабее на 11%, а за синим фильтром слабее почти в 2 раза. Следовательно, обнаружена более тесная и четкая зависимость повреждаемости растений газами от интенсивности света у устойчивого вида (овсяница луговая), а от спектрального состава света — у неустойчивого вида (тимopheевка луговая).

При пониженной освещенности (0,9—1,5 тыс. лк) различия между видами в повреждаемости газом снижаются, но сохраняется, как правило, следующая закономерность: уменьшение освещенности и длины волны света (синяя область) вызывает снижение и повреждаемости растений. Эта закономерность наблюдалась под влиянием SO_2 и аммиака как у злаков, так и у древесных растений.

Использование меченого сернистого газа показало, что основной причиной различной устойчивости видов к SO_2 является разная скорость поглощения газа. Так, листья пузыреплодника калинолистного поглощали $^{35}\text{SO}_2$ в 3—6 раз больше, чем листья клена ясенелистного (вариант без фильтра). Уменьшение интенсивности света и спектра его (от крас-

Таблица 1

Влияние интенсивности и спектрального состава света на повреждаемость растений сернистым газом (% от контроля)

Вариант опыта	Освещенность, тыс. лк	Повреждаемость при концентрации газа, %		Вариант опыта	Освещенность, тыс. лк	Повреждаемость при концентрации газа, %	
		0,37	0,92			0,37	0,92
Овсяница луговая				Тимофеевка луговая			
Контроль	20	100	100	Контроль	20	100	100
Светофильтр				Светофильтр			
Черный	6	21,2	65,6	Черный	6	77,5	75,9
Серый	10	40,2	78,9	Серый	10	67,6	93,2
Красный	12	49,2	80,1	Красный	12	56,6	47,8
Синий	12	49,6	80,1	Синий	12	38,3	58,9

ной области к синей) вызывало уменьшение поглощения $^{35}\text{SO}_2$, что определенно коррелирует и со снижением повреждаемости листьев. Эта закономерность лучше проявилась при низкой концентрации газа (0,37%), а при высокой наблюдалось несколько большее поглощение $^{35}\text{SO}_2$ за синим фильтром по сравнению с красным. В этих исследованиях подтвердилась большая зависимость поглощения сернистого газа у неустойчивых видов от светового фактора и меньшая у устойчивых видов [12].

Определяющее значение фотосинтеза и газообмена вообще в поглощении SO_2 и повреждаемости растений доказано исследованиями действия интенсивности и спектрального состава света на индуцированное свечение растений (табл. 2). Устойчивый вид (клен) характеризуется меньшей высотой первой компоненты свечения (контроль — без фильтра), что коррелирует [13] с интенсивностью фотосинтеза. Уменьшение интенсивности (черный фильтр) света и длины волны (синий фильтр) подавляет фотосинтез у клена в 10—15 раз, а у пузыреплодника в 5—6 раз. Следовательно, положительное влияние уменьшения освещенности и длины волны света в устойчивости растений к газам вызвано подавлением фотосинтеза и уменьшением скорости поглощения газов.

Предварительное (за сутки до опыта) выдерживание растений при пониженной освещенности или за светофильтрами не вызвало существенного изменения интенсивности фотосинтеза (первая компонента ДПС) при переносе на полный белый свет, а за фильтрами индуцированное свечение было близко к действию фильтров во время опыта на флуороскопе.

Изучение оптических свойств листьев древесных растений показало, что у неустойчивого вида поглощение света больше на 48% (область 650—700 нм) и 29,4% (400—520 нм), чем у устойчивого вида как на полном белом свете, так и за светофильтрами. Вероятно, этим объясняется большая интенсивность фотосинтеза, скорость поглощения $^{35}\text{SO}_2$ и повреждаемость листьев газом у неустойчивых видов, чем у устойчивых. Под влиянием газа поглощение света происходило интенсивно во всех вариантах у неустойчивого вида, что коррелирует и с большей повреждаемостью листьев газом. Через сутки после действия газа поглощение света уменьшается, но и в этом случае оно остается более интенсивным у неустойчивого вида (пузыреплодник калинолистный).

Температура воздуха как при длительном выращивании растений (злаки), так и в случае суточного действия до газирования и после него оказала существенное влияние на поглощение $^{35}\text{SO}_2$ и повреждаемость листьев (табл. 3). В случае действия низкой концентрации $^{35}\text{SO}_2$ (0,2—0,37%) просматривается сравнительно четкая закономерность: увеличение повреждаемости листьев и уменьшение в них активности ^{35}S с увеличением температуры воздуха как у злаков, так и у древесных растений. Супероптимальные температуры, часто наблюдающиеся летом среди дня, могут значительно повышать чувствительность растений к газам, что заставляет предполагать наличие [1] некоторой аналогии в механизме повреждения растений газом и высокой температурой (распад белков). Для понимания токсического действия SO_2 полезны представления, разработанные по жароустойчивости растений [14].

Таблица 2

Влияние интенсивности и спектрального состава света на индуцированное свечение листьев древесных растений

Вариант опыта	Клен ясенелистный			Пузыреплодник калинолистный		
	I	V	I	I	V	I
Контроль	25,9	1,83	11,9	31,2	1,90	20,0
Светофильтр						
Красный	12,8	1,20	5,20	21,1	1,50	11,6
Синий	2,5	0,60	3,10	6,30	0,90	14,3
Черный	1,4	0,70	1,50	4,70	1,30	9,2

Примечание. I — первая компонента ДПС, см; V — пятая компонента ДПС, см; I — шаг, см (расстояние или время выхода ДПС на плато).

Таблица 3

Влияние температуры на повреждаемость растений сернистым газом и накопление $^{35}\text{SO}_2$

Вид	Концентрация газа, %	Температура, °C		
		+10	+20	+30
Овсяница луговая	0,37	15,7/3154	25,8/2675	29,9/922
Тимофеевка луговая	0,37	29,1/2282	24,7/1964	24,1/1176
Клен ясенелистный	0,20	8,5/3274	13,1/3234	36,1/2656
Пузыреплодник калинолистный	0,20	25,0/4989	29,6/1773	42,4/1080
Овсяница луговая	0,92	38,6/1266	52,0/2171	61,2/2091
Тимофеевка луговая	0,92	44,8/1426	55,6/7990	63,2/2091
Клен ясенелистный	0,60	26,0/4010	40,9/571	60,1/877
Пузыреплодник калинолистный	0,60	81,8/2436	87,8/1202	98,0/1390

Примечание. В числителе — повреждаемость в %, в знаменателе — активность $^{35}\text{SO}_2$ (в имп./мин в 50 мг сухой массы).

В случае действия высокой концентрации $^{35}\text{SO}_2$ (0,6—0,92%) сохраняется прямая зависимость повреждаемости от температуры, но изменяется зависимость поглощения газа: у овсяницы в интервале 10—20°C поглощение $^{35}\text{SO}_2$ увеличивается, а в интервале 20—30° вновь снижается. У тимофеевки наоборот поглощение газа сначала снижается (10—20°C), а затем повышается. У клена поглощение SO_2 с ростом температуры увеличивается, а у пузыреплодника уменьшается. Сходные закономерности наблюдались под влиянием аммиака. Под влиянием повышения температуры у растений увеличивается поглощение света более значительно в области 640—700 нм, причем у неустойчивого вида сильнее, чем у устойчивого. Сернистый газ вызвал в первый час увеличение поглощения света, но сильнее в области 640—700 нм, при +10°C сильнее, чем при +30°C, и у неустойчивого вида значительнее, чем у устойчивого. Через сутки SO_2 вызвал снижение поглощения света, но у пузыреплодника меньше, чем у клена, и особенно при температуре +10°C.

Влажность воздуха даже в случае действия 24 ч до газирования и после него оказывает существенное влияние на повреждаемость растений сернистым газом (табл. 4). Повышение влажности воздуха в интервале 30—90% вызвало четкое и обратно пропорциональное уменьшение повреждаемости растений SO_2 . Эффект действия влажности воздуха на повреждаемость растений газом лучше проявился у неустойчивых видов (тимофеевка, пузыреплодник). У злаков (см. табл. 4) наблюдает-

Таблица 4

Влияние влажности воздуха на повреждаемость и поглощение $^{35}\text{SO}_2$

Вид	Влажность воздуха, %			
	30	50	70	90
Овсяница луговая	9,3 199056	8,8 243469	6,6 311158	2,1 70817
Тимофеевка луговая	24,7 22 377	22,7 101 494	14,4 62 010	14,2 176 818
Клен ясенелистный	2,25 256	1,37 377	0,75 297	0,4 453
Пузыреплодник калинолистный	26,6 518	21,4 338	1,13 204	4,16 434

Примечание. Концентрация SO_2 0,37 объем. %; в числителе — повреждаемость в %; в знаменателе — активность $^{35}\text{SO}_2$ (в имп./мин в 50 мг сух. массы).

ся вместе с ростом влажности воздуха увеличение количества поглощенного $^{35}\text{SO}_2$ (исключение у овсяницы при 90%-ной влажности). У древесных растений такой эффект наблюдался у клена, а у пузыреплодника — наоборот, уменьшение.

Можно предполагать, что увеличение влажности воздуха в отличие от действия температуры и света вызывает повышение устойчивости растений. Если низкие температуры и свет снижали повреждаемость за счет преимущественного уменьшения поглощения меченого сернистого газа, то уменьшение повреждаемости растений при увеличении влажности воздуха на фоне увеличения поглощения $^{35}\text{SO}_2$ можно объяснить биокolloидов протоплазмы клеток и белково-липидных структур хлоропластов, 2) улучшением процессов обезвреживания SO_2 путем более полного превращения в сульфат и транслокации соединений, 3) положительным влиянием увеличения содержания или запасов свободной воды в клетках, 4) более интенсивной адсорбцией $^{35}\text{SO}_2$ на поверхности эпидермиса и сокращением поступления газа в клетки, хлоропласты. Выявленные закономерности, несомненно, интересны и важны для познания экологических основ газоустойчивости растений.

ВЫВОДЫ

1. Уменьшение интенсивности и длины волны света (синяя область) вызывает снижение повреждаемости растений сернистым газом и аммиаком, что можно связывать в этих условиях с уменьшением поглощения световой энергии и использованием ее на фотодинамические окислительные процессы.

2. Основной причиной различной газоустойчивости видов является разная скорость поглощения газа, которая сохраняется и даже усиливается при изменении интенсивности и спектрального состава света. Устойчивые виды поглощают сернистый газ со скоростью, меньшей, чем неустойчивые, в 3—6 раз.

3. Скорость поглощения газа находится в прямой корреляционной связи с интенсивностью фотосинтеза и поглощением световой энергии пигментами, определяемыми по индуцированному свечению и оптическим свойствам листьев.

4. Сернистый газ в первые часы действия увеличивает поглощение света, а через 24 ч уменьшает вследствие повреждения фотосинтетического аппарата.

5. Повышение температуры воздуха увеличивает повреждаемость листьев газами, несмотря на снижение накопления листьями $^{35}\text{SO}_2$.

6. Увеличение относительной влажности воздуха в интервале 30—90% вызвало уменьшение повреждаемости листьев сернистым газом, несмотря на увеличение поглощения $^{35}\text{SO}_2$. Это говорит о повышении толерантности клеток в условиях повышенной влажности воздуха или, возможно, уменьшении токсичности газа и продуктов его превращения в клетках.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Николаевский В. С. Биологические основы устойчивости декоративных растений к сернистому газу. Докт. дис. Пермь, 1972.
2. Васильев И. М. Действие ионизирующих излучений на растения. М., Изд-во АН СССР, 1962.
3. Удовенко Г. В. Солеустойчивость культурных растений. Л., Колос, 1977, 215 с.
4. Генкель П. А. Пути развития физиологии засухо- и солеустойчивости растений. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1967, № 1.

5. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость растений. Уфа, 1961.
6. Николаевский В. С. Биологические основы газоустойчивости растений. — Уч. зап. Пермского ун-та, вып. 335. Газоустойчивость растений, 1975, вып. 3, с. 5—26.
7. Николаевский В. С. Газоустойчивость местных и интродуцированных растений в условиях Свердловской области. — Тр. Ин-та экологии растений и животных, УФАИ, 1967, вып. 54, с. 85—89.
8. Николаевский В. С. Некоторые закономерности окислительно-восстановительных процессов у древесных растений в связи с их газоустойчивостью. — Тр. Ин-та биологии, УФАИ, 1965, вып. 43, с. 139—146.
9. Кулагин Ю. З. Газоустойчивость и засухоустойчивость древесных пород. — Тр. Ин-та биологии УФАИ, 1965, вып. 43, с. 129—132.
10. Кулагин Ю. З. Древесные растения и промышленная среда. М., Наука, 1974.
11. Красинский Н. П. Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений. — В кн.: Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые сорта. Москва — Горький, 1950, с. 9—11.
12. Николаевский В. С. Ассимиляция меченого углерода и серы растениями и их перераспределение при поглощении чистых и смешанных газов из света и в темноте. — Изв. СО АН СССР, 1978, № 15. Сер. биол. наук., вып. 3, с. 74—79.
13. Рубин Б. А., Маркарова Е. Н., Веселовский В. А. Длительное последействие как метод ранней диагностики вилта хлопчатника и вирулентности возбудителя. — В кн.: Методы исследований патологических изменений растений. М., Колос, 1976, с. 78—94.
14. Альтергот В. Ф. Действие повышенных температур и физиологически активных соединений на растения. Автореф. докт. дис. М., 1965.

V. S. Nikolaevsky, E. A. Kharchistova, T. A. Maksimova,
I. P. Vyurpaeva

EFFECT OF TEMPERATURE, HUMIDITY OF AIR, LIGHT INTENSITY AND LIGHT SPECTRUM ON RESISTANCE OF PLANTS TO GASEOUS AIR POLLUTION

Effect of temperature (+10, 20, 30°C), relative humidity of air (30, 50, 70, 80%), light intensity (6000, 10000, 12000, 20000 lux) and light spectrum (400—520; 640—700 nm) on the absorption of $^{35}\text{SO}_2$, NH_3 , optic properties of leaves, induced luminescence and damage for arboreal and cereal plants from SO_2 and NH_3 was studied. The decrease in light intensity and wavelength (blue rays) causes the decrease in leaf damage due to the decrease of the accumulation of light energy. The increase of the air temperature causes the increase of the leaf damage in spite of the decrease of SO_2 absorption. The increase of the relative air humidity (30—90%) results in the increase of leaf damage from SO_2 and NH_3 in spite of the increase of the absorption. Thus, along with species difference the dependence of plant resistance to gaseous air pollution on ecological factors was found. This dependence is determined by the change of the rate of gas absorption, the extent of the opening of the stomata and its diffusive resistance, the accumulation of light energy, the sensitivity and tolerance of cells, the rate of oxidizing and reparation processes in plants.

Л. Г. ФАДЕЕВА

ВЛИЯНИЕ ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА НА ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ КОЛОСА ПШЕНИЦЫ

К настоящему времени некоторые исследователи пришли к мнению, что высокие температуры являются одним из факторов снижения урожая [1]. Тепловые повреждения вегетативных органов растений изучены в физиологии устойчивости более подробно, чем генеративных, имеющих определяющее значение для формирования урожая у зерновых культур. В работе [2] показано, что в условиях высоких температур зна-

чительная часть пыльцы яровой пшеницы Саратовская 29 получается нежизнеспособной и стерильной. Представляет интерес изучить некоторые физиолого-биохимические процессы, имеющие место в колосе, на фоне которых происходят эти повреждения пыльцы.

Фосфорный обмен растений характеризует их энергообеспеченность и очень чувствителен к влиянию высоких температур. На многих растительных объектах показано, что повышенные температуры вызывают снижение содержания в растительных тканях различных органических соединений фосфора, АТФ, АДФ и увеличение содержания минерального фосфора [3, 4]. Причиной снижения в растениях макроэргических соединений фосфора при избытке тепла считают как ослабление процессов аккумуляции энергии [5], так и усиление ее траты на репарацию и поддержание структуры клеток [6]. О состоянии фосфоратур данных почти нет, за исключением работы М. А. Дешевой [7]. В ее эксперименте при повышенных температурах не обнаружено больших отклонений в содержании фосфора в зачаточном колосе пшеницы.

Таким образом, задачей нашей работы было изучение фосфорного обмена развивающегося колоса яровой пшеницы в условиях высоких температур воздуха и оптимальной влажности почвы.

МЕТОДИКА

Для изучения влияния высоких температур создано три варианта опыта: 1) контрольный с оптимальной температурой воздуха; 2) температура воздуха повышалась от 37 до 45°C на V—VI этапах органогенеза; 3) температура изменялась от 37 до 45° на VII—VIII этапах. Режимы температуры и влажности воздуха в нашем эксперименте описаны в работе [2]. Высокие температуры создавали в специальной камере с помощью калорифера. В качестве объекта исследования брали яровую пшеницу Саратовская 29. Ее выращивали в вегетационных сосудах с песком, куда была внесена питательная смесь Прянишникова. Ежедневно проводили полив по весу до 60—70% ПВ.

Определение различных фракций фосфора (общего, минерального, кислоторастворимого и легкогидролизуемого) в развивающемся колосе проводили по методике В. Н. Ниловой [8], общего фосфора нуклеотидов по Г. Н. Никулиной [9], интенсивность газообмена — весовым методом [10]. Повторность опыта пяти-семикратная. Использовали свежий и фиксированный в парах этанола материал. Пробы для анализа брали в динамике: до начала воздействия высокой температурой (нулевой день опыта), на 3-й день опыта — середина периода прогрева (40—42°), 6-й день опыта — конец прогрева (43—45°) и на 12-й день — через 6 дней после окончания действия высоких температур.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение содержания различных фракций фосфора в развивающемся колосе пшеницы (см. табл. 1, 2, рис. 1) показало, что в оптимальных условиях развития наибольшая концентрация общего фосфора, органической кислоторастворимой и легкогидролизуемой его фракций, нуклеотидного фосфора наблюдается в зачаточном колосе на V—VI этапах органогенеза. Исключение составляет минеральный фосфор, который является источником для образования большинства фосфорсодержащих соединений. На начальных этапах развития колоса содержание ортофосфата в нем невелико. Все это говорит о большой активности в этот период процессов синтеза в колосе.

При действии повышенных температур воздуха как на V—VI, так и на VII—VIII этапах органогенеза произошло уменьшение кон-

Таблица 1
Содержание различных фракций фосфора в зачаточном колосе пшеницы (мг/г сух. веса)

Дни опыта	Фракции фосфора			
	общего	органич. кислотораств.	легкогидролиз.	минерального
1 вариант				
0	21,9±0,12	11,1±0,41	2,2±0,09	0,92±0,03
3	15,6±0,20	7,6±0,21	1,62±0,09	0,98±0,02
6	11,8±0,16	5,2±0,34	2,1±0,07	1,3±0,03
12	13,1±0,30	6,1±0,14	1,3±0,05	1,4±0,08
2 вариант				
0	21,9±0,12	11,1±0,41	2,2±0,09	0,92±0,03
3	9,8±0,16	3,5±0,14	1,0±0,03	1,1±0,07
6	10,2±0,26	4,2±0,06	1,3±0,05	1,8±0,04
12	11,5±0,09	4,5±0,06	0,9±0,02	1,6±0,05

возрастанием температуры и достигает максимального на 6-й день опыта. После прекращения действия высоких температур за период, благоприятный для роста и развития (12-й день опыта), содержание этих фракций фосфора хотя и возрастает, но остается ниже контрольного, особенно во 2-м варианте. Исследование общего фосфора нуклеотидов (рис. 1) показало, что его концентрация в условиях высоких температур резко снижается и остается пониженной в варианте 2 даже к 12-му дню опыта. В период выколашивания (вариант 3) после прекращения действия избытка тепла суммарный фосфор нуклеотидов становится близким к контрольному уровню. Фракция минерального фосфора во 2-м и 3-м вариантах опыта возрастает по сравнению с 1-м вариантом и в варианте 2 остается повышенной после прекращения действия высоких температур (табл. 1, 2).

Эти результаты, согласующиеся с данными работ [3, 4], говорят об общем снижении энергетического уровня в развивающемся колосе пшеницы при действии повышенных температур. Уменьшение содержания макроэргических соединений в колосе и увеличение в нем ортофосфата может происходить по двум причинам: при ослаблении генерации макроэргов и усилении их расхода. Хотя в литературе приводятся доказательства усиления расходования макроэргических соединений в экстремальных условиях на процессы репарации и поддержание структуры протоплазмы клеток [6], наши экспериментальные данные позволяют только предполагать это. Накопление же энергии в развивающемся колосе при повышенных температурах ослабевает. Об этом свидетельствует резкое снижение интенсивности дыхания колоса под влиянием высоких температур (рис. 2).

Таблица 2
Содержание различных фракций фосфора в колосе пшеницы в период выколашивания (мг/г сух. веса)

Дни опыта	Фракции фосфора			
	общего	органич. кислотораств.	легкогидролиз.	минерального
1 вариант				
0	11,8±0,16	5,2±0,34	2,1±0,07	1,3±0,03
3	13,1±0,30	6,1±0,14	1,3±0,05	1,4±0,08
6	14,5±0,10	7,1±0,40	1,4±0,02	1,1±0,06
12	12,9±0,13	5,2±0,31	1,0±0,05	1,7±0,06
3 вариант				
0	11,8±0,16	5,2±0,34	2,1±0,07	1,3±0,03
3	10,0±0,10	5,1±0,09	1,05±0,01	1,65±0,03
6	10,2±0,22	4,2±0,07	0,9±0,02	1,6±0,03
12	11,9±0,08	5,0±0,09	0,98±0,03	1,5±0,03

центрации в колосе общего фосфора и его органической кислоторастворимой фракции, составляющей 30—50% общего количества фосфора. В условиях высоких температур снижается также фракция легкогидролизуемого фосфора, в состав которой входят ди- и трифосфаты нуклеотидов, кокарбоксилаза, некоторые фосфорилированные сахара (табл. 1, 2). Во 2-м и 3-м вариантах опыта это снижение усиливается с

В заключение необходимо отметить, что на более поздних этапах развития (VII—VIII этапы органогенеза) колос оказывается более устойчивым к действию высоких температур. Так, в 3-м варианте опыта после окончания действия повышенных температур фракции фосфора в колосе, содержание соединений с макроэргическими связями становятся ближе к контрольному уровню, чем в варианте 2. А интенсивность дыхания колоса в период выколашивания еще при действии высоких температур возвращается к дыханию колосов контрольного варианта.

Таким образом, повышенные температуры воздуха даже на фоне оптимальной влажности субстрата вызывают резкие изменения в фосфорном обмене колоса. Эти изменения выражаются в снижении содержания макроэргических фосфорных соединений и увеличении содержания минерального фосфора в нем.

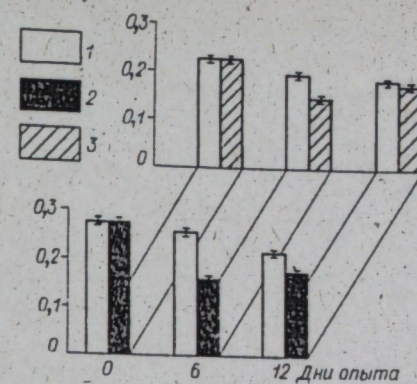


Рис. 1. Содержание общего фосфора нуклеотидов в развивающемся колосе пшеницы, мг/г сухого веса ($\times 10^{-1}$). 1, 2, 3 — варианты.

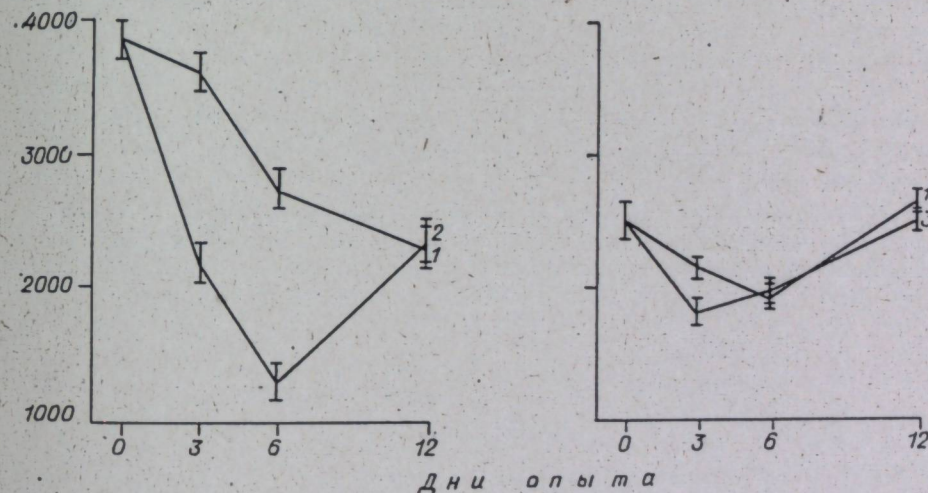


Рис. 2. Интенсивность дыхания развивающегося колоса пшеницы (мкл O_2 /г·ч). 1, 2, 3 — варианты опыта.

ВЫВОДЫ

1. Высокие температуры воздуха вызывают в развивающемся колосе влагообеспеченной пшеницы снижение содержания общего фосфора, органической кислоторастворимой и легкогидролизуемой его фракций, суммарного фосфора нуклеотидов.
2. Концентрация минерального фосфора в колосе под влиянием повышенной температуры резко возрастает.
3. В условиях высоких температур интенсивность дыхания колоса падает, но после прекращения действия температур восстанавливается до контроля. А у колоса на VII—VIII этапах органогенеза это происходит еще в период действия избытка тепла.
4. На VII—VIII этапах органогенеза фосфорный и газообмен колоса более устойчивы к действию высоких температур воздуха, чем на V—VI этапах.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/VI 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск, Наука, 1977. 119 с.
2. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С., Фадеева Л. Г. Тепловые нарушения развития мужского гаметофита у пшеницы. — Физиология и биохимия культ. растений, 1978, т. 10, 5, с. 451—456.
3. Альтергот В. Ф., Волгина К. П., Андропова М. П. Превращение фосфорных соединений в растении при действии высоких температур. — Изв. СО АН СССР, 1963, № 5. Сер. медико-биол. наук, вып. 8, с. 44—50.
4. Беликов П. С., Дмитриева М. И. Изменения фосфорных соединений и газообмена у колосовидных ячменя в условиях высокой температуры. — Изв. ТСХА, 1963, т. 3, 52, с. 49—61.
5. Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., Наука, 1963. 230 с.
6. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л., Наука, 1974. 112 с.
7. Дешевова М. А. Углеводный и минеральный режимы зачаточного колоса пшеницы при различных внешних условиях. — Тр. Ин-та физиологии растений им. Тимирязева, 1945, т. 4, 2, с. 91—98.
8. Методы биохимического исследования растений. Л., Колос, 1972. 455 с.
9. Никулина Г. Н. Поглощение фосфата листьями при коротких экспозициях. — Бот. журн., 1967, т. 52, 9, с. 1334—1338.
10. Куперман И. А., Бочков Г. А. Установка для измерения газообмена биологических объектов. — Изв. СО АН СССР, 1972, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 120—125.

L. G. Fadeeva

INFLUENCE OF HIGH AIR TEMPERATURE ON PHOSPHORUS EXCHANGE OF DEVELOPING WHEAT HEAD

High air temperature causes intense changes in phosphorus exchange of developing wheat head, resulting in decrease of content of phosphorus macroergon compounds and in increase of inorganic phosphorus in it.

УДК 58.036.1+633.111.1

О. П. ЗУБКУС

РЕАКЦИЯ ПШЕНИЦЫ НА ОБЩЕЕ И ЛОКАЛЬНОЕ ТЕПЛОВОЕ ПОВРЕЖДЕНИЕ

Развитие растения как целостного организма осуществляется благодаря взаимосвязанной деятельности надземных и подземных органов. Однако физиологи растений уделяли большее внимание процессам жизнедеятельности, которые происходят в надземной части. Лишь в последние десятилетия наблюдается усиленный интерес к корневой системе не только как к органу, в котором происходят разнообразные синтезы и вторичные превращения [1—3], но и как к важному участнику организменной регуляции метаболизма, от которого в значительной степени зависит функциональное состояние надземной части и всего растения в целом [4, 5].

Исследованиями [6—8] выяснено, что в наиболее типичных случаях основной продукт фотосинтеза — сахароза, достигая корней, быстро подвергается многоступенчатому превращению и через пировиноградную кислоту включается в окислительные превращения цикла ди- и трикарбоновых кислот. По определению Н. А. Приступы и А. Л. Курсанова [9], у молодых растений тыквы от 18 до 50% C^{14} -ассимилятов попадает в корневую систему. При этом большая часть их успевает преобра-

зоваться в корнях в другие соединения, среди которых преобладают органические кислоты и аминокислоты. Как известно, органические кислоты принимают активное участие в ресинтезе аммиака, нейтрализации токсических продуктов протеолиза при тепловом повреждении [10, 11].

Несмотря на то, что исследования, направленные на изучение жизнедеятельности корней, еще не вполне достаточны для раскрытия их разнообразных функций и метаболической роли в общем обмене веществ растительного организма, они все же позволяют наметить пути для дальнейшего познания тех физиолого-биохимических процессов, которые взаимосвязанно происходят в под- и надземной частях растения. Большое значение приобретают те немногочисленные пока работы, которые раскрывают роль целостности растительного организма, и в частности состояния корневой системы, в явлениях повреждения, адаптации и устойчивости [12—14]. Г. Г. Попков показал, что подавление функции корня различными неблагоприятными факторами приводит к ослаблению процессов восстановления поврежденных избытком тепла надземных органов и всего растения в целом [12].

В природной обстановке повышенная температура чаще всего влияет только на надземные органы — корневая система не воспринимает ее непосредственно. Поэтому существование корня в более стабильной, чем атмосфера, почвенной среде, ускоряет и совершенствует адаптационную способность и устойчивость растения как системы к повышенной температуре. Тем не менее ситуация, когда тепловому воздействию подвергается не только надземная часть, но и корни, в природе все же встречается. Это возможно, например, в случае быстрого наступления весны с повышенными температурами воздуха на полях с редким травостоем, темной и уплотненной почвой или неглубоким пахотным слоем.

Мы считали интересным провести исследование в этом направлении и ставили задачу показать, что нормальное функционирование корневой системы пшеницы является важным фактором в реакции целостного растительного организма на тепловое повреждение надземных органов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве объекта были взяты растения яровой пшеницы сорта Новосибирская 67. Растения выращивались в бумажных рулончиках на водной среде на однократной смеси Кнопа. Условия выращивания: световой период — 14 ч, освещенность — 30 тыс. лк. В двухнедельном возрасте растения делились на три группы: в одной группе производился дифференцированный прогрев только надземных органов, при этом корни находились при температуре 20—22°C (вариант O_1), вторая группа целиком подвергалась действию повышенной температуры +48°C (O_2), а третья служила контролем (К) и воздействию температуры не подвергалась. Опытные растения прогревали в климатической камере в течение 5 ч при относительной влажности воздуха 90% и освещенности 10 тыс. лк.

Состояние растений оценивали на следующие сутки после прогрева и затем еще 3 раза с недельным интервалом между определениями. В качестве показателей физиологического состояния взяты следующие: интенсивность дыхания, темпы накопления сухого вещества, рост, фотосинтетическая продуктивность и водоудерживающая способность.

Интенсивность дыхания надземной части и корней измеряли манометрическим методом с помощью прибора конструкции Купермана и Бочкова [15]. Водоудерживающую способность определяли по изменению обратной ей величины — водоотдачи при 34 и 14 атм [16]. Измерение дыхательной способности и регистрация температуры внешней

среды за определенный период времени при параллельном учете прироста сухой массы за этот же срок позволяет рассчитать фотосинтетическую продуктивность растения [17]. Особенности баланса органического вещества может характеризовать следующее уравнение: $\Phi = \Pi + \Delta$, где Φ — видимый фотосинтез, основная приходная статья баланса, Π — прирост биомассы, Δ — затраты на темновое дыхание. Величина Δ определяется на основании измерения дыхательной способности (ДС) органов растения по формуле

$$\Delta = 90 \frac{(ДС_1 + ДС_2) \cdot (V_1 + V_2) \cdot T \cdot \frac{t_{cp}^0 - t_n^0}{10}}{273 + t_{cp}^0} \cdot Q_{10}^{\frac{t_{cp}^0 - t_n^0}{10}},$$

где Δ — расход биомассы на дыхание (мг), $ДС_1$ и $ДС_2$ — дыхательная способность какого-либо органа соответственно в начале и в конце этого отрезка времени при температуре ее измерения t_n (мкл O_2 /ч·г сухого вещества), V_1 и V_2 — вес органа (г) в начале и в конце этого же отрезка времени, T — суммарная продолжительность темнового периода за это время (ч), t_{cp}^0 — средняя температура органа за темновой период в °С, Q_{10} — десятиградусный температурный коэффициент дыхания в интервале температур $t_{cp}^0 - t_n^0$.

Таким образом, мы получаем возможность перейти от количества поглощенного кислорода к затратам энергетического материала на дыхание, выраженным в весовых единицах. Линейные размеры растений (рост) снимали от первичных корней до верхней точки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные нами способы прогрева растений пшеницы ставили в разные условия корневую систему. Если степень повреждения надземной части была одинаковой у опытных вариантов, то в варианте O_1 во время прогрева поддерживались оптимальные температурные условия (20—22°) для синтетической функции в корневой системе, тогда как в варианте O_2 корни находились при неблагоприятных условиях (+40°) относительно долго (5 ч), что, вероятно, должно было ухудшить их физиологическое состояние. В первую очередь эти изменения метаболизма корней под действием повышенной температуры, видимо, должны повлиять на их водообмен, являющийся одним из наиболее чувствительных физиологических процессов.

На рис. 1 показаны изменения водоудерживающей способности листьев и корней пшеницы. Отклонение ее величины по сравнению с контролем отмечено у обоих опытных вариантов, но отклонения между O_1 и К значительно меньше, чем между O_2 и К. Особенно заметны эти различия в начальной точке опыта. Так, на следующие сутки после прогрева отношение $O_1 : К$ и $O_2 : К$ по этому показателю у корней было равно 179,2 и 251,4% соответственно.

Известно, что между водоудерживающей способностью растительных тканей и изменением дыхания существует довольно тесная связь [18]. С другой стороны, при действии неблагоприятных факторов возрастает роль дыхания как поставщика энергии для синтетических процессов в противовес усиливающемуся гидролизу [19, 20]. Поэтому, как и следовало ожидать, результаты измерения интенсивности дыхания также обнаруживают различный характер реакции на повышенную температуру у опытных вариантов (рис. 2). Если сразу после прогрева дыхание корней в варианте O_1 снижается на 6,2% по сравнению с контролем, то в варианте O_2 — на 68,9%.

Таким образом, на основании изменения водоудерживающей способности и интенсивности дыхания можно сказать, что действие повы-

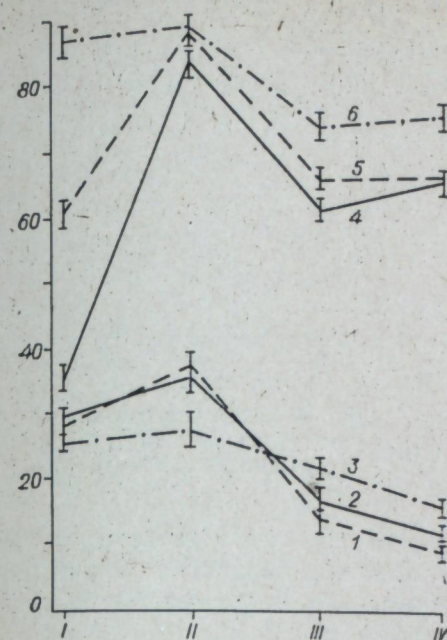


Рис. 1. Количество слабоудерживаемой воды в листьях (1, 2, 3) и корнях (4, 5, 6) пшеницы в % к сырому весу.

— контроль, — — — вариант O_1 ,
— · — · — вариант O_2 , I, II, III, IV — время определения.

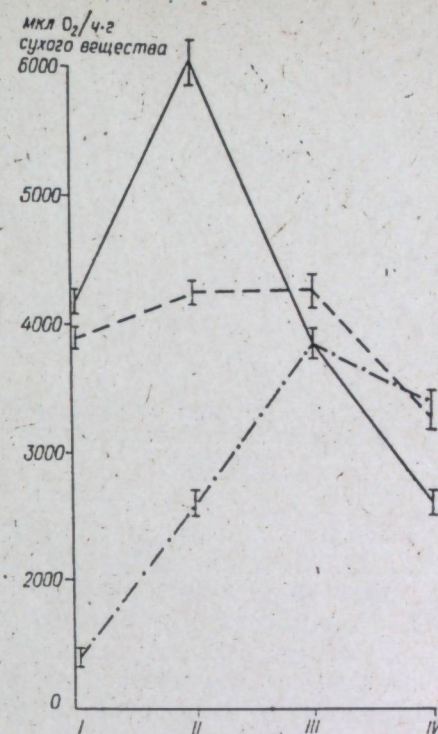


Рис. 2. Интенсивность дыхания корней пшеницы в последствии прогрева. На рис. 2—6 обозначения те же, что на рис. 1.

шенной температуры непосредственно на корневую систему растений варианта O_2 вызвало более серьезные нарушения как механизмов удержания воды, так и дыхательных процессов, чем у корней в варианте O_1 с дифференцированным прогревом.

Резкое нарушение дыхания корневой системы в варианте O_2 должно привести к значительному снижению синтеза органических кислот [10, 21] и тем самым к ограничению возможности корней в процессах нейтрализации и реутилизации токсических продуктов распада (в основном аммиака), притекающих из поврежденных надземных органов. Это первоначальное снижение интенсивности дыхания может объясняться рядом причин: инактивацией ферментов [22], снижением содержания метаболитов дыхания [11], адаптивной сменой альтернативных окислительных систем дыхания [23].

В случае косвенного влияния температурного фактора на корневую систему (вариант O_1) снижение уровня дыхания может быть вызвано в основном притоком токсических продуктов распада из надземных органов растения.

Значительное нарушение физиологического состояния корней в варианте O_2 должно сказаться в итоге на жизнедеятельности как надземной части, так и растения в целом.

Ранее было отмечено нарушение водообмена надземных органов повышенной температурой даже влагообеспеченных растений с нормальным функционированием корневой системы [24]. В нашем опыте водоудерживающая способность листьев на следующие сутки после прогрева несколько ниже у опытных вариантов, чем в контроле — у O_1 на 4,0, у O_2 на 13,3% (см. рис. 3). В дальнейшем этот показатель у растений с дифференцированным прогревом (O_1) близок к контролю, тогда как в варианте O_2 процент отнятой воды возрастает и к концу опыта достигает 172,4% по отношению к контролю.

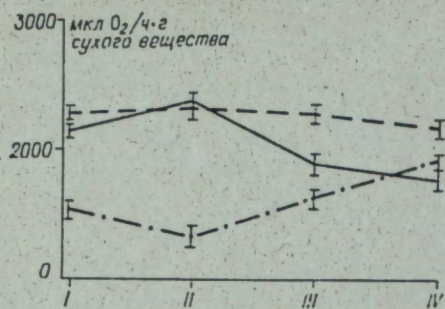


Рис. 3. Интенсивность дыхания надземной части растений пшеницы после прогрева.

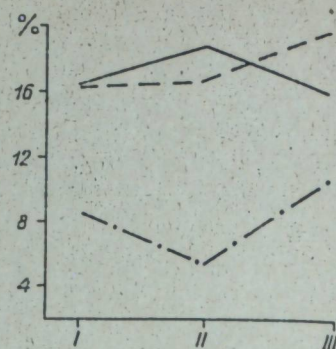


Рис. 4. Интенсивность видимого фотосинтеза (в % к весу надземной части).

Дыхание опытных растений, ингибированное сразу после прогрева, в дальнейшем имеет тенденцию к возрастанию, и через три недели после теплового испытания листья и корни этих вариантов дышат на уровне или даже несколько интенсивнее контроля (рис. 2, 3).

В работах некоторых исследователей [25, 26] отмечалось, что изменение условий аэрации и температуры корнеобитаемой среды за пределы оптимума приводит к ослаблению фотосинтеза листьев, причем иногда на значительную величину. Поэтому интересно было проследить за изменением фотосинтеза надземной части растений пшеницы в последствии повышенной температуры у вариантов с угнетенным (O_2) и нормальным состоянием (O_1) корневой системы.

Как видно из рис. 4, фотосинтез у варианта O_2 снизился непосредственно после прогрева на 48,2, тогда как у O_1 всего лишь на 2,4%. Растения с локальным прогревом и в дальнейшем незначительно отличались по этому показателю от контроля, а к концу опыта даже превысили интенсивность видимого фотосинтеза у контрольных растений, в то время как у целиком прогретых растений фотосинтез даже в конце эксперимента составлял всего лишь 68,8% от контроля.

Процесс же дыхания у опытных вариантов, как уже отмечалось, к этому моменту полностью восстановился и даже несколько превышал интенсивность дыхания контроля. Следовательно, можно считать, что повреждение высокой температурой корневой системы в последствии в большей степени сказывается на фотосинтезе надземной части, чем на ее дыхании.

Известно, что в процессе жизнедеятельности растительного организма от соотношения этих важнейших функций и роста зависит прирост сухого вещества и в конечном итоге продуктивность растения [27]. Повреждение корневой системы в варианте O_2 приводит к снижению интенсивности видимого фотосинтеза и при восстановленном уровне дыхания у растений этого варианта к значительному отставанию по сухому весу как от контроля, так и от O_1 (рис. 5). Если надземная часть контрольных растений пшеницы увеличила свою первоначальную массу на 387,0%, варианта O_1 на 405,2, O_2 только на 169,1%, то примерно такое же соотношение наблюдается между начальным и конечным этапами опыта и у массы корней: контроль — 356,1, O_1 — 510,3, O_2 — 167,0%.

Аналогичная картина отмечена и по росту растений (рис. 6). Рост является очень чувствительным процессом и его торможение — одна из основных реакций растения на повреждающее действие неблагоприятных факторов. Вместе с тем рост, наряду с накоплением сухой массы, является определяющим для конечной продуктивности [28]. Как видно из рис. 6, растения с дифференцированным прогревом (O_1) на протяжении всего опыта незначительно отстают по росту от контроля — в сред-

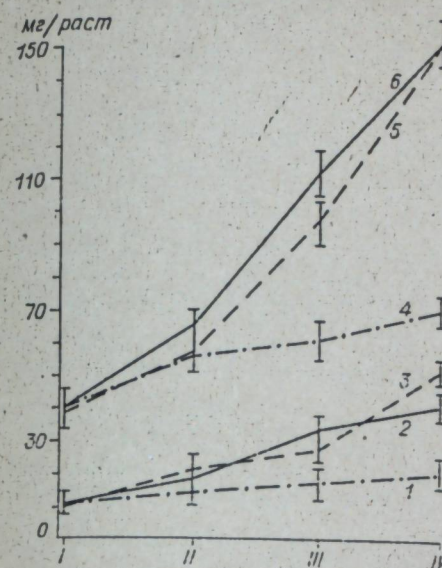


Рис. 5. Изменение веса корней и надземной части растений пшеницы.

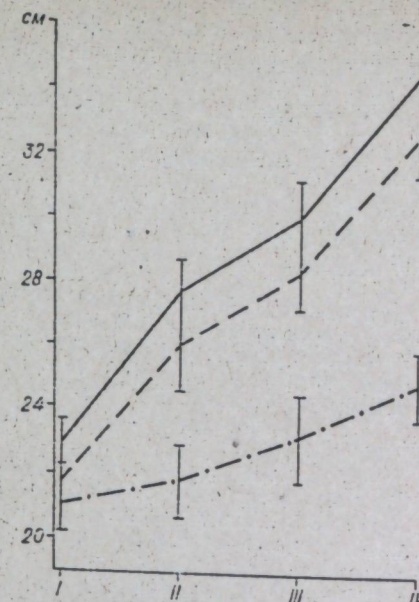


Рис. 6. Линейные размеры надземной части растений пшеницы.

нем на 5—6%, тогда как полностью прогретые (O_2) к концу опыта увеличивают это отставание до 33%.

Можно предположить, что такой характер изменения темпов накопления сухого вещества и роста в варианте O_2 приведет и к значительно меньшей конечной продуктивности растений этого варианта по отношению к контролю и к O_1 .

Таким образом, локальный прогрев создает более благоприятные условия для синтетической функции корневой системы и позволяет при адаптации целого организма к повышенной температуре более полно развивать и совершенствовать его приспособительные реакции на основе функциональной взаимосвязи надземных органов и корневой системы.

В практическом аспекте результаты проведенной работы имеют непосредственное отношение к диагностике сельскохозяйственных растений на жароустойчивость. При проведении испытательных, тестирующих прогревов, видимо, методически будет неверно подвергать действию повышенной температуры проросток целиком.

ВЫВОДЫ

1. При одновременном действии повышенной температуры на корневую систему ($40^\circ \times 5$ ч) и надземную часть ($48^\circ \times 5$ ч) растения, относительно меньшая мера теплового воздействия на корни приводит к более сильному их повреждению (снижение водоудержания и интенсивности дыхания), что служит, прежде всего, доказательством пониженной теплоустойчивости корней в системе целостного растения.
2. В длительном последствии глубокого теплового повреждения корневой системы в состоянии растений отмечается постепенное возрастание дыхания, относительно постоянная, но низкая интенсивность фотосинтеза и все усиливающееся торможение роста.
3. Поддержание нормальных температурных условий для корней (дифференцированный прогрев) в процессе действия повышенной температуры на растение обеспечивает в дальнейшем ход репаративных

процессов, сохранение высоких темпов роста и накопления сухого вещества на основе оптимального соотношения дыхания и фотосинтеза.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. 9-е Тимирязевские чтения. М.—Л., 1949. 47 с.
2. Курсанов А. Л., Взаимосвязь физиологических процессов в растении. 20-е Тимирязевские чтения. М., 1960. 44 с.
3. Физиология растений. Т. 1. Физиология корня.— В кн.: Итоги науки. М., 1973. 212 с.
4. Сытник К. М. До питания про так звані фітогормони.— Бот. журн. АН УССР, 1953, т. 10, № 2.
5. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука, 1976. 646 с.
6. Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений. М., АН СССР, 1945. 28 с.
7. Mothes K., Engelbrecht L. Über Allantoinsäure und Allantoin. 1. Ihre Rolle als Wanderform des Stickstoffs und ihre Beziehungen zum Eiweißstoffwechsel des Aho-rus.— Flora, 1952, 139, p. 581—591.
8. Курсанов А. Л., Корневая система растений как орган обмена веществ.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1957, № 6, с. 689—705.
9. Приступа Н. А., Курсанов А. Л. Нисходящий ток ассимилятов и его связь с поглощающей деятельностью корня.— Физиол. раст., 1957, № 12, с. 416—423.
10. Альтергот В. Ф. Самоотравление растительной клетки при высоких температурах как результат необратимого хода биохимических процессов.— Тр. ИФРА им. К. А. Тимирязева, 1937, т. 1, вып. 2, с. 5—79.
11. Петин Н. С., Молотковский Ю. Г. Защитные процессы жароустойчивых растений.— В кн.: Водный режим растений в засушливых районах СССР. М., АН СССР, 1961, с. 192—209.
12. Попков Г. Г. Реакция корня пшеницы на повреждение засухой различных типов. Канд. дис. Новосибирск, 1975. 155 с.
13. Игнатъев Л. А. Значение целостности растительного организма в явлениях адаптации и устойчивости. Инф. материалы. Иркутск, 1973, с. 28—29.
14. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С., Попков Г. Г. Интенсивность дыхания органов пшеницы при прямом и косвенном действии на них обезвоживания и перегрева. Инф. материалы. Иркутск, 1975, с. 83—84.
15. Куперман И. А., Бочков А. Г. Установка для измерения газообмена биологических объектов.— Изв. СО АН СССР, 1972, № 5. Сер. биол., вып. 3, с. 120—125.
16. Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., Всесоюз. бот. о-во, 1960, 60 с.
17. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Исследование продукционного процесса пшеницы в разных условиях минерального питания.— В кн.: Физиолого-агрохимические аспекты эффективности удобрений. Новосибирск, Наука, 1976, с. 94—129.
18. Семихатова О. А. О взаимосвязи дыхания и водоудерживающей способности листьев растений.— Бот. журн., 1950, 35, 5, с. 461—468.
19. Альтергот В. Ф. О причинах гибели растений при высоких температурах.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, № 1, с. 79—88.
20. Генкель П. А. Физиология устойчивости растительных организмов.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, т. III. М., Изд-во МГУ, 1967, с. 87—270.
21. Петин Н. С., Молотковский Ю. Г. Защитные реакции жароустойчивых растений при действии высоких температур.— Физ. растений, 1957, т. 4, вып. 3, с. 225—233.
22. Петин Н. С., Размаев И. И. Влияние высоких температур на интенсивность дыхания и углеводный обмен в растениях.— Физ. растений, 1961, т. 8, вып. 4, с. 417—424.
23. Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений.— М., МГУ, 1974. 512 с.
24. Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. Роль повышенной температуры в комплексном действии засухи на растение.— В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск, Наука, 1973, с. 128—150.
25. Давтян В. А. Коррелятивные изменения корне-листового взаимоотношения под влиянием различных факторов. Автореф. канд. дис. Ереван, 1968. 18 с.
26. Havershow D. Translocation and the control of photosynthesis in sugar beet.— Planta, 1973, 110, p. 213—226.
27. Кумаков В. А. Модель сорта яровой пшеницы для Поволжья.— В кн.: Селекция яровой пшеницы. М., Колос, 1977, с. 70—75.
28. Лукьяненко П. П. О селекции низкостебельных сортов озимой пшеницы.— Селекция и семеноводство, 1971, № 2, с. 12—19.

O. P. Zubkus

REACTION OF WHEAT SPRING TO THE GENERAL AND LOCAL HEAT DAMAGE

Spring wheat was influenced by a heat ($+48^{\circ}\times 5$ hours) locally only up the earth part (O_1) and the whole plant with the roots (O_2).

Gust after the influence of the high temperature it was marked the damage of the root system in variant O_2 (fall of water-keeping, intensity of photosynthesis and breathing). As the consequence of this damage by the heat factor we noticed the fall of rates of accumulation dry substance and the growth.

Keeping on of optimum temperature condition for the roots (O_1) in the process of heat influence on the plant provide in future the possibility of adaptation and following and root system.

УДК 577.3[595.70+577.95]:578.087

М. И. ТЕРСКОВА, Е. А. ВАГАНОВ

АНАЛИТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ РОСТА КРЫЛАТЫХ НАСЕКОМЫХ

Параболическое уравнение для описания роста животных предложено еще в 20-х годах XX столетия [1—5]. И. И. Шмальгаузен первый сделал попытку дать уравнению теоретическое объяснение, расширив представление о взаимосвязи процессов роста и дифференцировки в развивающемся организме. Используя величину степенной константы (константы роста по И. И. Шмальгаузену) для оценки изменения темпа роста животного в разном возрасте, он выделял периоды или этапы роста, которые по его мнению, характеризовались различной интенсивностью процесса дифференцировки. Этот интересный подход до последнего времени не был заметно развит вследствие того, что выделяемые аналитически периоды роста (периоды с разной константой роста) не получили еще достаточного подтверждения биохимическими, физиологическими, морфологическими и другими измерениями.

Исследованиями по аналитическому описанию эмбрионального роста птиц с помощью ступенчатого параболического уравнения [6, 7] установлено, что периоды роста выявляются практически для всех характеристик организма: весовых, линейных, содержания биохимических соединений и др. Более того, в ряде случаев удалось показать, используя аллометрические соотношения в онтогенезе куриного эмбриона, что аналитическая периодизация тесно коррелирует с морфологической, а границы периодов совпадают с моментами резких физиологических и морфологических перестроек в организме.

Насекомые представляют собой чрезвычайно интересный объект для исследования динамики роста. Рост некоторых видов насекомых имеет существенные особенности: этапы очень интенсивного, например весового, роста сменяются этапами линек, в течение которых вес особей даже уменьшается и более интенсивно проходят формообразовательные процессы. Неравномерность и разнохарактерность процесса роста у насекомых явились серьезным препятствием для его аналитического описания, хотя попытки дать количественное представление хода роста насекомых в онтогенезе делались неоднократно [8—14].

Представляло интерес, используя ступенчатое параболическое уравнение роста, рассмотреть рост насекомых на протяжении двух основных фаз жизненного цикла (фазы гусеницы и куколки), в течение которых наблюдаются наиболее значительные изменения веса и линейных

размеров. Для количественного анализа были использованы данные по росту тутового шелкопряда (*Bombyx mori* (L.)), содержащиеся в работах Люциани и Ло-Монако [15] и В. А. Колыбина [16].

Ступенчатое параболическое уравнение роста является аналитическим выражением возрастных изменений выбранного параметра организма на любом n -м этапе роста и развития. Его общий вид

$$x = x_n (t/t_n)^{a_n}, \quad (1)$$

где x — текущее значение параметра, x_n — значение параметра в момент t_n начала n -го периода или этапа роста, a_n — константа, характеризующая темп роста на данном этапе или константа роста по И. И. Шмальгаузену.

Дифференциальная форма уравнения (1) имеет вид

$$dx/dt = \alpha_n \frac{t_n}{t} x, \quad (2)$$

где $a_n = \alpha_n t_n$, причем α_n имеет размерность $[T^{-1}]$ и численно равна удельной скорости роста организма в начальный момент n -го этапа роста (при $t = t_n$, $\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \alpha_n$). Уравнение (2) можно представить в виде двух составляющих

$$\frac{dx}{dt} = \alpha_n x - \alpha_n \frac{t - t_n}{t} x. \quad (3)$$

Первое слагаемое правой части представляет собой экспоненциальный член. Согласно этому члену рост неограничен и прирост пропорционален имеющейся биомассе. Поскольку неограниченный рост, а тем более экспоненциальный рост у сложных по строению организмов практически не наблюдается, постепенное затухание удельной скорости роста целиком зависит от присутствия второго члена, который можно назвать членом торможения или дифференцировки, подчеркнув тем самым основную причину торможения роста. Уравнение (3), таким образом, представляет параболическое уравнение в дифференциальной форме и позволяет выделить члены, ответственные за неограниченный рост (индифферентные составляющие организма) и дифференцировку (торможение).

Очевидно, в общем случае коэффициенты при экспоненциальном члене и при члене торможения могут быть различными, т. е.

$$\frac{dx}{dt} = \beta x - \alpha x \frac{t - t_n}{t}. \quad (4)$$

Кратко рассмотрим последнее уравнение. Его частные случаи могут быть

$$\alpha = 0; \quad \frac{dx}{dt} = \beta x; \quad x = x_n e^{\beta(t-t_n)}, \quad (4a)$$

т. е. рост без торможения — экспоненциальный неограниченный рост;

$$\alpha = \beta; \quad \frac{dx}{dt} = \alpha \frac{t_n}{t} x; \quad x = x_n \left(\frac{t}{t_n}\right)^{\alpha t_n}, \quad (4b)$$

удельная скорость экспоненциального роста совпадает с удельной скоростью торможения, рост характеризуется параболическим уравнением;

$$\beta = 0; \quad \frac{dx}{dt} = -\alpha x \frac{t - t_n}{t}; \quad x = x_n e^{-\alpha(t-t_n)} \left(\frac{t}{t_n}\right)^{\alpha t_n}, \quad (4b)$$

постепенное уменьшение параметра (веса или др.) — только торможение (дифференцировка).

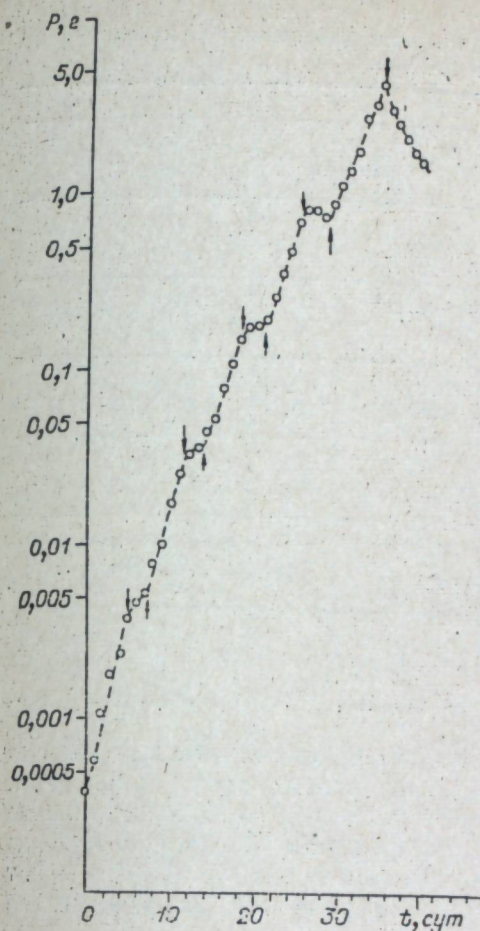


Рис. 1. Динамика измерения веса гусениц и куколок тутового шелкопряда по данным [15].

Опытные данные — точки, расчетные — штриховая линия.

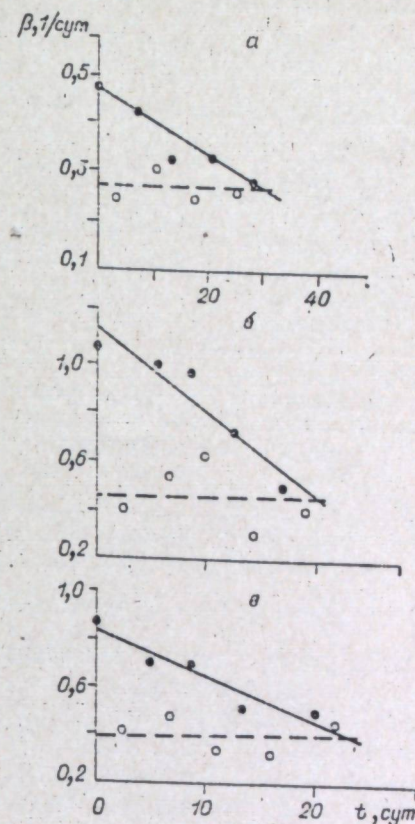


Рис. 2. Изменения коэффициента β (точки — $\beta_n^{(a)}$, кружки — $\beta_n^{(n)}$) в течение развития тутового шелкопряда.

Расчет по данным [15] — а; В. А. Колыбина — б (весна), в (лето).

Если кривую нарастания веса гусениц шелкопряда представить в полулогарифмических координатах (рис. 1), то видно, что она как бы распадается на ряд этапов. Этапы экспоненциального роста веса (линейные участки кривой роста) предшествуют этапам замедленного (начиная с третьего возраста, вес на них даже уменьшается) изменения веса в периоды линек. Естественно, что эти чередующиеся этапы характеризуются различной интенсивностью ростовых процессов и процесса дифференцировки. Линейные участки экспоненциального роста свидетельствуют, что нарастание веса гусениц соответствует уравнению (4a). Поэтапное изменение темпа роста указывает, что константы уравнения должны меняться при переходе от одного этапа роста и развития к другому. Расчеты показали, что рост тутового шелкопряда на любом этапе (в любом возрасте гусениц и в фазе куколки) подчиняется общему виду уравнения (4). Величина t_n выполняет роль временного переключателя процесса и соответствует моментам перехода к линьке или экспоненциальным этапам роста (на рис. 1 эти моменты времени обозначены стрелками). В таблице приведены значения констант уравнения (4), рассчитанные для данных трех опытов (данные [15, 16]) по ежесуточным измерениям веса гусениц и куколок тутового шелкопряда. Сочетания констант α и β с учетом величины t_n — начала соответствующего

Значения констант уравнения (4) для описания возрастных изменений веса гусениц и куколок тутового шелкопряда

Этап	А			Б			В		
	β_{-1} сут	α_{-1} сут	t_n , сут	β_{-1} сут	α_{-1} сут	t_n , сут	β_{-1} сут	α_{-1} сут	t_n , сут
I Эксп. Линька	0,474 0,248	0 0,442	0 4,6	1,065 0,442	0 0,722	0 2,5	0,865 0,415	0 0,945	0 2,5
II Эксп. Линька	0,424 0,311	0 2,5	7,3 11,3	0,994 0,541	0 2,56	5,5 6,6	0,703 0,476	0 3,44	5,0 6,8
III Эксп. Линька	0,324 0,249	0 3,06	13,6 18,0	0,968 0,642	0 4,63	8,6 10,0	0,678 0,327	0 1,79	8,6 11,0
IV Эксп. Линька	0,333 0,263	0 4,08	21,0 25,0	0,720 0,276	0 2,52	12,5 14,2	0,503 0,309	0 1,87	13,4 16,0
V Эксп. Линька (фаза куколки)	0,285 0	0 3,04	28,6 35,0	0,482 0,387	0 2,65	17,0 19,0	0,484 0,445	0 3,43	20,0 22,0
Средние (для этапа линьки)	0,263	2,63		0,453	2,62		0,394	2,29	

Примечание. По данным [15] — А; по данным [16] — Б (весна); В (лето).

шего этапа роста в итоге позволяют полностью рассчитать как кривую роста, так и изменения веса на отдельных этапах роста насекомых. Из таблицы видно, что в периоды между линьками (экспоненциальные этапы роста) коэффициент при члене торможения (дифференцировки) в уравнении (4) равен нулю. Во время линьки оба коэффициента имеют ненулевое значение. Однако, если сравнить значения коэффициентов $\beta_n^{(n)}$ для линек в разном возрасте, то оказывается, что их величины не имеют выраженной тенденции к изменению и могут в среднем считаться постоянными (рис. 2). Четко наблюдаемая тенденция к уменьшению от этапа к этапу характерна для коэффициента $\beta_n^{(a)}$ экспоненциального роста (см. рис. 2). Из графиков на рис. 2 видно, что величина коэффициента экспоненциального роста от этапа к этапу падает и к концу развития шелкопряда сравнивается с величиной коэффициента при экспоненциальном члене для периодов линек ($\beta_n^{(n)} \approx \beta_n^{(a)}$). Это дает основание предполагать, что в процессе роста тутового шелкопряда в организме гусениц во всех возрастах часть клеток (биомассы) находится в индифферентном состоянии, однако на этап экспоненциального роста к ним добавляются (как бы иницируются) другие клетки. На этапе линьки добавочные инициальные клетки теряют способность к размножению, а остаются только исходные индифферентные, определяющие присутствие экспоненциального члена в уравнении роста на период линьки. Интересно, что для данных Люциани и Ло-Монако оказалось, что заключительный этап развития, включающий окукливание гусениц и сопровождающийся значительными потерями веса, описывается уравнением (4в), т. е. коэффициент при экспоненциальном члене равен нулю, а значит, изменения веса характеризуются только торможением (дифференцировкой). Очевидно, такой результат не случаен, так как фаза куколки у тутового шелкопряда, как насекомого с полным метаморфозом, характеризуется интенсивно идущими процессами дифференцировки.

Представленные данные показывают, что уравнение (4) феноменологически полностью описывает изменения веса насекомого (в данном случае тутового шелкопряда) на протяжении жизненного цикла. Сочетания роста и дифференцировки, как процессов на некоторых этапах

идущих как параллельно, так и раздельно, получают на основе уравнения (4) аналитическое выражение для различных по характеру этапов (фаз) развития насекомого. Этапы экспоненциального роста и периоды линек отличаются только значениями коэффициентов уравнения. Поэтому (гормоны роста и гормоны линьки), то возможна и опытная проверка справедливости аналитических построений. Если время действия концентрации (содержание) гормонов удастся связать с показателем уравнения, то аналитически выведенная периодизация на основе уравнения (4) получит и биохимическое подтверждение.

Красноярский
государственный медицинский институт;
Институт физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
14/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Шмальгаузен И. И. О закономерностях роста у животных.— Природа, 1928, № 9, с. 815—839.
2. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследования роста.— В кн.: Рост животных. М.— Л., 1935, с. 1—63.
3. Schmalhausen I. Beitrage zur quantitativen Analyse der Formbildung. I. Über die Gesetzmässigkeiten des embrionalen Wachstum.— Roux Arch. Entw.-mech., 1927, Bd 109, N 4, S. 455—512.
4. MacDowell E. C., Allen E., MacDowell C. G. The prenatal growth of the mouse.— J. Gen. Physiol., 1927, v. 11, N 1, p. 57—70.
5. Murray H. A. I. Physiological ontogeny of chick embryo.— J. Gen. Physiol., 1925, v. 9, n. 1.
6. Терскова М. И. О применении параболического закона для описания параметров, характеризующих рост зародышей птиц.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., Наука, 1975, с. 70—82.
7. Терскова М. И. Ступенчатое параболическое уравнение роста зародышей птиц.— В кн.: Анализ динамики роста биологических объектов. М., Наука, 1978, с. 5—15.
8. Клименко В. В. Уравнение роста шелковичного червя *Bombyx mori* L.— Онтогенез, 1971, т. 2, № 6, с. 617—625.
9. Клименко В. В. Анализ уравнений роста на примере шелковичного червя.— В кн.: Количественные аспекты роста организмов. М., Наука, 1975, с. 36—48.
10. Przibram H. Quanta in biology.— Proc. Roy. Soc. Edinburg, 1929, v. 49, n. 3, p. 224—231.
11. Przibram H. Wachstumsmessungen an Tenodera aridifolia Stoll, einer Japanischen Fanghenschrecke. (Zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. XI. Mitteilung).— W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ., 1930, v. 122, n. 2, s. 251—279.
12. Przibram H., Megusar F. Wachstumsmessungen an Sphodromantis bioculata Burn. I. Länge und Masse (Zugleich: Aufzucht der Gottesanbeterinnen. IV. Mitteilung).— W. Roux' Arch. Entwicklungsmech. Organ., 1912, v. 34, n. 4, S. 680—741.
13. Bodenheimer F. S. The progression factor in insect growth.— Quart. Rev. Biol., 1933, v. 8, n. 1, p. 92—95.
14. Teisser G. Relative growth.— In: The physiology of crustacea, v. 1. 1960, p. 537—560.
15. Luciani J., Lo Monaco. L'accroissement progressif en poids et en azote de la larve du ver-a-soie, par rapport a l'alimentation necessaire dans les ages successifs.— Arch. Ital. Biol., Turin, 1897, v. 27, p. 340—349 (цит. по [12]).
16. Колыбин В. А. Рост тутового шелкопряда и некоторые его закономерности. Автореф. канд. дис. Киев, 1963. 20 с.

М. И. Терскова, Е. А. Ваганов

A MATHEMATICAL ANALYSIS OF THE WINGED INSECT GROWTH

The generalizate form of the staging parabolic equatoin used for the quantitative analysis of winged insect growth. It is showed that the age weigth changing is described by the equation $dx/dt = \beta x - \alpha x(t - t_n)/t$. The stages of exponential growth and molting stages differenses by the value of the equation's coefficients. The equation may be considered as a common analytical expression which characterizes the weight changing of insect in the life cycle.

В. Я. РЯПОЛОВ, К. К. ДЖАНСЕНТОВ, В. П. ЧЕРКАШИН

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛЕСНЫХ УЧАСТКОВ ПО СТЕПЕНИ ВОЗМОЖНОГО ПОВРЕЖДЕНИЯ СИБИРСКИМ ШЕЛКОПРЯДОМ

Служба защиты лесов Сибири постоянно осуществляет контроль за динамикой численности многих видов насекомых на обширных территориях. Активные лесозащитные мероприятия, связанные только с предотвращением массового размножения сибирского шелкопряда (*Dendrolimus superans sibiricus* Tsch.), в отдельные годы охватывают территорию в 250—300 млн. га. Массовые размножения вредных насекомых существенно подрывают лесосырьевую базу лесозаготовительных предприятий, приводят к миллионным убыткам и резкому изменению товарной структуры лесов. Защита лесов Сибири от вредных насекомых, в том числе и от сибирского шелкопряда, — одна из наиболее важных задач повышения продуктивности лесов.

Обнаружение лесных участков, поврежденных вредителями, само по себе не является принципиально сложным, поскольку изменение спектральной отражательной способности поврежденных массивов леса, характеризуемой коэффициентами спектральной яркости, в большинстве случаев хорошо фиксируется специальной спектрофотометрической техникой, устанавливаемой на летательных аппаратах [1]. Основная трудность заключается в определении целесообразного времени проведения профилактических мероприятий по предотвращению вспышек массового размножения и в обнаружении появившегося вредителя на самых ранних этапах градационного цикла. По предварительным оценкам экспертов, для своевременного обнаружения начала повреждения растений насекомыми требуется осмотр территории через каждые 10—20 сут, что в условиях Сибири чрезвычайно сложно как из-за громадных размеров контролируемых территорий, а значит, и потоков подлежащей обработке аэрокосмической информации, так и значительной трудоемкости существующих или разрабатываемых методик самого обнаружения начальных этапов повреждения. Единственно реальным путем решения проблемы является поиск возможных способов сокращения потока подлежащей обработке информации: максимальное использование имеющейся в настоящий момент информации, регулирование иерархического по необходимости частоте (периодичности) поступления новой информации, системы ее сбора, разработка методов свертки, хранения и оперативного извлечения информации и т. п. Чрезвычайно актуально решение следующих двух, в общем случае, независимых задач: классификация лесных участков на контролируемой территории по величине вероятности возникновения массового размножения и по степени возможного повреждения насекомыми-вредителями.

В данной работе содержится решение второй классификационной задачи для сибирского шелкопряда на основе анализа 300 поврежденных участков (лесопатологических выделов) темнохвойных лесов Красноярского Приангарья, а именно предлагается алгоритм классификации лесных участков по степени возможного повреждения насаждений сибирским шелкопрядом с предварительным отбором и упорядочением по степени информативности классификационных признаков.

Эколого-географические условия, способствующие возникновению очагов массового размножения сибирского шелкопряда, изучала большая группа экологов и энтомологов. Выявлено, что очаги эти в различных географических условиях имеют явно выраженную приуроченность

по отношению к рельефу, типам условий местопроизрастания, составу древостоев, полноте, возрастной структуре насаждений. Правда, характеризуя структурные элементы лесных биогеоценозов, в которых возникают очаги вредителя, разные исследователи придавали разное значение этим факторам, т. е. по-разному упорядочивали эти факторы по степени их информативности относительно возможного появления очагов. На Дальнем Востоке Л. А. Ивлиев [2] выделил как наиболее значимые рельеф, состав, полноту и тип леса.

П. Н. Тальман [3] и Г. И. Галкин [4] придают большое значение в формировании очагов шелкопряда составу древостоев (подчеркивая, что наилучшие условия для вредителя в чистых хвойных насаждениях и худшие — в лесах с примесью лиственных пород), а также полноте и возрасту древостоев. Рассматривая структуру фитоценоза, Н. Г. Коломиец [5] отмечает, что на выживаемость вредителя большое влияние оказывают определенные типы леса, которые наряду с другими особенностями ландшафта способствуют массовому размножению сибирского шелкопряда. В. О. Болдаруев [6] считает, что на возникновение очагов вредителя влияют местоположение и антропогенные факторы, при этом полнота и примесь к основной повреждаемой породе других хвойных или лиственных пород не имеют значения.

Учитывая изложенное выше, мы сосредоточили свое внимание на анализе следующих пяти факторов (или признаков исследуемых лесных участков): характера местоположения, состава, полноты, условий местопроизрастания и возраста древостоя.

Объект исследования — темнохвойные леса Красноярского Приангарья, где с 1878 г. по 1974 г. наблюдалось развитие семи градационных циклов сибирского шелкопряда [7]. По материалам спектрозональной аэрофотосъемки отмечено 300 лесопатологических выделов, поврежденных сибирским шелкопрядом в разной степени в период последней вспышки 1962—1969 гг. Дешифрирование поврежденных участков осуществлялось по методике, использующей как прямые дешифровочные признаки (цвет или тон изображения, форму и размер крон, форму и размер теней), так и дополнительные [8]. По степени повреждения участки относили к трем классам: 1) слабой степени повреждения — объедание крон до 30%, 2) средней степени повреждения — дефолиация 30—70% крон, 3) сильной степени повреждения — обесхвоено 70—100% крон. Таксационные, лесоводственные характеристики древостоев на всех исследуемых участках уточнялись аэровизуальными и наземными исследованиями.

Для решения сформулированной классификационной задачи качественным признакам и интервалам значений количественных признаков придадим условные числовые значения. Рассматриваемые нами поврежденные участки по характеру местоположения могут быть распределены по трем группам, которым соответствуют значения 1, 2 и 3 признака x_1 :

1) склоны крутые и средней крутизны, преимущественно северных экспозиций, пониженные плато менее 170 м над ур. м. (плоские поверхности бугров и холмов, котловины, ступенчатые террасы и распадки склонов, ложбины временных водотоков и вогнутые части склонов) сырые и мокрые, плохо прогреваемые ($x_1 = 1$);

2) плакоры и пологие склоны разных экспозиций 150—250 м над ур. м. (плоские поверхности холмов и крупных бугров, западины на склонах и плакорах слаборасчлененной холмистой равнины), влажные, недостаточно прогреваемые ($x_1 = 2$);

3) плакоры и пологие склоны южных экспозиций 170—250 м над ур. м. (вершины холмов и выпуклые части склонов слаборасчлененной холмистой равнины), дренированные, хорошо прогреваемые ($x_1 = 3$).

Состав древостоя характеризуется долей участия наиболее повреждаемых пород пихты и кедра. При значениях 1—3 балла соответствующий этому фактору признак x_2 принимается равным 1, при значениях 4—5 баллов — равным 2 и при 6—10 — 3. Признак x_3 , соответствующий полноте древостоя, принимается равным 1 при полноте 0,9—1,0, 2 — при 0,7—0,8 и 3 — при полноте 0,3—0,6. По условиям местопрорастания на поврежденных участках встречаются три группы типов леса: крупнотравная ($x_4 = 1$), зеленомошная ($x_4 = 2$) и низкоразнотравная ($x_4 = 3$). Признак x_5 , соответствующий возрасту древостоя по преобладающей породе, принимается равным 1 при III—IV классах возраста, равным 2 при V—VI и 3 при VII и выше классах возраста.

Итак, каждый из 300 изучаемых нами поврежденных участков характеризуется 5-мерным вектором (x_1, x_2, x_3, x_4, x_5). Например, вектору (3, 2, 2, 3, 1) соответствует участок, входящий в третью группу по местоположению ($x_1 = 3$), состава от 4 до 5 баллов ($x_2 = 2$), полноты 0,7—0,8 ($x_3 = 2$), с условиями местопрорастания, характеризующимися низкотравной группой типов леса ($x_4 = 3$) и III—IV классов возраста ($x_5 = 1$).

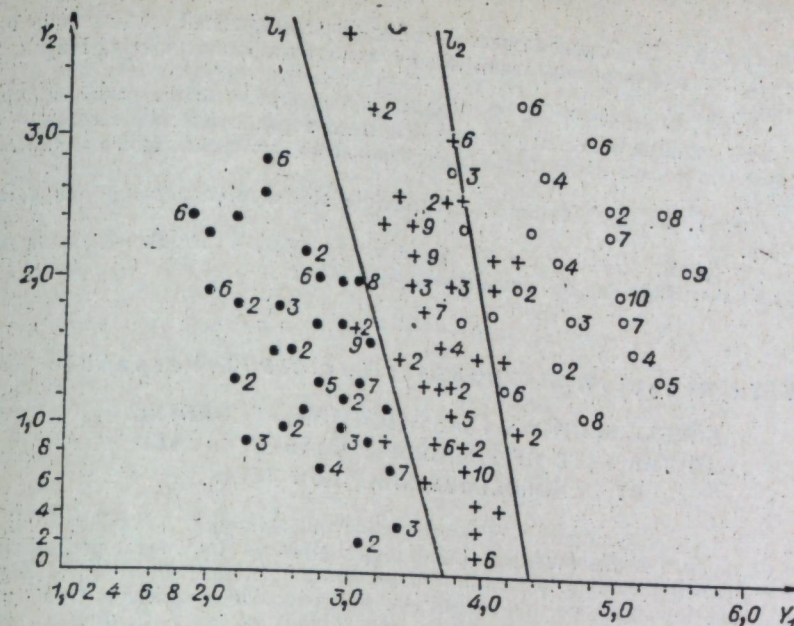
В результате применения метода главных компонент [9, 10] выяснено, что вклады в общую дисперсию первых двух и первых трех главных компонент составляют соответственно 63,0 и 82,7%, а уравнения, выражающие первые две главные компоненты через перечисленные выше пять признаков, имеют вид $Y_1 = 0,58x_1 + 0,56x_2 + 0,31x_3 + 0,48x_4 - 0,12x_5$; $Y_2 = -0,42x_1 - 0,21x_2 + 0,63x_3 + 0,45x_4 + 0,43x_5$, где Y_1 и Y_2 — значения первых двух главных компонент.

Наиболее высокие значения коэффициентов веса связывают первую главную компоненту Y_1 с признаками x_1, x_2 и x_4 , а вторую — с признаками x_3, x_4 и x_5 . На основе изложенного можно заключить, что первая компонента характеризует условия роста наиболее поражаемых пород, а вторая — состояние этих пород (полноту, возраст).

Расположение точек, соответствующих всем 300 участкам, в плоскости первых двух главных компонент (в плоскости $Y_1 OY_2$) указывает на возможность хорошего разделения участков на три класса по степени возможного поражения линейными решающими функциями (см. рисунок).

Уравнения прямых линий, оптимальным образом разделяющих области, соответствующие классам по степени возможного поражения, в нормальной форме имеют вид $l_1 - 0,96Y_1 - 0,29Y_2 - 3,58 = 0$; $l_2 - 0,98Y_1 + 0,19Y_2 - 4,31 = 0$, где l_1 отделяет участки со слабой степенью поражения (1-го класса) от участков со средней степенью поражения (2-го класса), а l_2 — участки со средней степенью поражения (2-го класса) от участков с сильной степенью поражения (3-го класса).

Итак, чтобы узнать, к какому классу принадлежит данный участок темнохвойного леса, нужно определить значения признаков x_1, x_2, x_3, x_4 и x_5 , по приведенным выше формулам вычислить значения главных компонент Y_1 и Y_2 и подставить полученные значения в левые части уравнения разделяющих классы прямых l_1 и l_2 . Если в результате подстановки значений Y_1 и Y_2 в левые части уравнений l_1 и l_2 получатся два отрицательных числа, то данный участок принадлежит первому классу, если получатся соответственно положительное и отрицательное числа — второму классу, и если получатся два положительных числа, то исследуемый участок принадлежит третьему классу. Абсолютные величины этих чисел характеризуют степень удаленности от соответствующей прямой (расстояние от границы области). Это и есть алгоритм классификации лесных участков по степени возможного поражения сибирским шелкопрядом. Надежность алгоритма составляет 95%. Проверка метода осуществлялась на примере участков того же района (темнохвойных лесов Красноярского Приангарья), т. е. этот алгоритм



Распределение участков с различной степенью повреждения в координатах главных компонент.

● — слабая степень повреждения (до 30%), + — средняя степень повреждения (30—70%), ○ — сильная степень повреждения (70—100%), 3, 2 — количество участков. Непрономерованные участки соответствуют единице.

носит региональный характер. Однако имеется возможность построения достаточно надежного алгоритма классификации и в пределах значительных по размерам территорий.

Заметим еще, что анализ значений коэффициентов веса, связывающих первую главную компоненту со значениями исходных признаков, позволяет упорядочить их по степени информативности (по величине вклада в общую дисперсию) следующим образом: характер местоположения, состав, условия местопрорастания, полнота и затем только возраст (причем с отрицательным коэффициентом веса).

Совершенствование методики дистанционного зондирования земной поверхности с применением космической техники позволяет надеяться, что в самом недалеком будущем усилия многочисленных коллективов исследователей приведут к возможности измерения параметров этих признаков аэрокосмическими методами, а значит, и к расширению возможности использования подобных алгоритмов классификации участков лесных территорий.

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

Поступила в редакцию
26/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Толчельников Ю. С. Оптические свойства ландшафта. — Л., Наука, 1974. 252 с.
2. Ивлиев Л. А. Сибирский шелкопряд на Амуре. Тез. докл. совещ. зоологов Сибири. Новосибирск, 1957, с. 33—35.
3. Тальман П. Н. Влияние среды и преобразующей ее роли человека в связи с размножением сибирского шелкопряда. — Тр. ЛТА, вып. 81, ч. III. Л., 1957, с. 75—86.
4. Галкин Г. И. Сибирский шелкопряд в лесах Красноярского края. — Тр. ВСНИИПИ лесдрев, вып. 7. М., 1963, с. 74—107.
5. Коломиец Н. Г. Фитоценологические закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда в Западной Сибири. Тезисы докл. 1-й межвуз. конф. по защите леса, вып. 2. Новосибирск, 1958, с. 47—49.
6. Болдаруев В. О. Итоги и перспективы изучения и истребления сибирского шелкопряда в Восточной Сибири. — В кн.: Материалы по проблеме сибирского шелкопряда. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960, с. 3—10.

7. Кондаков Ю. П. Закономерности массовых размножений сибирского шелкопряда.— В кн.: Экология популяций лесных животных. Новосибирск, Наука, 1974, с. 206—265.
8. Исаев А. С., Ряполов В. Я. Анализ ландшафтно-экологической приуроченности очагов сибирского шелкопряда с применением аэрокосмической съемки.— В кн.: Исследование таежных ландшафтов дистанционными методами. Новосибирск, 1979, с. 151—167.
9. Anderson T. W. Introduction to multivariate statistical analysis.— Wiley, N. Y., 1958. 374 p.
10. Айвазян С. А., Бежаева З. И., Староверов О. В. Классификация многомерных наблюдений. М., Статистика, 1974. 240 с.

V. Ya. Ryapolov, K. K. Dzhanseitov, V. P. Tcherkashin

FOREST SECTIONS CLASSIFICATION ACCORDING TO THE RATE OF POSSIBLE DAMAGES CAUSED BY DENDROLIMUS SIBIRICUS TSCH

The authors suggest the algorithm of forest sections classification according to the rate of possible damages of plants caused by *Dendrolimus sibiricus* Tsch. with preliminary selection and regulating according to the informational rate of classification signs. Algorithm reliability amounts to 95%. Analysis of conditions of *Dendrolimus sibiricus* Tsch. location by the method of main components showed the opportunity of good dividing of sections into three classes according to the rate of possible damages.

УДК 595.786

Т. В. БУБНОВА

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОВОК (LEPIDOPTERA, NOSTUIDAE) В РАСТИТЕЛЬНЫХ ПОЯСАХ ЗАПАДНОГО АЛТАЯ

Совки как одна из многочисленных групп чешуекрылых представляют большой практический интерес. Среди этого обширного семейства есть опасные вредители различных сельскохозяйственных культур, дикорастущих кормовых растений и древесно-кустарниковых пород. Однако вопросы о сопряженности исторически сложившихся комплексов ночниц с фитоценозами на Западном Алтае пока никем не рассматривались. Эти сведения важны как для понимания основных факторов формирования самой ноктундофауны, так и для рационализации хозяйственных мероприятий в лесоводстве, садоводстве и сельскохозяйственном производстве.

Первая попытка рассмотрения вертикального размещения совки в пределах Тигирецкого хребта предпринята нами в 1978 г. [1]. Цель настоящей статьи — установить экологические группы ночниц, населяющие растительные пояса Западного Алтая. Материал для этой работы дали сборы и наблюдения автора, проведенные в 1976—1977 гг. на территории Чарышского, Краснощековского, Курьинского, Змеиногорского районов Алтайского края и Восточно-Казахстанской области. Исследования проходили в различных геоботанических ассоциациях, абсолютные высоты которых колеблются в пределах 300—2300 м над ур. м.

Общезвестно, что растительность создает основной экологический фон для микростационального распределения энтомофауны. Характерной чертой растительного покрова Алтая является вертикальная зональность. Для западной части различают три растительных пояса: степной, лесной и высокогорный [2, 3].

Предгорные степи Западного Алтая окружают Алтайскую горную страну с севера, запада и юго-запада. На характер их растительного

Таблица 1
Распределение совки Западного Алтая по экологическим группам

Подсемейства	Количество видов в группе					Подсемейства	Количество видов в группе				
	эврибионты	лесные формы	лугово-степные мезофилы	степные ксерофилы	обитатели высокогор. лугов и тундр		эврибионты	лесные формы	лугово-степные мезофилы	степные ксерофилы	обитатели высокогор. лугов и тундр
Beninae	—	1	—	—	—	Melicleptriinae	2	—	2	1	—
Hypeninae	—	4	1	—	—	Cucullinae	—	2	7	11	—
Scoliopteryginae	—	1	—	—	—	Zenobiinae	6	41	28	—	2
Ophiderinae	—	—	2	—	—	Hadeninae	8	12	32	4	—
Catocalinae	—	12	5	—	—	Noctuinae	3	22	30	10	5
Jaspidiinae	—	1	6	—	—	Cyphinae	—	1	—	—	—
Plusiinae	3	3	27	—	2	Apatelinae	—	14	1	—	—
Итого . . .							22	114	141	26	9

покрова большое влияние оказывают непосредственно примыкающие к ним казахские и западносибирские равнинные степи. Но в отличие от последних предгорные степные формации представлены более мезофитными вариантами. Здесь широко распространены разнотравно-злаковые луговые и кустарниково-луговые степи. В юго-западной части они сменяются крупнодерновинными настоящими степями, которые постепенно переходят в ковыльные степи равнин.

В горно-лесном поясе Западного Алтая ведущее место занимают темнохвойные леса. В нижней части горных склонов еще встречаются небольшие массивы березовых и сосновых лесов. Но на всем основном пространстве тянется довольно однообразная осиново-пихтовая тайга, сменяющаяся в верхних горизонтах гор пихтово-кедровыми лесами, которые поднимаются до высоты 2000 м над ур. м. Эти леса характеризуются повышенной увлажненностью, развитым подлеском и травостоем из разнотравья. Пояс высокогорной растительности отличается преимущественным развитием луговых формаций альпийских и особенно субальпийских лугов. Тундра представлена небольшими участками, главным образом по скалистым вершинам.

В этих растительных ассоциациях нами обнаружено 312 видов ночниц, относящихся к 14 подсемействам. По своему образу жизни и месту в ландшафтах они подразделяются на эврибионтные и стенобионтные формы, среди которых можно выделить 5 экологических групп: 1) эврибионты, 2) лесные формы, 3) лугово-степные мезофилы, 4) степные ксерофилы, 5) обитатели высокогорных лугов и тундр. Состав этих групп по подсемействам и их количественная характеристика приводятся в табл. 1.

В группу эврибионтов входят 22 вида, которые обладают очень широкой экологической пластичностью и населяют самые разнообразные биотопы во всех или почти во всех горных поясах. В основном это мезофиты. Среди них виды подсемейства *Plusiinae* (*Macdunnoughia confusa* Steph., *Autographa gamma* L.), некоторые *Melicleptriinae* (*Chloridea viriplaca* Hufn., *Pyrrhia umbra* Hbn.), *Zenobiinae* (*Caradrina morpheus* Hufn., *Hoplodrina alsines* Brahm.), многие *Hadeninae* (*Mamestra suasa* Schiff., *M. pisi* L., *Discestra trifolli* Hufn.), *Noctuinae* (*Amathes c-nigrum* L., *Ochoropleura plecta* L., *Euxoa islandica* L.) — широкие полифаги. Для другой части эврибионтов основную пищу гусениц составляют злаки. Такие трофические связи свойственны,

например, *Apamea oblonga* Haw., *Apamea lateritia* Hufn., видам рода *Mythimna* Ochs. и некоторым другим.

При рассмотрении биотопического размещения представителей этой группы хорошо прослеживается принцип смены местообитаний, сформулированный Г. Я. Бей-Биенко [4, 5] и подтвержденный затем многими исследователями для ряда наземных животных, в том числе некоторых насекомых, населяющих Западную Сибирь [6, 7].

В условиях Алтая имеет место вертикальная смена стадий. В предгорных степях Западного Алтая такие эврибионтные формы, как *Autographa v-aureum* Hbn., *Apamea oblonga* Haw., *Mythimna pallens* L., заселяют наиболее мезофитные или даже гигрофитные стадии пониженных элементов рельефа. При этом они ведут себя как мезогигрофилы и гигрофилы. В горно-лесном поясе эти виды приурочены к слабо увлажненным ассоциациям горных склонов, разреженным лесам, полянам, вырубкам с хорошей освещенностью травяного покрова мезофитного характера. Во влажных условиях высокогорного пояса они предпочитают наиболее сухие, хорошо прогреваемые участки высокогорных лугов и тундр. В данном случае они ведут себя, как ксерофилы. Таким образом, с повышением вертикального уровня осуществляется переход видов на более ксерофитные стадии.

Обитатели лесных, лугово-степных, степных и высокогорных формаций относятся к стенобионтам. Группа лесных форм включает 114 видов. Большинство представителей родов *Hypena* Schrk., *Catocala* Schrk., *Cirrhia* Hbn., *Blepharita* Hmps., *Polia* Ochs., *Eurois* Hbn., *Apatele* Hbn., *Calocasia* Ochs. населяют в одинаковой степени все лесные стадии предгорий и гор. Виды родов *Syngrapha* Hbn., *Lithomoia solidaginis* Hbn., *Diarsia rubi* View., *Amathes kollari* Ld., *A. rhaetica* Stgr. и ряд других встречаются преимущественно в горных лесах. Некоторые из них проникают по долинам рек в высокогорный пояс.

Все лесные формы — мезофилы и гигрофилы. Круг кормовых связей гусениц велик. Одни (*Bena prasinana* L., *Scoliopteryx libatrix* L., виды рода *Catocala* Schrk., *Apatele* Hbn., *Daseochaeta alpium* Osb. и др.) типичные дендробионты. Другие трофически связаны с лесным разнотравьем и живут среди разреженных лесов, на лесных полянах. К ним относятся виды родов: *Hypena* Schrk., *Lygephila* Billbg., *Ecclita ludicra* Hd. и др. Виды подсемейства Cryphinae питаются преимущественно лишайниками. Из *Cucullinae* только *Amphipyra perflua* F. и *A. livida* Schiff. постоянно обитают в лесных формациях. Первый — полифаг на различных лиственных породах (ива, тополь, осина, черемуха и др.), гусеницы второго живут на травянистой растительности.

Наоборот, среди *Zenobiinae* значительное количество видов жизненно связано с лесом. Это прежде всего типичные дендробионты: *Litophane socia* Hufn., *Eupsilia transversa* Hufn., *Cleoceris viminalis* F., *Agrochola lota* Cl., виды родов *Enargia* Hbn., *Irimorpha* Hbn. и ряд других, гусеницы которых питаются на лиственных породах. Многие представители этого подсемейства — растительноядные полифаги. Основным кормом гусеницам служат травянистые растения, но некоторые виды, например, *Xylena vetusta* Hbn., *Blepharita saturata* Schiff., *Rusina tenebrosa* Steph., *Caradrina clavipalpis* Scop. *Gortina flavago* Schiff., *Apamea scolopascina* Esp. нередко переходят на деревья и кустарники.

В подсемействе *Hadeninae* лесные формы представлены широкими полифагами из родов *Polia* Ochs. (*P. nebulosa* Hufn., *P. hepatica* Cl., *P. bombycina* Hufn.), *Mamestra* Ochs. (*M. persicariae* L., *M. w-latinum* Hufn., *M. glauca* Hbn.), дендробионтами, трофически связанными с хвойными (*Polia vespertilio* Drt., *Panolis flammea* Schiff.) и лиственными (*Orthosia incerta* Hufn., *O. gothica* L.) породами.

Довольно значительное количество обитателей лесных биоценозов включает подсемейство *Noctuinae*. Все они растительноядные полифаги,

живущие как на древесно-кустарниковой, так и на травянистой растительности. Виды рода *Diarsia* Hb., *Anaplectoides prasina* Schiff. живут под пологом хвойных лесов. Другие (*Amathes* Hb., *Cerastis rubricosa* Tausch.) приурочены к изреженным насаждениям горно-лесного пояса и предгорной лесостепи. Виды, проникающие в высокогорье, селятся там преимущественно в редколесье.

В самую крупную группу лугово-степных мезофилов (141 вид) входят многие представители подсемейств *Jaspidiinae*, *Plusiinae*, родов *Apatele* Ochs., *Mamestra* Ochs., *Hadena* Schrk., *Mythimna* Ochs., некоторые *Cucullia* Ochs., *Agrotis* Ochs., *Euxoa* Hb. Эти совки приурочены в основном к безлесным формациям горно-лесного пояса и мезофитным ассоциациям горно-степного пояса с пышным травостоем из разнотравья. Ряд видов (*Plusia chrysitis* L., *Apamea rubirena* Tr., *Eriopygodes imbecilla* F., *Mythimna impura* Hb., *Protexarnis squalida* Gn., *Euxoa varia* Alph. и др.) проникает в высокогорный пояс, поселяясь на субальпийских и альпийских лугах и в тундре.

По характеру трофических связей все представители этой группы — хортобионтные формы. Кормовые растения гусениц довольно разнообразны. Многие виды специализировались на питании злаками. К ним относятся *Chrysaspidia festuca* L., *Calamia tridens* Hufn., *Miana furuncula* Schiff., *Mesapamea secalis* L., *Oligia strigilis* L., виды родов *Amphipoea* Billbg., *Apamea* Ochs., *Tholera* Hb., *Mythimna* Ochs.

Ряд видов трофически связан с гвоздичными (*Heliphobus reticulata* Goeze, *Hyssia cavernosa* Ev. и др.), сложноцветными (*Cucullia asteris* Schiff., *C. umbratica* L., *Mamestra bicolorata* Hufn.). Однако для большинства видов характерны широкие кормовые связи с разнотравьем, на котором живут гусеницы почти всех видов подсемейств *Plusiinae*, *Melicleptriinae*, некоторых *Zenobiinae* и *Hadeninae*, большинство *Noctuinae* (*Axylia putris* L., *Ammonoconia caecimacula* Schiff., виды родов *Chersotis* Bsd., *Agrotis* Ochs., *Euxoa* Hbn.).

Среди лугово-степных форм выделяется несколько видов, обитающих в наиболее увлажненных стадиях. Они населяют берега рек, озер, заболоченные луга, болота в низкогорных и среднегорных местах, реже встречаются на высокогорных лугах. К этой гигрофильной группировке относятся *Photedes* Ld., *Rhizodra lutosa* Hb., *Hydraecia* Gn., *Amphipoea* Billbg., *Apamea ophiogramma* Esp., гусеницы которых ведут скрытый образ жизни внутри стеблей или корневищ злаков, осок, рогоза и других растений.

Основное ядро степных ксерофилов составляют представители подсемейства *Noctuinae*: *Chersotis* Bsd., *Rhiacia* Hb., многие *Ochropleura* Hbn., *Agrotis* Ochs., большинство *Euxoa* Hb. Сюда же входит значительная часть *Cucullia* Schrk. (*C. fraudatrix* Ev., *C. argentea* Hufn., *C. artemisia* Hufn. и др.), некоторые *Hadeninae*, в частности *Sideridis albicolon* Hb., *S. evidens* Hb., *Discestra stigmata* Christ., *D. dianthi* Tausch., а из *Melicleptriinae* — *Chloridea scutosa* Schiff. Среди видов рода *Agrotis* Ochs., входящих в эту группу, *A. fatidica* Hb. характеризуется тем, что самки у него имеют укороченные крылья. Микроптеризму, редкому у совков, сопутствует увеличение брюшка самки и полная или частичная редукция хоботка у обоих полов, что ведет за собой афагию [8].

Все эти формы — широкие полифаги. Они населяют наиболее засушливые участки предгорных степей и южные склоны гор, покрытые изреженными парковыми лесами или лишенные древостоя, с травянистым покровом остепненного характера.

К обитателям высокогорных лугов и тундр относятся 9 видов из подсемейств *Plusiinae*, *Zenobiinae*, *Noctuinae*. Они представлены и типичными горными формами (*Panchrysia dives* Ev., *Sympistis funesta* Payk., *Brachyxanthia zelotypa* Ld., *Amathes sajana* Tschtv. и др.) и оби-

Таблица 2

Размещение совков в растительных поясах Западного Алтая

Подсемейства	Количество видов				Подсемейства	Количество видов			
	всего	горно-степной	горно-лесной	высокогорный		всего	горно-степной	горно-лесной	высокогорный
Beninae	1	1	1	—	Melicleptriinae	5	5	4	1
Hypeninae	5	4	4	1	Cucullinae	20	18	8	2
Scoliopteryginae	1	1	1	—	Zenobiinae	77	54	63	16
Ophiderinae	2	2	1	—	Hadeninae	56	45	42	11
Catocalinae	17	12	16	2	Noctuinae	70	44	55	21
Jaspidiinae	7	4	6	1	Cryphinae	1	—	1	—
Plusiinae	35	17	32	9	Apatelinae	15	7	15	—
Всего . . .						312	214	249	64

тателями северных равнинных тундр (*Syngrapha diasema* Bd., *Amathes rhaetica* Stgr., *A. speciosa* Hubn.). Большинство из них влаголюбивые формы, населяющие хорошо увлажненные, часто заболоченные пространства высокогорного пояса. Более ксерофилы лишь *Chersotis ononensis* Brem., встречающийся на менее влажных местах высокогорий. В трофическом отношении *S. diasema* Bd.—дендробийонт, гусеницы живут на березе и осине, куртины которых нередко встречаются среди высокогорных лугов и тундр. Остальные представители этой группы — полифаги.

В табл. 2 приведено распределение совков, входящих во все перечисленные группировки, по высотным поясам западной части Алтая.

Наибольшим богатством отличаются растительные ассоциации горно-лесного пояса (249 видов). Животное население этих вторичных биотопов формируется из обитателей первичных лесных формаций, живущих в окружающих лесных массивах, а также путем проникновения сюда обитателей горно-степного и высокогорного ландшафтов. Благоприятный для большинства ночниц гигротермический режим, обилие и разнообразие пищи за счет пышно развитой растительности обуславливают экологическое разнообразие этих видов.

Сравнительно богато население совков горно-степного пояса (214 видов). Оно представлено как обитателями открытых биотопов, так и многими лесными формами. Это связано со своеобразием основных черт климата и растительности на Западном Алтае. Климат предгорных степей влажный и теплый. За год здесь выпадает 500—700 мм атмосферных осадков. Значительные площади занимают сады, полесные полосы, долинные леса, нередко граничащие с горными лесными массивами. Довольно широко развит несвойственный остальной территории Алтая своеобразный пояс кустарниковых зарослей. Поэтому многие лесные виды находят здесь необходимые кормовые растения и благоприятные микроклиматические условия для своего развития. Среди них отсутствуют лишь некоторые формы (*Syngrapha ain* Hchw., *S. transbaicalensis* Stgr., *Amathes borealis* Nordstr., *Paradiarsia herzi* Chr. и др.), встречающиеся чаще в горных лесах, а также виды, жизненно связанные с высокогорными лугами (*Sympistis funesta* Payk.) и тундрами (*Amathes sajana* Tschtv.).

Несколько иначе представлено население высокогорного пояса. Оно характеризуется бедностью видового состава и экологических форм (см. табл. 2). Это обусловлено тем, что среди Noctuidae мало видов, адаптированных к низким температурам и повышенной влажности. Основную часть населения высокогорий составляют горные формы и виды, обладающие широкой экологической пластичностью.

В заключение отметим, что население совков естественных биоценозов, окружающих возделанные земли, должно рассматриваться как резерват ближайших полей и садов. Возможно, большинство компонентов естественных стадий не будут иметь хозяйственного значения, но некоторые из них, как например, *Chloridea viriplaca* Hufn., ряд представителей родов *Agrotis* Ochs., *Euxoa* Hbn. и др. легко пересовок в различных растительных формациях могут быть использованы при планировании защитных мероприятий против вредных видов.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Бубнова Т. В. Материалы по фауне совков (Lepidoptera, Noctuidae) Тигирецкого хребта.— В кн.: Членистоногие Сибири. Новосибирск, 1978, с. 243—250.
2. Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
3. Западная Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы. М., 1963. 475 с.
4. Бей-Биенко Г. Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирском распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирском и Зайсанской низменностях.— Тр. по защите растений. Сер. энтомолог., 1930, т. 1, с. 51—90.
5. Бей-Биенко Г. Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип.— Общ. биология, 1966, XXVII, № 1, с. 5—21.
6. Золотаренко Г. С. О принципе зональной смены стадий у чешуекрылых (Macrolepidoptera) в Западной Сибири.— В кн.: Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972, с. 94—96.
7. Петрова В. П. Шитники Западной Сибири. Новосибирск, 1975. 237 с.
8. Золотаренко Г. С. Подгрызающие совки Западной Сибири. Новосибирск, 1970. 436 с.

T. V. Bubnova

DISTRIBUTION OF LEPIDOPTERA NOCTUIDAE IN VEGETABLE ZONES OF WESTERN ALTAI

Within the bounds of Western Altai 312 species of Noctuidae have been found. Oecologically they are subdivided into 5 groups: evribionts—22 species, forest forms—114 species, meadow—steppe mesofils—141 species, steppe xerofils—26 species, and the inhabitants of Alpine meadows and tundras—9 species.

Vegetable formations of highlands forest zone are notable for the greatest variety of species and oecological forms. The population of Noctuidae of the Alpine zone is characterized by pooriness of species and oecological structure. On cultivated lands there live the evribionts and the inhabitants of the surrounding natural biotops possessing wide oecological plasticity.

УДК 595.1

С. М. СОУСЬ

ВЛИЯНИЕ ОБВОДНЕННОСТИ ОЗЕР НА МНОГОЛЕТНЮЮ ДИНАМИКУ ЗАРАЖЕННОСТИ РЫБ

PARASYMPHYLODORA MARKEWITSCHI (TREMATODA, MONORCHIDAE)

Вопрос о многолетних изменениях зараженности рыб гельминтами и их причинах изучен пока недостаточно. Об этом имеются лишь отдельные сведения [1—5].

Работы по изучению зараженности рыб *Parasymphylodora marke-witschi* (Kulakovskaya, 1947) проводились на озерном стационаре Био-

логического института (Новосибирская обл.) в 1965—1978 гг., при этом на оз. Кротовая Ляга в течение 14 лет, оз. Кусган — 11 лет и оз. Титово — 5 лет.

Обследованные водоемы Карасукской системы, как и все другие озера юга Западной Сибири, имеют неустойчивый водный режим, характеризующийся чередованием трансгрессивных и регрессивных фаз обводнения [6]. В 1965—1978 гг. уровень озер колебался от 1,0 до 1,7 м, а в спусном оз. Титово, используемом для рыбоводных целей, снижался до 15 см. В это время изменялись видовой состав, численность рыб и их возрастная структура [7], а также численность *Bithynia inflata* [8] — промежуточных хозяев *P. markewitschi*, что оказывало влияние и на зараженность рыб этим паразитом.

Всего нами исследовано 1002 экз. карася золотого, 121 экз. карася серебряного и 457 озерного голяна. В оз. Кротовая Ляга основным хозяином *P. markewitschi* служит карась золотой, голяны заражены слабее, численность рыб этого вида тоже меньше [9]. Факт более слабой зараженности парасимфилодией голянов по сравнению с карасями можно объяснить тем, что голяны питаются более молодыми битиниями, которые заражены слабее старых, и не исключено, что для *Parasymphylodora markewitschi* голяны — менее подходящий хозяин, чем карась.

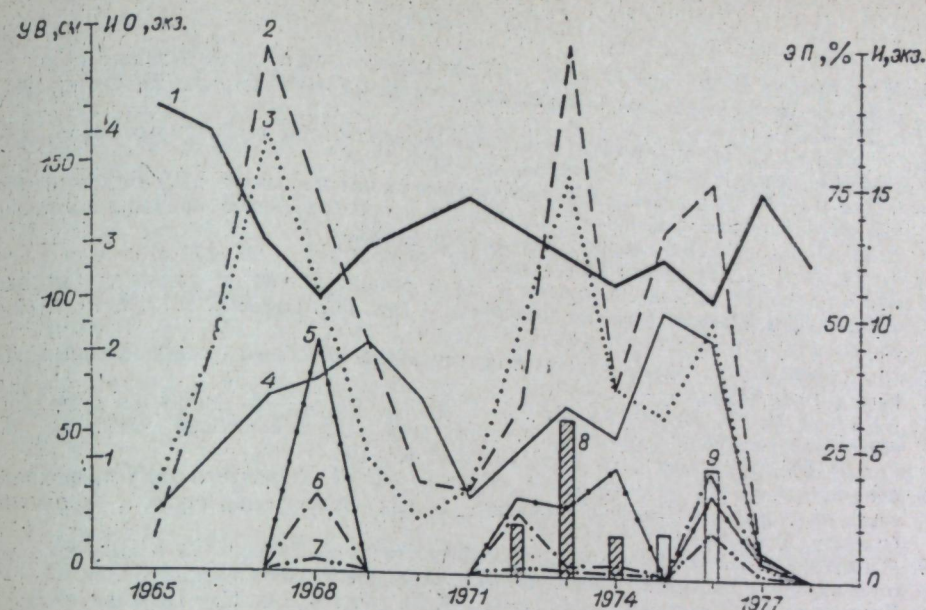
Зараженность различных возрастных групп рыб *P. markewitschi* неодинакова и находится в прямой зависимости от интенсивности питания моллюсками. Роль битиний в питании рыб с возрастом увеличивается, соответственно нарастает и зараженность их этим паразитом. Такая зависимость хорошо прослеживается и у карася золотого, и у голяна. В частности, у сеголеток карася золотого битинии в кишечниках не обнаружены, нет у них и трематод; у двухлеток встречаемость битиний составляла 5,8%, зараженность их *P. markewitschi* (индекс обилия) равна 0,7; у трехлеток соответственно — 8% и 1,8, у четырехлеток — 13% и 1,4; у рыб в возрасте 4+ и 5+ индекс обилия был равен 2,1.

Таким образом, численность *P. markewitschi* у карася поддерживается преимущественно за счет рыб трехлетнего и четырехлетнего возраста; младшие возрастные группы заражены слабо. Старшие возрастные группы, хотя и заражены сильнее трехлеток и четырехлеток, но сами уже малочисленны и не могут значительно повлиять на численность паразита в водоеме. У голяна наблюдается такая же прямая зависимость заражения парасимфилодией от интенсивности питания битиниями.

Зараженность исследованных видов рыб *P. markewitschi* неодинакова в разные годы, что связано с уровнем воды в озерах. В частности, в оз. Кротовая Ляга максимальные уровни воды отмечались в 1965, 1971, 1975 и 1978 гг. (см. рисунок). Наибольшая зараженность карася исследованным паразитом зарегистрирована в 1967, 1973 и 1976 гг., т. е. спустя в среднем два года после высокого уровня, когда появившаяся в то время молодь карася достигла возраста, за счет которого в основном поддерживается численность *P. markewitschi*.

Максимальная зараженность карасей парасимфилодией не совпала с пиком численности самих карасей. Пик численности карасей на год предшествовал наибольшей зараженности этих рыб парасимфилодией. По-видимому, для того, чтобы зараженность рыб достигла определенного довольно высокого уровня, необходимо накопление паразита в водоеме, чему способствует увеличение численности его промежуточных хозяев — битиний.

Максимальная зараженность голяна парасимфилодией отмечена в оз. Кротовая Ляга в 1968, 1974 и 1976 гг. при самом низком уровне воды, в среднем на год позднее, чем у карася золотого.



Уровень озера Кротовая Ляга, динамика зараженности рыб *Parasymphylodora markewitschi* и встречаемость битиний в их питании.

1 — уровень воды (УВ). Индекс обилия (ИО) карася золотого (2), озерного голяна (7). Экстенсивность инвазии (Э) карася золотого (4), озерного голяна (5). Встречаемость битиний в питании карася золотого (8), озерного голяна (9).

В оз. Кусган, более глубоком (средние глубины 1,05—1,80 м), у карася золотого отмечено три пика зараженности в те же годы, что и у карася в оз. Кротовая Ляга. Подъем численности трематоды наблюдался в 1967 г. При глубине 1,5 м он был наименьшим (экстенсивность 25%, интенсивность 4 и индекс обилия 2,5 экз.). Пики численности трематоды в 1972 и 1975 гг. почти не отличались от таковых в оз. Кротовая Ляга, так как уровень озер в эти годы был примерно одинаков. У карася серебряного в оз. Кусган численность поднималась в те же годы, что и у карася золотого, но зараженность его была значительно меньше и не превышала: экстенсивность 57,1%, интенсивность 13,9 и индекс обилия 7,9 экз. (1972). Более низкая зараженность карася серебряного по сравнению с золотым связана с тем, что карась серебряный питался битиниями меньше (до 15%), чем карась золотой.

В оз. Титово при глубине 1,40—1,70 м и за 1967—1971 гг. произошло два подъема численности трематоды при уровне 1,50 м в 1967 и 1970 гг. Максимальная экстенсивность инвазии карася золотого не превышала 20%, серебряного — 5%, интенсивность — 9,2 и 4,0, индекс обилия 1,8 и 0,3 экз. Действие антропогенного фактора — спуска воды до 15 см осенью — не оказало заметного влияния на ход динамики численности этого гельминта.

Итак, анализ данных по уровенному режиму озер, численности рыб и моллюсков показывает, что наибольший подъем численности *P. markewitschi* имел место в годы, когда глубина озера (примерно 1,2 м) обеспечивала наиболее благоприятные условия для развития моллюсков. Отсюда следует, что многолетнюю динамику численности трематоды *P. markewitschi* определяет главным образом режим обводнения, регулирующий численность промежуточных и окончательных хозяев этого паразита.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мартынов В. Ф. Зараженность язей личинками описторхозов в зависимости от разливов Иртыша.— В кн.: Сборник науч. статей СибНИВИ, вып. 15, Омск, 1967, с. 246—251.
2. Османов С. О. Многолетние изменения паразитофауны рыб Аральского моря.— Паразитология, 1975, т. 9, вып. 6, с. 476—484.
3. Соусь С. М. Экологическая характеристика фауны паразитов рыб озер лесостепной зоны Западной Сибири.— В кн.: Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск, Наука, 1976, с. 193—218.
4. Титова С. Д. Паразиты рыб Западной Сибири. Томск, 1965. 171 с.
5. Юнчис О. Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами.— Изв. Гос. НИОРХ, 1972, т. 80, с. 75—88.
6. Шнитников А. В. Внутривидовая изменчивость общей увлажненности. Л., Наука, 1969. 243 с.
7. Волгин М. В., Анчутин В. И., Черепанов П. А. Динамика структуры перестовой популяции карасей лесостепных озер Западной Сибири.— Изв. СО АН СССР, 1975, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 69—76.
8. Федоров К. П., Соусь С. М., Сипко Л. Л. Характеристика природного очага описторхоза в Северной Кулунде.— В кн.: Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата, 1970, с. 93—99.
9. Малышев Ю. Ф. Биологические особенности озерного гольяна в водоемах лесостепной зоны Западной Сибири. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1967. 21 с.
10. Быховская-Павловская И. О., Кулакова А. П. Церкарии типа *parascuatomum* рода *Parasymphylodora* Szidat, 1943 (Trematoda, Monorchidae).— Паразитологический сборник ЗИН АН СССР, 1969, т. 24, с. 63—69.

S. M. Sous

INFLUENCE OF WATER LEVEL ON THE LONG-TERM DYNAMICS OF THE INFECTION OF FISH WITH *PARASYMPHYLODORA MARKEWITSCHI* (TREMATODA, MONORCHIDAE)

A study of the long-term dynamics of the infection of fish with *P. markewitschi* has been carried out in the lakes of western Siberia (the southern part). Periodically changing level of water was a characteristic feature of the lakes. The maximum density of the trematode population has been observed every 2 years following the highest level of water. The fish specimens infected were *Carassius carassius*, *C. auratus gibelio* and *Phoxinus phoxinus*.

УДК 582.24/28+632.937.3.2.54

Р. Д. САНЖИМИТУПОВА, Т. К. КАЛЬВИШ

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ВЛАЖНОСТИ ВОЗДУХА НА ВОЗБУДИТЕЛЕЙ МИКОЗОВ ОБЛЕПИХОВОЙ МОЛИ (*GELECHIA HIPPOPRAELLA* SCHRK.)

Мускардиновые грибы обладают широкой экологической пластичностью и внутривидовой гетерогенностью по отношению к условиям окружающей среды [1—3]. Это одна из причин разноречивости литературных данных относительно оптимальных и предельных значений температуры и относительной влажности воздуха для прорастания спор, роста и споруляции мускардиновых грибов. Так, для *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. значения оптимальной температуры колеблются от 18 до 30°C [1—17], для *Raecilomyces fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith — от 20 до 35°C [18]. Не менее разноречивы данные относительно предельных температур [2, 4—6, 12, 13, 15]. Оптимальной для прорастания спор и развития мускардиновых грибов большинством авторов счи-

тается относительная влажность воздуха около 100,0% [2, 4, 6, 19], минимальная влажность колеблется от 70 до 92% [4, 6, 15, 19].

Цель настоящей работы выяснить требования к температуре и относительной влажности воздуха мускардиновых грибов *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. и *Raecilomyces fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith — основных возбудителей микозов облепиховой моли в Бурятской АССР [20].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Тест-объектами служили 4 изолята *B. bassiana* и один изолят *P. fumoso-roseus*. Выделение местных штаммов грибов выполнялось в Селенгинском р-не, расположенном в Среднегорье Западного Забайкалья, которое по природным условиям резко отличается от всех остальных частей территории Бурятии [21]. Сумма осадков за год составляет 260—320 мм, большая их часть (от 180 до 240 мм) выпадает с мая по сентябрь, среднемесячная летняя температура колеблется от 14,5 до 20,3°, относительная влажность — от 48 до 72%.

Прорастание спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* изучали методом агаровых дисков [15]. В качестве питательной среды использовали картофельный агар с глюкозой. Относительную влажность в камерах создавали с помощью дистиллированной воды, растворов серной кислоты и насыщенных растворов солей калия двуххромовокислого, калия хлористого, калия азотнокислого и натрия хлористого [15, 19, 22].

Для приготовления суспензий использовали двухнедельные культуры грибов. Подсчет проросших и непроросших спор производили через 20 ч, а в случае отсутствия прорастания наблюдения вели каждые сутки в течение двух недель. Критерием прорастания служила ростковая трубка, длина которой была не меньше диаметра спор.

При изучении роста грибов и их спорообразования в зависимости от температуры и относительной влажности воздуха применяли следующую методику. В каждом случае брали по два доньшка от чашек Петри одинакового диаметра, в одно из них наливали дистиллированную воду или необходимый раствор (кислоты, соли), в другое — питательную среду (картофельный агар с глюкозой). Затем доньшки складывали таким образом, чтобы среда располагалась над раствором, и с помощью изоленты герметизировали. После подсушивания агаровых пластинок (двое суток) в центре последних укладывали блоки диаметром 10 мм, вырезанные из трехсуточных колоний исследуемых грибов. Че-

Таблица 1

Прорастание спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* в зависимости от температуры

Температура, °C	Продолжительность прорастания, ч	Количество проросших спор, %				
		Штаммы <i>B. bassiana</i>				<i>P. fumoso-roseus</i>
		I	II	III-1	I-36	I-26
5	144(168 *)	5,79±0,62	6,04±0,64	6,28±0,66	4,68±0,59	4,34±0,56
10	48	10,29±0,81	13,73±0,91	11,46±0,87	12,52±0,91	4,19±0,53
15	20	7,97±0,72	11,22±0,88	9,07±0,79	7,73±0,73	4,72±0,58
20	20	93,77±0,64	96,55±0,49	96,85±0,48	95,19±0,59	92,70±0,73
25	20	99,78±0,12	99,59±0,16	99,33±0,21	99,62±0,16	99,44±0,20
30	20	97,91±0,39	97,27±0,45	93,93±0,66	95,44±0,56	93,41±0,66
35	168	0,77±0,24	1,11±0,29	0,93±0,27	1,83±0,36	—

* Время прорастания спор *P. fumoso-roseus*

Таблица 2

Влияние температуры на рост и споруляцию *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*

Температура, °С	Штаммы <i>B. bassiana</i>						<i>P. fumoso-roseus</i>	
	II			II-1			I-26	
	Д	Т	Д	Д	Т	Д	Д	Т
5	11,83±0,31	—	11,67±0,21	13,30±0,22	—	12,67±0,21	12,33±0,21	—
10	20,17±0,31	11·10 ⁶	18,33±0,42	22,33±0,42	12·10 ⁶	21,83±0,31	18,50±0,34	42·10 ⁶
15	29,50±0,22	14·10 ⁶	27,67±0,21	30,00±0,26	14·10 ⁶	26,83±0,17	31,33±0,33	60·10 ⁶
20	41,83±0,48	35·10 ⁶	39,83±0,31	40,50±0,43	26·10 ⁶	33,67±0,42	43,50±0,43	10·10 ⁶
25	44,67±0,49	133·10 ⁶	43,83±0,40	48,00±0,26	81·10 ⁶	47,67±1,20	73,17±0,60	21·10 ⁶
30	25,50±0,81	80·10 ⁶	20,83±0,70	19,33±0,72	33·10 ⁶	19,33±0,72	30,00±0,37	36·10 ⁶
35	10,50±0,22	—	10,83±0,31	10,83±0,31	—	10,67±0,21	11,50±0,22	—

Примечание. Д — средний диаметр колоний, мм; Т — титр, спор/мл.

рез 14 сут измеряли средний диаметр колоний и определяли титр спор с помощью камеры Горяева.

Прорастание спор, рост и споруляцию изолятов исследовали при температурах 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35°С и относительной влажности воздуха 70,0; 75,0; 80,0; 84,3; 90,0; 92,5; 95,0; 98,0 и 100,0%. Повторность опытов трех-шестикратная. Полученные данные статистически обработаны. О достоверности разницы между вариантами судили по критерию Стьюдента [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований показали, что споры исследуемых изолятов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* прорастают в широких температурных пределах, однако интенсивность прорастания при разных значениях температур различна (табл. 1). При температуре 1°С прорастания спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* не наблюдалось в течение 14 сут. Незначительное прорастание спор у *B. bassiana* (4,68—6,28%) через 6 сут, а у *P. fumoso-roseus* (4,34%) на 7 сут отмечено при 5°С. При 10°С споры обоих видов грибов прорастали через 2 сут, однако количество проросших спор было небольшим (4,19—13,73%). При температуре 15°С споры *P. bassiana* и *P. fumoso-roseus* прорастали через 20 ч соответственно на 7,73—11,22 и 4,72%. В литературе в качестве минимальной для прорастания спор *B. bassiana* приводятся температуры от 0,5 до 15°С [2, 4—6, 12, 13, 15].

Диапазон благоприятных температур для прорастания спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* лежит в пределах 20—30°С (оптимум 25°С). При 35°С споры исследуемых штаммов *B. bassiana* прорастают только через 7 сут, а у *P. fumoso-roseus* прорастания спор не зафиксировано. По имеющимся данным максимальная температура для прорастания спор *B. bassiana* колеблется от 34 до 42°С [2, 6, 12, 15].

Оптимальной температурой для роста и спорообразования *B. bas-*

Таблица 3

Прорастание спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* в зависимости от относительной влажности воздуха

Относительная влажность воздуха, %	Продолжительность прорастания, ч	Количество проросших спор, %				
		Штаммы <i>B. bassiana</i>				<i>P. fumoso-roseus</i>
		I	II	II-1	I-36	I-26
100,0	20	99,78±0,12	99,59±0,16	99,33±0,21	99,69±0,15	99,44±0,20
98,0	20	98,66±0,31	98,30±0,35	98,62±0,32	98,93±0,28	96,53±0,49
95,0	20	89,68±0,84	84,93±0,95	86,35±0,93	84,71±0,96	73,37±1,18
92,5	20	22,59±1,12	17,34±1,00	18,31±1,00	20,22±1,10	5,93±0,65
90,0	20	7,69±0,74	6,85±0,69	6,37±0,66	7,16±0,72	1,11±0,29
84,3	48	0,46±0,18	0,66±0,22	0,69±0,23	0,83±0,25	0,76±0,24

siana и *P. fumoso-roseus* является 25°С (табл. 2). На повышение и понижение температуры штаммы грибов реагируют по-разному. При температуре 30°С наблюдается довольно резкое снижение скорости роста и интенсивности спорообразования, а при 35°С вообще уже отсутствует заметный рост и споруляция. Понижение температуры не так резко снижает скорость роста и развития у *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*. Так, при температуре 20°С отмечено менее интенсивное спорообразование, чем при 25°С, и лишь незначительное замедление роста колоний. Минимальной для споруляции исследуемых видов грибов оказалась температура 10°С, а для роста мицелия — 5°С. Таким образом, рост мицелия у исследованных штаммов грибов происходит в более широких температурных пределах, чем их споруляция.

Для прорастания спор *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* необходима высокая относительная влажность воздуха (табл. 3). Наибольшее количество проросших спор (около 100%) зафиксировано при 100,0% влажности. При относительной влажности 98% наблюдалась незначительная задержка прорастания (разница недостоверна лишь для *B. bassiana* шт. II—1). Снижение влажности до 95% приводит к уменьшению количества проросших спор у *B. bassiana* на 10—15%, а у *P. fumoso-roseus* — на 26%. При относительной влажности воздуха 92,5% происходит резкое угнетение прорастания спор грибов, особенно у *P. fumoso-roseus* (до 5,23%), а при 84,3% прорастают единичные споры исследованных штаммов и то лишь через 48 ч. Эта влажность оказалась минимальной, так как при 80,0% штаммы *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* не прорастали в течение 14 сут.

Наилучший рост колоний *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* наблюдается при относительной влажности воздуха 95—100% (табл. 4), но наибольший титр спор у всех исследованных штаммов *B. bassiana* при 100,0%. Резко отличается в этом отношении *P. fumoso-roseus*, который лучше всего спороносит при относительной влажности 95,0%. Незначительное снижение влажности (до 92,5%) для его споруляции более благоприятно (титр 97·10⁶ спор/мл), чем ее повышение (при 98,0% титр 26·10⁶ спор/мл). Дальнейшее повышение (до 100,0%) и понижение влажности (до 90,0% и ниже) ведет к уменьшению интенсивности спорообразования этого патогена. Минимальная относительная влажность, при которой наблюдается незначительный рост колоний исследованных штаммов, но отсутствует споруляция, лежит в пределах 70%.

Влияние относительной влажности воздуха на рост и споруляцию *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*

Относительная влажность воздуха, %	Штаммы <i>B. bassiana</i>										<i>P. fumoso-roseus</i>	
	I				II				11-1		1-36	
	Д	Т	Д	Т	Д	Т	Д	Т	Д	Т	Д	Т
100,0	44,67±0,50	133·10 ⁶	43,83±0,40	99·10 ⁶	48,00±0,26	81·10 ⁶	47,67±1,20	67·10 ⁶	73,17±0,60	21·10 ⁶	73,17±0,60	21·10 ⁶
98,0	46,33±0,56	126·10 ⁶	43,50±0,43	60·10 ⁶	46,00±0,37	71·10 ⁶	48,83±0,85	41·10 ⁶	73,16±0,95	26·10 ⁶	73,16±0,95	26·10 ⁶
95,0	44,17±0,48	112·10 ⁶	45,33±0,90	36·10 ⁶	43,33±0,42	21·10 ⁶	46,50±0,43	17·10 ⁶	73,50±0,76	119·10 ⁶	73,50±0,76	119·10 ⁶
92,5	39,00±0,52	74·10 ⁶	39,00±0,36	34·10 ⁶	39,67±0,42	16·10 ⁶	38,18±0,17	15·10 ⁶	55,33±0,33	97·10 ⁶	55,33±0,33	97·10 ⁶
90,0	38,00±0,45	58·10 ⁶	38,00±0,68	22·10 ⁶	40,50±0,43	11·10 ⁶	36,80±0,70	14·10 ⁶	54,83±0,75	26·10 ⁶	54,83±0,75	26·10 ⁶
84,3	27,17±0,31	34·10 ⁶	26,50±0,34	17·10 ⁶	26,0±0,37	8·10 ⁶	26,33±0,42	70·10 ⁶	33,80±0,37	90·10 ⁶	33,80±0,37	90·10 ⁶
80,0	23,50±0,50	20·10 ⁵	24,50±0,34	50·10 ⁵	22,83±0,95	30·10 ⁵	21,33±0,33	50·10 ⁵	21,83±0,48	80·10 ⁴	21,83±0,48	80·10 ⁴
75,0	16,00±0,81	16·10 ⁴	14,17±0,54	68·10 ⁴	16,50±0,34	28·10 ⁴	12,17±0,40	68·10 ⁴	17,33±0,42	72·10 ⁴	17,33±0,42	72·10 ⁴
70,0	13,50±0,22	—	13,00±0,36	—	12,83±0,17	—	10,50±0,22	—	15,60±0,26	—	15,60±0,26	—

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучены требования к температуре и относительной влажности воздуха штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*, выделенных из облепиховой моли в очагах ее массового размножения в Селенгинском р-не Бурятской АССР.

Установлено, что экстремальные условия для прорастания спор, роста и спорообразования этих видов несколько отличаются. Так, если для прорастания спор и мицелиального роста исследованных штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* минимальная температура лежит в пределах 5°C, то споруляция всех изолятов начинается с 10°C. Отмечено также различие в отношении к максимальной температуре. При 35°C наблюдается незначительное прорастание (через 7 сут) спор и рост колоний *B. bassiana*, но отсутствует спорообразование. Споры *P. fumoso-roseus* не прорастают при этой температуре (в течение 14 сут), наблюдается незначительный рост колоний гриба без споруляции. Оптимальная температура для прорастания спор, роста мицелия и спорообразования идентична для обоих видов и лежит в пределах 25°C. Штаммовых различий в отношении температуры у *B. bassiana* не отмечено.

Для прорастания спор исследованных энтомопатогенов необходима высокая относительная влажность воздуха (около 100%). Для роста мицелия обоих видов благоприятна влажность в пределах 95—100%. При спорообразовании отмечены некоторые различия у видов в требованиях к влажности воздуха. Так, если штаммы *B. bassiana* лучше всего спороносят при влажности 100%, то *P. fumoso-roseus* при 95%. Предел относительной влажности воздуха для прорастания спор энтомопатогенов лежит выше (84,3%), чем для роста и спороношения (соответственно 70 и 75%). Штаммовых различий у *B. bassiana* по отношению к влажности, так же как и к температуре, не отмечено.

Полученные данные свидетельствуют о том, что местные штаммы *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* отличаются своеобразными требованиями к температуре и относительной влажности воздуха.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Семан Э. О. Внутривидовые признаки энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.— Бот. журн., 1964, 49, № 10, с. 1437—1477.
- Кальвиш Т. К. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на мускардиновые грибы.— Изв. СО АН СССР, 1974, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 67—77.
- Ильичева С. Н., Алешина О. А., Кононова Э. В., Юршенене Э. Я. Влияние температуры на развитие гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.— Микология и фитопатология, 1976, 10, вып. 2, с. 87—92.
- Ованесян Т. Т. Некоторые биологические особенности возбудителей мускардин тутового шелкопряда в Грузинской ССР.— Микробиология, 1952, 21, вып. 4, с. 445—449.
- Смирнов Б. А. Опыт применения белой мускардины в борьбе с сосновым подкорковым клопом.— В кн.: Инфекционные и протозойные болезни полезных и вредных насекомых. М., Сельхозгиз, 1956, с. 427—437.
- Суздальская М. В. Белая мускардина вредной черепашки.— Тр. ВИЗР, вып. 9. М., 1958, с. 341—368.
- Гораль В. М. Влияние температуры на развитие гриба *Boveria* в глибинной культуре.— Захист. рослин. Київ, 1973, вып. 17, с. 48—51.
- Колесниченко О. В. Некоторые грибные болезни вредных насекомых на юге Украины.— Тр. Кишинев. с.-х. ин-та, 1974, вып. 124, с. 75—79.
- Hart M. P., Macleod D. M. An apparatus for determining the effects of temperature and humidity on germination of fungous spores.— Can. J. Bot., 1955, 33, N 4, p. 289—292.

10. Liebetrau B. Versuche mit Kartoffelkäferparasiten *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin.—Nachr. bl. dtsch. Pfl. schutrd., Berlin, 1955, 9, s. 86—93.
11. Hsu C. F., Feng C., Ma S. L. A preliminary study on the utilization of the fungus *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. to control the soy-bean pod borer (*Grapholita glycinivorella* Mats.).—Acta Ent. Sinica, 1959, 9, p. 203—216.
12. Teng C. Studies on the biology of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. with reference to microbial control of insect pests.—Rev. Appl. Mycol., 1963, 42, part 10, p. 597—605.
13. Müller-Kögler E. Pilzkrankheiten bei Insekten. Anwendung zur biologischen Schädlingsbekämpfung und Grundlagen der Insektenmykologie. Berlin—Hamburg, 1965.
14. Injac M. Prilog proučavanju mikoznihoboljenja repine pipe (*Bothynoderes*—*Cleonus punctiventris* G.) i njihovog uticaja na dinamiku razvoja ove steločine.—Laštita Bilja, Belgrad, 1968, 19, p. 155—177.
15. Walstad J. D., Anderson R. F., Stambaugh W. J. Effects of environmental conditions on two species of muscardine fungi (*Beauveria bassiana* and *Metarrhizium anisopliae*).—J. Invert. Pathol., 1970, 16, N 2, p. 220—226.
16. Schaeffer B. Biological and environmental conditions for the development of mycoses caused by *Beauveria* and *Metarrhizium*.—J. Insect. Pathol., 1964, 6, N 1, p. 8—20.
17. Clerk G. C., Madelin M. F. The longevity of conidia of three insect parasitising hyphomycetes.—Trans. Brit. Mycol. Soc., 1965, 48, N 2, p. 193—209.
18. Sekiguchi A. Studies on the control of peach fruit moth by entomogenous fungus "*Isaria fumosorosea* Wize". 2. The inoculation tests, some cultural characters of the fungus and its fundamental factors on the large scale culture.—Bull. Tohoku. Nat. Agric. Exp. Stat., 1959, N 16, p. 89—93.
19. Schneider R. Untersuchungen über Feuchtigkeitsansprüche parasitischer Pilze.—Phytopathol., 1953, 21, N 1, s. 63—78.
20. Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Возбудители микозов облепиховой моли в Бурятской АССР.—Изв. СО АН СССР, 1979, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 57—61.
21. Жуков В. М. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1960.
22. Solomon M. E. Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid or other solutions.—Bull. Ent. Res., 1951, 42, p. 543—554.
23. Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.

R. D. Sanzhimitupova, T. K. Kalvish

INFLUENCE OF TEMPERATURE AND RELATIVE AIR HUMIDITY ON MYCOSIS AGENTS *GELECHIA HIPPOPNAELLA* SCHRK.

The studied strains *B. bassiana* and *P. fumoso-roseus* require quite specific environmental conditions. Extreme conditions for growth, the germination of spores and spore formation of the above strains have been found to be somewhat different.

УДК 582.24/28.2.2+595.7—15.1.4.11

Т. К. КАЛЬВИШ, Р. Д. САНЖИМИТУПОВА

ОЦЕНКА ВИРУЛЕНТНОСТИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ МИКОЗОВ ОБЛЕПИХОВОЙ МОЛИ (*GELECHIA HIPPOPNAELLA* SCHRK.)

Эффективность микробиологического метода борьбы с вредными насекомыми зависит в первую очередь от вирулентности возбудителя. В настоящее время для оценки активности патогенов, в том числе и грибных, ставятся опыты по заражению тест-насекомых. О вирулентности возбудителя судят по величине смертности зараженных особей.

Установлено, что мускардиновые грибы продуцируют разнообразные ферменты, в том числе хитиназу, липазу, протеазу и амилазу, участвующие в процессе гидролиза кутикулы насекомых [1—9]. Способ-

ность возбудителей микозов проникать через покровы, т. е. их инфективность, является определяющим фактором вирулентности грибов. В связи с этим данные по активности ферментов, гидролизующих кутикулу, пытаются использовать для оценки вирулентности штаммов энтомопатогенных грибов. Однако следует отметить, что сведения, имеющиеся в литературе по этому вопросу, немногочисленны и довольно противоречивы [4, 10—17].

Ранее нами установлено, что естественную гибель облепиховой моли в Бурятской АССР вызывают в основном грибы *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. и *Paecilomyces fumoso-roseus* (Wize) Brown et Smith [18]. Выделено значительное количество штаммов этих патогенов. Цель настоящей работы — изучение ферментативной активности и оценка вирулентности выделенных изолятов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выделенные из природы штаммы *B. bassiana* по культуральным признакам на сусло-агаре разделены нами на три группы [18]. Первая характеризуется сравнительно скудным развитием воздушного мицелия и обильным спороношением. У штаммов, относящихся ко второй группе, более пышные колонии с хорошим спороношением. Третья группа образует колонии с обильным воздушным мицелием, но скудным спороношением.

Ферментативную активность 58 штаммов *B. bassiana* и 26 штаммов *P. fumoso-roseus* исследовали чашечным экспресс-методом. Определение активности протеазы проводили на среде из 4%-ного водного агара и обезжиренного молока в соотношении 1:1 [16]. Липолитическую активность изучали на полусинтетической среде с трибутирином [19]. Грибы инкубировали при температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$ в течение 6—10 сут. Критерием ферментативной активности служило отношение диаметра зоны гидролиза к диаметру колонии.

Для оценки вирулентности штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* в качестве тест-насекомых использованы гусеницы облепиховой моли и боярышницы (*Aporia crataegi* L.). Облепиховую моль в лабораторных и полевых опытах инфицировали в период окукливания через почву сухим споровым материалом с титром 4—5 млрд/спор в 1 г препарата. Заражение боярышницы проводили гиподермально свежими спорами культур. Для каждой повторности (и контроля) в лабораторных опытах с облепиховой молью использовали 35 гусениц, с боярышницей — 20. Продолжительность опытов с боярышницей 14 дней, с облепиховой молью — 2 мес. Полученные данные статистически обработаны. Достоверность разницы между вариантами определяли по критерию Стьюдента [20].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Данные, полученные при изучении ферментативной активности, показали, что *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* продуцируют внеклеточные протеазу и липазу (табл. 1, 2). Обращает на себя внимание взаимосвязь между интенсивностью спороношения изолятов *B. bassiana* и их липолитической активностью. Все штаммы с обильным спороношением, отнесенные нами к первой группе, обладают липолитической активностью. Во второй группе отмечено 22% изолятов, не образующих зоны гидролиза на среде с трибутирином, и наибольшее количество таковых (50%) — среди штаммов третьей группы, отличающихся скудным спороношением. Все исследованные штаммы *B. bassiana* выделяют внеклеточную протеазу. Активность изолятов различна, однако взаимосвязи между интенсивностью спороношения культур и их протеолитической активностью не обнаружено. Штаммы *P. fumoso-roseus* в отно-

Таблица 1
Ферментативная активность штаммов
B. bassiana

Штам- мы	ПА	ЛА	Штаммы	ПА	ЛА
Первая группа			Вторая группа		
1	1,44	1,87	14	1,20	1,00
1-33	1,21	1,18	98	1,32	1,00
11	1,32	1,92	13	1,24	1,09
56	1,25	1,54	33	1,29	1,10
38	1,55	1,86	10	1,12	1,23
8	1,20	1,63	1-1	1,36	1,00
35	1,42	1,42	107	1,27	1,00
81	1,24	1,57	117	1,47	1,23
4	1,32	1,94	1-44	1,55	1,08
2-1	1,49	1,69	57	1,24	1,21
120	1,55	1,79	97	1,36	1,23
19	1,55	1,50	23	1,26	1,35
Вторая группа			104	1,42	1,12
36	1,42	1,36	92	1,31	1,21
1-34	1,25	1,24	25	1,28	1,33
7	1,59	1,47	Третья группа		
11-1	1,17	1,25	15	1,87	1,08
1-39	1,21	1,20	108	1,28	1,00
1-43	1,37	1,20	106	1,27	1,00
17	1,28	1,00	111	1,38	1,00
53	1,37	1,00	1-42	1,53	1,27
12	1,17	1,31	1-41	1,35	1,00
67	1,38	1,28	1-36	1,13	1,14
22	1,25	1,29	99	1,33	1,00
100	1,33	1,22	30	1,28	1,31
20	1,34	1,22	1-18	1,44	1,07
9	1,21	1,18			
101	1,31	1,05			
18	1,65	1,29			
85	1,16	1,17			
24	1,33	1,00			
58	1,35	1,33			
55	1,29	1,00			
2	1,29	1,77			

Примечание. В табл. 1, 2 ПА — протеолитическая активность; ЛА — липолитическая активность

более низкую, чем у остальных штаммов. Гибель облепиховой моли в лабораторных условиях достигла 59,0—59,2% (при 3,8% в контроле).

Испытанные изоляты *P. fumoso-roseus* обнаружили высокую вирулентность по отношению к тест-насекомым (гибель 86,7—98,1% в лабораторных опытах и 80,5% — в полевых). Штамм 1-29, имеющий низ-

шении ферментативной активности довольно однородны (см. табл. 2). В целом они менее активны по протеазе, но с более высокой липолитической активностью, чем штаммы *B. bassiana*.

Для оценки вирулентности отобрано десять штаммов *B. bassiana*, в том числе восемь активных по протеазе и липазе, два (14, 15) — активных лишь по протеазе, и три штамма *P. fumoso-roseus*, из которых два активны в отношении обоих ферментов, а один (1-29) с низкой протеолитической, но высокой липолитической активностью. Штаммы протестированы на гусеницах облепиховой моли и боярышницы.

Результаты опытов выявили взаимосвязь между липолитической активностью штаммов и их вирулентностью (табл. 3). Восемь штаммов *B. bassiana*, активных по липазе, вызвали высокую гибель тест-насекомых как в лабораторных (81,7—96,7% при 3,8—6,7% в контроле), так и в полевых опытах (70,5—76,2% при 19,9% в контроле). Отличались от них два штамма (14 и 15) с липолитической активностью 1,00 и 1,08. Несмотря на разную протеазную активность (1,20 и 1,87), они показали одинаковую вирулентность, значительно бо-

Таблица 2

Ферментативная активность штаммов *P. fumoso-roseus*

Штам- мы	ПА	ЛА	Штам- мы	ПА	ЛА	Штам- мы	ПА	ЛА
1-19	1,12	1,35	1-12	1,10	1,57	6-1	1,17	1,44
1-14	1,14	1,41	1-35	1,13	1,41	1-4	1,10	1,28
7	1,11	1,27	1-29	1,08	1,71	1-11	1,38	1,43
1-6	1,21	1,52	1,26	1,43	1,64	1-25	1,13	1,53
1-24	1,10	1,38	66	1,10	1,46	1-10	1,25	1,37
46	1,11	1,38	26	1,10	1,48	1-8	1,11	1,36
110	1,15	1,23	52	1,11	1,45	51	1,25	1,60
1-15	1,12	1,34	1-17	1,14	1,44	6	1,24	1,46
1-28	1,08	1,31	1-23	1,12	1,32			

Таблица 3
Гибель тест-насекомых (%) при заражении их штаммами *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*

Вид гриба	Штаммы	Лабораторные опыты		Полевые опыты
		<i>Gelechia hippo- phaelea</i>	<i>Aporia crataegi</i>	<i>Gelechia hippophaela</i>
<i>B. bassiana</i>	11	95,2±2,1	96,7±2,3	76,2±1,4
	1	93,3±2,4	96,7±2,3	74,8±1,7
	4	92,4±2,7		
	7	90,5±2,9		
	11-1	90,5±2,9	86,7±4,4	74,5±1,7
	120	88,6±3,1		
	1-36	83,8±3,6	81,7±5,0	70,5±2,0
	1-33	82,9±3,7		
	14	59,2±4,9		
	15	59,0±4,8		
<i>P. fumoso-roseus</i>	1-29	98,1±1,3		
	1-26	94,3±2,3	86,7±4,4	80,5±1,2
	110	93,4±2,4		
Контроль		3,8±1,9	6,7±3,2	19,9±1,2

кую протеолитическую (1,08), но высокую липолитическую (1,71) активность, вызвал такую же высокую гибель тест-насекомых, как и два других штамма, активных в отношении обоих ферментов (разница между вариантами недостоверна). Таким образом, полученные данные указывают на наличие корреляции липолитической активности с вирулентностью.

Такую же зависимость установили Парн и Сегретэн [13] для *B. tenella* (Delacr.) Siem. Штаммы, вирулентные по отношению к личинкам майского западного хруща (*Melolontha melolontha* L.), обладали липолитической активностью. Таковой не имели слабовирулентные штаммы, вызвавшие гибель менее 32% вредителя. В отношении протеазы авторами подобной зависимости не отмечено. С помощью гистологических исследований кутикулы гусениц пчелиной огневки (*Galleria mellonella* L.) и тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.), зараженных грибом *Entomophthora coronata* (Cost.) Kevork., в местах внедрения грифов обнаружена положительная реакция на липазу [7].

Исследованиями В. А. Павлюшина [16] показано, что вирулентные штаммы *B. bassiana* продуцируют внеклеточные эстеразы и протеазы. У штаммов, неактивных по вышеуказанным ферментам, наблюдается низкий уровень вирулентности. Имеются данные, что вирулентные штаммы энтомопатогенных грибов, в том числе *B. bassiana*, выделяют в культуральную жидкость минимальное по сравнению с маловирулентными штаммами количество аминного азота, но показывают наибольшую протеолитическую активность в пленке [4].

Инфективность энтомопатогенных грибов определяется тремя факторами: 1) устойчивостью к ингибирующему действию покровов насекомых, обусловленному главным образом наличием в них кутикулярных липидов [21—25 и др.], 2) образованием аппрессориев и «рифальных тел проникновения» [26—30] и 3) ферментативной активностью.

Робинсон [28] показал, что возбудители микозов насекомых проникают через экзокутанулу путем механического давления, через эндокутикулу — с помощью выделяемых ферментов. Каждый патоген имеет характерный для него потенциал метаболизма, позволяющий ему вырабатывать специфические энзимы, которые подвергают разложению оп-

ределенные вещества в инфицированных тканях. Наши исследования показали, что вирулентные штаммы *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* обладают липолитической активностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследована ферментативная активность грибов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*, являющихся возбудителями микозов облепиховой моли в Бурятской АССР. Оба вида продуцируют внеклеточные протеазу и липазу. Отмечено штаммовое различие в отношении ферментативной активности. Прослеживается взаимосвязь между интенсивностью спороношения изолятов *B. bassiana* и их липолитической активностью. Изоляты с обильным спороношением наиболее активны. Все изученные штаммы *B. bassiana* (58) выделяют внеклеточную протеазу и 33 штамма — липазу. Изоляты *P. fumoso-roseus* (26) более однородны по ферментативной активности. Они имеют в целом более низкую протеолитическую, но более высокую липолитическую активность по сравнению со штаммами *B. bassiana*.

Изучена вирулентность десяти штаммов *B. bassiana* и трех штаммов *P. fumoso-roseus*. Установлена прямая зависимость между липолитической активностью штаммов и их вирулентностью. Полученные данные могут быть использованы для отбора активных форм энтомопатогенных грибов.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
2/1 1979

ЛИТЕРАТУРА

- Huber J. Untersuchungen zur Physiologie insektentötenden Pilze.— Arch. Mikrobiol., 1958, 29, N 3, s. 257—276.
- Claus L. Untersuchungen über die Chitinasewirkung des insektentötenden Pilzes *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.— Arch. Mikrobiol., 1961, 40, N 1, s. 17—46.
- Gordon T. C., Schwartz J. H. The fungus *Beauveria tenella*.— Science, 1962, 138, p. 1265—1266.
- Велицкая И. С. Ферментативная активность некоторых энтомопатогенных грибов.— Тр. ВИЗР, 1963, вып. 19, с. 187—192.
- Benz G. Physiopathology and histochemistry. In: Insect Pathology, Ed. by E. Steinhilber, N. Y.— London, Acad. Press., 1, 1963, p. 299—338.
- Gabriel B. P. Enzymatic activities of some Entomophthorous fungi.— Invert. Pathology, 1968, 11, N 1, p. 70—81.
- Gabriel B. P. Histochemical study of the insect cuticle infected by the fungus *Entomophthora coronata*.— Invert. Pathology, 1968, 11, N 1, p. 81—89.
- Leopold H., Samšijnáková. Quantitative estimation of chitinase and several other enzymes in the fungus *Beauveria bassiana*.— Invert. Pathology, 1970, 15, N 1, p. 34—42.
- Ratault C., Vey A. Production d'esterases et de N-acétyl — β -D-glucosaminidase dans le tégument du coléoptère *Oryctes thiniceros* par le champignon.— Entomophaga, 1977, 22, N 3, p. 289—294.
- Павлюшин В. А., Евлахова А. А. Получение мутантов с протеолитической активностью и их значение в селекции энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* Тез. докл. на 3-ем съезде Всесоюз. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Л., 1977, с. 63.
- Samšijnáková A., Mišíková S. Enzyme activities in certain entomophagous representatives of Deuteromycetes (Moniliales) in relationship to the virulence.— Česka Mykol., 1973, 27, N 1, p. 55—68.
- Сикура А. И., Бевзенко Т. М. Активность некоторых ферментов гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. в условиях глубинного культивирования.— Микология и фитопатология, 1974, 8, вып. 1, с. 65—67.
- Paris S., Segretain G. Caractères physiologiques de *Beauveria tenella* en rapport avec la virulence de souches de ce champignon pour la larve du Hanneton commun, *Melolontha melolontha*.— Entomophaga, 1975, 20, N 2, p. 135—138.
- Николаев А. Н. Изучение вирулентности мутантов *Beauveria bassiana* с измененной активностью амилаз и протеаз.— В кн.: Микробиологические методы защиты растений. Кишинев, 1976, с. 88—89.

- Павлюшин В. А. Ферментативная активность энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. как фактор вирулентности.— В кн.: Микробиологические методы защиты растений. Кишинев, 1976, с. 104—105.
- Павлюшин В. А. Ферментативная активность и вирулентность энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill.— Микология и фитопатология, 1977, 11, вып. 4, с. 283—288.
- Samšijnáková A. e. a. The effect of some entomophagous fungi on the Colorado beetle and their enzyme activity.— Bull. Acad. Pol. Sci., ser. biol., 1977, 25, N 8, p. 521—526.
- Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Возбудители микозов облепиховой моли в Бурятской АССР.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 57—61.
- Sherman B. D. A guide to the identification of the genera of Bacteria. Baltimore, Maryland, 1967.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., Изд-во МГУ, 1970.
- Sussman A. S. Studies of an insect mycosis. 1. Host and pathogen ranges.— Mycologia, 1951, 43, N 3, p. 338—350.
- Sussman A. S. Studies of an insect mycosis. 2. Etiology of the disease.— Mycologia, 1951, 43, N 4, p. 423—429.
- Koidsumi K. Antifungal action of cuticular lipids in insects.— Insect. Physiol., 1957, 1, N 1, p. 40—51.
- Kawase S. Protocatechuic acid in the integument of the silkworm.— Nature, 1958, 181, p. 1350—1351.
- Евлахова А. А., Шехурин Т. А. Противогрибное действие кутикулы вредной черепашки.— Докл. АН СССР, 1963, 148, № 4, с. 977—978.
- Zacharuk R. Y. Fine structure of the fungus *Metarrhizium anisopliae* infecting three species of larval Elateridae (Coleoptera). III. Penetration of the host integument.— Invert. Pathology, 1971, 15, N 3, p. 372—396.
- Zacharuk R. Y. Penetration of the cuticular layers of elaterid larvae (Coleoptera) by the fungus *Metarrhizium anisopliae* and notes on a bacterial invasion.— Invert. Pathology, 1973, 21, N 1, p. 101—106.
- Robinson R. K. Studies on penetration of insect integument by fungi.— PANS (Sect. B.), 1966, 12, N 2—3, p. 131—142.
- Madelin M. F., Robinson R. K., Williams R. J. Appressoriumlike structures in insect parasitizing Deuteromycetes.— Invert. Pathology, 1967, 9, N 3, p. 404—412.
- Berisford Y. C., Tsao C. H. Appressoria formation by *Aspergillus parasiticus* on Bagworm cuticle.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1975, 68, N 6, p. 1111—1112.

Т. К. Калвиш, Р. Д. Санжимитупова

DEFINITION OF VIRULENCE OF THE MYCOSE AGENTS OF GELECHIA HIPPOPHAELLA SCHRK.

Fungi *B. bassiana* and *P. fumoso-roseus* are the mycose agents of *Gelechia hippophaella* Schrk. in Buryat ASSR region. They exude extracellular secrets — protease and lipase. The right dependence between of lipolytic active of strains and there virulence was established.

УДК 612.017.11+612.112.94+616.003.96

Л. В. ДЕВОЯНО, Л. С. ЕЛИСЕЕВА, М. А. ЧЕПДО,
Н. Б. МОРОЗОВА, Е. Л. АЛЬПЕРИНА

Т- И В-ЛИМФОЦИТЫ В КРОВИ У ЛЮДЕЙ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ К НОВЫМ КЛИМАТО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМ УСЛОВИЯМ

В связи с расширяющейся сферой производственной деятельности человека в различных климато-географических условиях и необходимостью трансмеридиальных перелетов представляется важным изучение его иммунологического статуса при подобных перемещениях и изменении условий среды. Иммунологическая реактивность у людей в процессе адаптации к горным и к иным климатическим условиям, в на-

стоящее время в основном определяется по устойчивости к заболеваниям [1], по колебаниям факторов неспецифической резистентности [2—4]. Вместе с тем в последнее время обосновано значение Т- и В-систем иммунитета для формирования иммунной реакции и существуют методы, позволяющие определить в крови у человека Т- и В-лимфоциты по их способности образовывать розетки с эритроцитами барана.

Цель настоящего исследования — изучение изменений в циркуляции Т- и В-клеточных популяций у людей при перемещении в горы и сдвиге поясного времени.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение динамики Т- и В-лимфоцитов в крови 15 чел. в возрасте 20—49 лет проводилось в течение 3 дней подряд в июне 1975—1977 гг. на одном рабочем месте (Новосибирск — контроль) и в 3 экспедициях на 2, 3, 4, 10 и 20 дни после перемещения в горы (июль 1975 г. — Памир, 2500 м над ур. м., климат сухой, жаркий; июль 1977 г. — Алтай, 2600 м над ур. м. климат континентальный, близкий по характеристикам к Новосибирскому) и на Южно-Курильские о-ва (август 1976 г. — климат муссонный, временной сдвиг 4 ч). Е. D. Carosella [5] выделяет возрастную группу 16—49 лет как дающую более стабильные показатели спонтанного розеткообразования. В течение трех лет обследовались в основном одни и те же лица в условиях обычной для них производственной деятельности. Учитывая данные о суточных колебаниях Т- и В-лимфоцитов [6], забор крови у людей проводился в одно и то же время суток: через 1—1,5 ч после завтрака.

Лимфоциты Т- и В-популяций выявлялись по их способности образовывать розетки с эритроцитами барана. В основу анализа положен метод W. M. Lau с соавторами [7], по которому В-лимфоциты идентифицируются на основе присутствия на их поверхности рецептора для C_3 компонента комплемента. В качестве комплемента использовалась сыворотка морской свинки [8]. Исходя из необходимости применения метода в экспедиционных условиях, Л. С. Елисеева предложила модификацию, позволившую для определения Т-лимфоцитов (Е-РОК) и В-лимфоцитов (ЕАС-РОК) использовать очень небольшой объем крови (не менее 0,3 мл), который можно было получать не из вены, как это обычно делается при определении Е-РОК и ЕАС-РОК, а из пальца.

Кровь набирается в укороченную 1—2-миллилитровую пипетку, предварительно смоченную раствором желатина с гепарином (4 капли гепарина на 1 мл 10%-ного желатина), перемешивается на часовом стекле, снова набирается в ту же пипетку (без воздуха). Кончик пипетки запаивается расплавленным сургучом (впоследствии легко снимается) и в вертикальном положении помещается на 45 мин в термостат при 37°C. Отстоявшаяся плазма переносится пастеровской пипеткой в центрифужные конические пробирки и центрифугируется 5 мин при 1000 об/мин. Полученный осадок после трехкратного отмывания раствором Хэнкса (10 мин при 1000 об/мин) ресуспендируется в 2—4 капли раствора Хэнкса и делится (по каплям) на 2 равные части для определения Е- и ЕАС-РОК.

Для выявления Е-РОК используются 2%-ные баряни эритроциты. Для тестирования ЕАС-РОК 2%-ные эритроциты инкубируются 30 мин при 37°C с равным объемом стандартной гемолитической сыворотки в разведении 1:6000, затем после осаждения, однократного отмывания и ресуспендирования в исходном объеме повторно инкубируются 30 мин при 37°C с половинным объемом разведенного в 120 раз стандартного лиофилизированного комплемента. По окончании контакта взвесь центрифугируется, однократно отмывается и ресуспендируется в первоначальном объеме.

Приготовленные для определения Е- и ЕАС-РОК 2%-ные эритроциты добавляются по 1 капле к лимфоцитарным взвесям. Проба, в которой оставляется на 18 ч при +4°C, вторая проба для определения ЕАС-РОК центрифугируется (3 мин при 1000 об/мин) и немедленно просматривается с применением фазово-контрастной оптики. Прежде чем сусудалить большую часть надосадочной жидкости (оставить 1—2 капли), затем весь остаток взвеси наносят на предметное стекло рядом с каплей вазелинового масла и накрывают покровным стеклом.

Подсчитывалось число розеток на 100 лимфоцитов. Розеткой считалась клетка с прилипшими к ней 3 и более эритроцитами. В связи с известными индивидуальными колебаниями Т- и В-лимфоцитов у здоровых людей [9—14] число розеток было нормировано. За единицу для каждого испытуемого принимался средний показатель, полученный в результате контрольного 3-дневного обследования в Новосибирске. Это позволило оперировать отклонением от средних показателей, свойственных каждому обследуемому в обычных условиях, и облегчило сопоставление результатов. При статистической обработке проведены оценка достоверности средней арифметической и дисперсионный анализ, при котором определялась дисперсия, характеризующая колебание показателей за счет воздействия определяющих условий в пределах исследуемой группы людей [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных показал, что относительное количество В- и Т-лимфоцитов у обследуемых лиц в Новосибирске колебалось в пределах величин, известных в литературе [16—18]: для В-клеток от 1 до 35, для Т-клеток — от 2 до 71. Е- и ЕАС-РОК, определяемые в норме и выраженные в виде нормированных показателей, представляют собой довольно стабильную картину для Т-лимфоцитов 0,8—1,1 и для В-лимфоцитов 0,6—1,3. Следует отметить, что проводимые ежегодно контрольные обследования у одних и тех же лиц давали подобные результаты (табл. 1). Выявлено, что при перемещении в горные условия с различным климатом и при трансмеридиальных перелетах существенное уменьшение количества Т-лимфоцитов наблюдалось в период с 4-го по 10-й день после прибытия на место (см. табл. 1). В отличие от Т-лимфоцитов число В-лимфоцитов увеличивалось по сравнению с контрольными показателями на равнине в Новосибирске (табл. 2).

Необходимо отметить, что при повторном попадании группы тех же лиц в горы изменения в показателях Е- и ЕАС-РОК более кратковременны, чем при первичном пребывании в горах. Так, снижение числа Е-РОК в 1975 г. наблюдалось с 4-го по 10-й день, а в 1977 г. — только на 10 день. При рассмотрении ЕАС-РОК прослеживается тенденция к увеличению нормированного показателя В-лимфоцитов уже со 2 дня пребывания группы в горах, но лишь на 20 день это увеличение является значимым. При повторном же попадании в горы число ЕАС-РОК сильно возрастает уже в начальный период адаптации человека к новым условиям, а к 10 дню показатели В-лимфоцитов снижаются до уровня контроля в Новосибирске. Такую динамику в изменении числа Т- и В-лимфоцитов можно объяснить исходя из представлений о создании в процессе адаптации человека к измененным условиям новых программ реагирования организма на изменения внешней среды, которые впоследствии могут реализовываться при предъявлении тех же условий [19].

Следует обратить внимание, что в первые дни (2—4-й) пребывания испытуемых в горах значительно нарастает в группе дисперсия

стоящее время в основном определяется по устойчивости к заболеваниям [1], по колебаниям факторов неспецифической резистентности [2—4]. Вместе с тем в последнее время обосновано значение Т- и В-систем иммунитета для формирования иммунной реакции и существуют методы, позволяющие определить в крови у человека Т- и В-лимфоциты по их способности образовывать розетки с эритроцитами барана.

Цель настоящего исследования — изучение изменений в циркуляции Т- и В-клеточных популяций у людей при перемещении в горы и сдвиге поясного времени.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение динамики Т- и В-лимфоцитов в крови 15 чел. в возрасте 20—49 лет проводилось в течение 3 дней подряд в июне 1975—1977 гг. на одном рабочем месте (Новосибирск — контроль) и в 3 экспедициях на 2, 3, 4, 10 и 20 дни после перемещения в горы (июль 1975 г. — Памир, 2500 м над ур. м., климат сухой, жаркий; июль 1977 г. — Алтай, 2600 м над ур. м. климат континентальный, близкий по характеристикам к Новосибирскому) и на Южно-Курильские о-ва (август 1976 г. — климат муссонный, временной сдвиг 4 ч). Е. D. Carosella [5] выделяет возрастную группу 16—49 лет как дающую более стабильные показатели спонтанного розеткообразования. В течение трех лет обследовались в основном одни и те же лица в условиях обычной для них производственной деятельности. Учитывая данные о суточных колебаниях Т- и В-лимфоцитов [6], забор крови у людей проводился в одно и то же время суток: через 1—1,5 ч после завтрака.

Лимфоциты Т- и В-популяций выявлялись по их способности образовывать розетки с эритроцитами барана. В основу анализа положен метод W. M. Lau с соавторами [7], по которому В-лимфоциты идентифицируются на основе присутствия на их поверхности рецептора для C_3 компонента комплемента. В качестве комплемента использовалась сыворотка морской свинки [8]. Исходя из необходимости применения метода в экспедиционных условиях, Л. С. Елисеева предложила модификацию, позволившую для определения Т-лимфоцитов (Е-РОК) и В-лимфоцитов (ЕАС-РОК) использовать очень небольшой объем крови (не менее 0,3 мл), который можно было получать не из вены, как это обычно делается при определении Е-РОК и ЕАС-РОК, а из пальца.

Кровь набирается в укороченную 1—2-миллилитровую пипетку, предварительно смоченную раствором желатина с гепарином (4 капли гепарина на 1 мл 10%-ного желатина), перемешивается на часовом стекле, снова набирается в ту же пипетку (без воздуха). Кончик пипетки запаивается расплавленным сургучом (впоследствии легко снимается) и в вертикальном положении помещается на 45 мин в термостат при 37°C. Отстоявшаяся плазма переносится пастеровской пипеткой в центрифужные конические пробирки и центрифугируется 5 мин при 1000 об/мин. Полученный осадок после трехкратного отмывания раствором Хэнкса (10 мин при 1000 об/мин) ресуспендируется в 2—4 каплях раствора Хэнкса и делится (по каплям) на 2 равные части для определения Е- и ЕАС-РОК.

Для выявления Е-РОК используются 2%-ные бараньи эритроциты. Для тестирования ЕАС-РОК 2%-ные эритроциты инкубируются 30 мин при 37°C с равным объемом стандартной гемолитической сыворотки в разведении 1:6000, затем после осаждения, однократного отмывания и ресуспендирования в исходном объеме повторно инкубируются 30 мин при 37°C с половинным объемом разведенного в 120 раз стандартного лиофилизированного комплемента. По окончании контакта взвесь центрифугируется, однократно отмывается и ресуспендируется в первоначальном объеме.

Приготовленные для определения Е- и ЕАС-РОК 2%-ные эритроциты добавляются по 1 капле к лимфоцитарным взвесям. Проба, в которую оставляется на 18 ч при +4°C, вторая проба для определения ЕАС-РОК центрифугируется (3 мин при 1000 об/мин) и немедленно просматривается с применением фазово-контрастной оптики. Прежде чем сусуспендировать клеточные взвеси для микроскопирования, необходимо удалить большую часть надосадочной жидкости (оставить 1—2 капли), затем весь остаток взвеси наносят на предметное стекло рядом с каплей вазелинового масла и накрывают покровным стеклом.

Подсчитывалось число розеток на 100 лимфоцитов. Розеткой считалась клетка с прилипшими к ней 3 и более эритроцитами. В связи с известными индивидуальными колебаниями Т- и В-лимфоцитов у здоровых людей [9—14] число розеток было нормировано. За единицу для каждого испытуемого принимался средний показатель, полученный в результате контрольного 3-дневного обследования в Новосибирске. Это позволило оперировать отклонением от средних показателей, свойственных каждому обследуемому в обычных условиях, и облегчило сопоставление результатов. При статистической обработке проведены оценка достоверности средней арифметической и дисперсионный анализ, при котором определялась дисперсия, характеризующая колебание показателей за счет воздействия определяющих условий в пределах исследуемой группы людей [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных показал, что относительное количество В- и Т-лимфоцитов у обследуемых лиц в Новосибирске колебалось в пределах величин, известных в литературе [16—18]: для В-клеток от 1 до 35, для Т-клеток — от 2 до 71. Е- и ЕАС-РОК, определяемые в норме и выраженные в виде нормированных показателей, представляют собой довольно стабильную картину для Т-лимфоцитов 0,8—1,1 и для В-лимфоцитов 0,6—1,3. Следует отметить, что проводимые ежегодно контрольные обследования у одних и тех же лиц давали подобные результаты (табл. 1). Выявлено, что при перемещении в горные условия с различным климатом и при трансмеридиальных перелетах существенное уменьшение количества Т-лимфоцитов наблюдалось в период с 4-го по 10-й день после прибытия на место (см. табл. 1). В отличие от Т-лимфоцитов число В-лимфоцитов увеличивалось по сравнению с контрольными показателями на равнине в Новосибирске (табл. 2).

Необходимо отметить, что при повторном попадании группы тех же лиц в горы изменения в показателях Е- и ЕАС-РОК более кратковременны, чем при первичном пребывании в горах. Так, снижение числа Е-РОК в 1975 г. наблюдалось с 4-го по 10-й день, а в 1977 г. — только на 10 день. При рассмотрении ЕАС-РОК прослеживается тенденция к увеличению нормированного показателя В-лимфоцитов уже со 2 дня пребывания группы в горах, но лишь на 20 день это увеличение является значимым. При повторном же попадании в горы число ЕАС-РОК сильно возрастает уже в начальный период адаптации человека к новым условиям, а к 10 дню показатели В-лимфоцитов снижаются до уровня контроля в Новосибирске. Такую динамику в изменении числа Т- и В-лимфоцитов можно объяснить исходя из представлений о создании в процессе адаптации человека к измененным условиям новых программ реагирования организма на изменения внешней среды, которые впоследствии могут реализовываться при предъявлении тех же условий [19].

Следует обратить внимание, что в первые дни (2—4-й) пребывания испытуемых в горах значительно нарастает в группе дисперсия

Таблица 1
Е-РОК в крови у людей при перемене климато-географических условий

Год	Место обследования	Е-РОК по дням обследования (нормированный показатель, $M \pm m$)									
		1	2	3	2	3	4	10	20		
1975	Новосибирск (контроль I) Памир (2500 м) р I **	1,0 ± 0,19	0,9 ± 0,07	1,1 ± 0,13	0,8 ± 0,26 > 0,2	1,0 ± 0,10 > 0,5	0,4 ± 0,11 < 0,05	0,6 ± 0,20 < 0,05	1,4 ± 0,28 > 0,05		
1976	Новосибирск (контроль II) Южно-Курильские острова р II	1,0 ± 0,78	1,0 ± 0,14	1,0 ± 0,14	0,9 ± 0,24 > 0,5	1,1 ± 0,24 > 0,2	0,6 ± 0,12 < 0,05	1,1 ± 0,34 > 0,5	1,1 ± 0,14 > 0,1		
1977	Новосибирск (контроль III) Алтай (2600 м) р III	1,1 ± 0,02	0,8 ± 0,07	1,1 ± 0,08	1,3 ± 0,17 > 0,2		1,0 ± 0,20 > 0,5	0,5 ± 0,16 < 0,01	0,9 ± 0,2 > 0,5		

** Средняя арифметическая ± стандартная ошибка средней арифметической, полученная в экспедиции, по сравнению с соответствующим контролем.

Таблица 2
ЕАС-РОК в крови людей при перемене климато-географических условий

Год	Место обследования	ЕАС-РОК по дням обследования (нормированный показатель, $M \pm m$)									
		1	2	3	2	3	4	10	20		
1975	Новосибирск (контроль — I) Памир (2500 м) р I **	1,1 ± 0,15	1,3 ± 0,17	0,6 ± 0,13	1,1 ± 0,30	1,0 ± 0,31 > 0,5	1,4 ± 0,33 > 0,1	1,5 ± 0,26 > 0,1	1,7 ± 0,29 = 0,02		
1976	Новосибирск (контроль II) Южно-Курильские острова р II	1,0 ± 0,08	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,1	1,6 ± 0,5 > 0,2	0,9 ± 0,3 > 0,5	1,0 ± 0,2 > 0,2	0,9 ± 0,2 > 0,5	0,7 ± 0,2 > 0,1		
1977	Новосибирск (контроль III) Алтай (2600 м) р III	1,1 ± 0,19	1,1 ± 0,09	0,8 ± 0,1	2,4 ± 0,6 < 0,01		3,0 ± 0,5 < 0,01	1,0 ± 0,17 > 0,2	1,0 ± 0,1 > 0,2		

** Средняя арифметическая ± стандартная ошибка средней арифметической, полученная в экспедиции, по сравнению с соответствующим контролем.

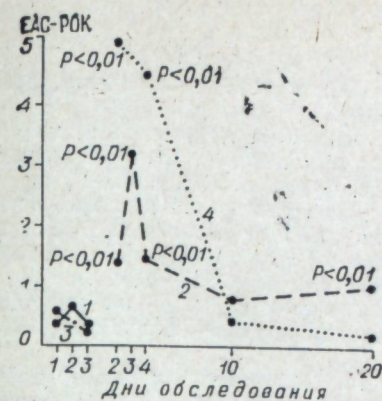


Рис. 1. Дисперсия показателей ЕАС-РОК в процессе адаптации к горным условиям.
1 — Новосибирск, 1975 г., 2 — Памир (2500 м) 1975 г., 3 — Новосибирск, 1977 г., 4 — Алтай (2500 м), 1977 г.

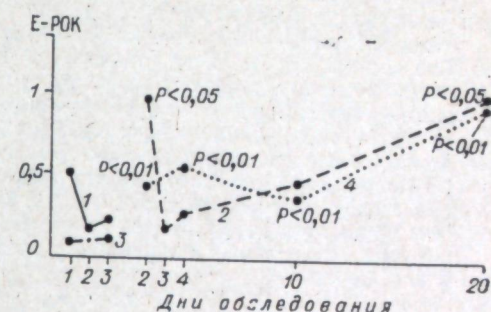


Рис. 2. Дисперсия показателей Е-РОК в процессе адаптации к горным условиям.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

показателей ЕАС-РОК (рис. 1), но к 10-му дню дисперсия снижается до уровня нормы. На Курильских островах дисперсия ЕАС-РОК отличается от контроля только на 2-й день после прибытия. Нарастание дисперсии числа Е-РОК в группе после прибытия в горы может сохраняться в течение 3 нед. (рис. 2). В условиях смены поясного времени отмечено увеличение дисперсии количества Т-лимфоцитов с 3-го по 10-й день.

При анализе индивидуальных показателей было выявлено 4 человека, у которых в горных условиях оказалось однонаправленное изменение в количестве Т- и В-лимфоцитов, однако при контрольном обследовании образование у них Е-РОК и ЕАС-РОК не отличалось какими-либо особенностями. У некоторых лиц эпизодически обнаруживались розетки с нейтрофилами, закономерности их появления установить не удалось.

В настоящее время большинство исследователей считают, что розеткообразование является показателем активности лимфоцитов, расценивают его как специфический процесс и предлагают этот метод для серийного обследования больных [20—22]. Так, показано снижение числа спонтанных розеток у больных лейкозом до 0—5,1% [23, 24], повышение — при ревматоидном артрите [21]. В исследованиях Е. С. Белозерова с соавторами [25] наблюдалось снижение Т-РОК до 5,6%, а В-РОК до 9,2% у больных вирусным гепатитом. При выздоровлении содержание Т- и В-лимфоцитов повышалось.

Таким образом, хотя еще нет единодушия в оценке этого сравнительно нового метода иммунологических исследований, существуют, однако, убедительные данные о колебаниях числа розеткообразующих клеток в зависимости от состояния человека. В связи с этим наши данные об изменении численности и динамики Т- и В-популяций лимфоцитов в крови людей в период адаптации человека к измененным климато-географическим условиям могут расцениваться как отклонение иммунобиологической резистентности от нормы в процессе адаптации. В заключение следует отметить, что, несмотря на различные условия, к которым происходила адаптация, изменения в числе Т- и В-лимфоцитов были одинаковыми, что свидетельствует об общности механизмов перестройки иммунной системы при действии различных факторов внешней среды.

Институт физиологии
СФАН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
5/III 1979

1. Митропольский А. М., Коцюбинский Н. Н., Калуженко Р. К. Изменения периферической крови у здоровых мужчин в разных климато-географических условиях.—Лаб. дело, 1975, № 9, с. 526—530.
2. Васильев Н. В., Воротилкина Н. И. Некоторые методические аспекты изучения состояния неспецифического иммунитета у человека в условиях высокогорья.—В кн.: Клинические проблемы высокогорья. Душанбе, 1974, с. 316—319.
3. Коляда Т. И. Динамика факторов неспецифического иммунитета в раннем периоде адаптации человека к климато-географическим условиям Заполярья. Тез. докл. II Всесоюз. конф. по адаптации человека к различным географическим, климатическим и производственным условиям, т. I. Новосибирск, 1977, с. 227—228.
4. Ташпулатов Р. Ю., Гусева Е. В., Евдокимов В. В. Показатели клеточного и гуморального иммунитета у полярников Антарктиды.—Микробиол., 1976, № 1, с. 76—81.
5. Carosella E. D., Mocharho K., Braun M. Rosette-forming T-cells in human peripheral blood at different ages.—Cell. Immunol., 1974, v. 12, N 2, p. 323—325.
6. Шергин С. М., Поваженко А. А. Суточные ритмы содержания Т- и В-лимфоцитов в периферической крови человека.—В кн.: Адаптация и проблемы общей патологии, т. 3. Новосибирск, 1974, с. 115—116.
7. Lay W. M., Mendes N. P., Bianco C., Nussenzweig V. Binding of sheep red blood cells to a large population of human lymphocytes.—Nature, 1971, v. 230, p. 531—532.
8. Лозовой В. П., Шергин С. М., Поваженко А. А. Содержание Т- и В-лимфоцитов в периферической крови здорового человека.—Бюл. exper. биол., 1976, т. 82, № 7, с. 872—874.
9. Лебедев К. А., Петров Р. В., Лопухин Ю. М. и др. Количественная характеристика Т- и В-системы иммунитета у здоровых людей разных возрастных групп.—Микробиол., 1977, № 2, с. 130—134.
10. Alexopoulos C., Babis P. Age dependence of T lymphocytes.—Lancet, 1976, N 7956, p. 425.
11. Brain P., Narston R. M. Rosette formation by human T and B lymphocytes.—Eur. J. Immunol., 1973, v. 3, N 1, p. 6—9.
12. Cohnen G., Augener W., Reuter A., Brittenger G. Peripheral blood T and B lymphocytes in men in different age groups.—Z. Immun. tatsforsch., 1975, v. 149, N 5, p. 463—468.
13. Whittingham S., Mackay R. Rosette formation by human thymocytes.—Cell. Immunol., 1973, v. 6, p. 362.
14. Wybran J., Carr M. C., Fudenberg H. H. The human rosette-forming cell as a marker of a population of thymus derived cells.—J. clin. Invest., 1972, v. 51, p. 2537.
15. Рокицкий Н. Ф. Биологическая статистика. Минск, Высшая школа, 1973.
16. Новиков Д. К., Новикова В. И. Выявление розеткообразующих Т- и В-лимфоцитов и других лейкоцитов в крови человека.—Лаб. дело, 1976, № 12, с. 735—738.
17. Astaldi E., Lisiswicz Y., Yalcin B., Cichecki T. Current studies on lymphocyte immunological functions.—Boll. Ist. Sierot. Milan., 1972 (1973), v. 51, N 5—6, p. 379—392.
18. Viggo G. Technical aspects of the rosette technique for detecting human circulating B and T lymphocytes.—Scand. Haematol., 1974, v. 13, N 5, p. 361—369.
19. Ильюченко Р. Ю. Тез. докл. II Всесоюз. конф. по адаптации человека к различным географическим, климатическим и производственным условиям, т. II. Новосибирск, 1977, с. 12—14.
20. Гриневич Ю. А. Кинетика образования розеток клетками крови и небных миндалин больных хроническим тонзиллитом при взаимодействии с сенсibilизированными эритроцитами барана in vitro.—Микробиол., 1974, № 1, с. 97—101.
21. Космиади Г. А. Применение реакции спонтанного розеткообразования для определения тимусзависимых лимфоцитов у человека.—Ж. микробиол., 1974, № 10, с. 99—102.
22. Wybran J., Fudenberg M. How clinically usefull is T and B cell quantitation.—Ann. Inter. Med., 1974, v. 80, N 6, p. 765—767.
23. Петров Р. В., Стенина М. А., Лебедев К. А. Особенности оценки количества Т-лимфоцитов и других розеткообразующих клеток в крови здоровых и больных людей.—Бюл. exper. биол. и мед., 1976, т. 81, № 2, с. 197—199.
24. Loni S., Ambrogio F., Luvisi P. F. e. a. La formazione delle rosette spontanee da parte dei limfociti umani del sangue periferico.—Folia. allergol., 1971, v. 18, N 3, p. 215—223.
25. Белозеров Е. С., Архипов Р. С., Сакандыков Б. Б., Шабалин В. В. Динамика Т- и В-лимфоцитов у больных вирусным гепатитом.—Клин. медицина, 1976, т. 54, № 11, с. 24—26.

T- AND B-LYMPHOCYTES IN THE PROCESS OF ADAPTATION TO THE NEW CLIMATIC-GEOGRAPHIC CONDITIONS IN MEN

The state of T- and B-cellular populations in healthy people at the age of 20 to 49 years in the process of adaptation to new climatic-geographic conditions has been studied. A modified method of spontaneous rosette-formation, allowing to get blood from finger, that is convenient in the expeditionary conditions, has been used for determination of T- and B-Lymphocytes. Variations of T- and B-rosette-formation in new climatic geographic conditions have been found. Data obtained are explained as deviation from normal immunobiological reactivity of organism in the process of adaptation.

УДК 612.616.31—06 : 612.822.2 : 577.175.522/523

Е. В. НАУМЕНКО, Л. И. СЕРОВА, Л. А. КОЛЕСНИКОВА

АДРЕНОРЕЦЕПТОРЫ ГИПОТАЛАМУСА, СВЯЗАННЫЕ С ЭНДОКРИННОЙ ФУНКЦИЕЙ ГИПОФИЗАРНО-СЕМЕННИКОВОГО КОМПЛЕКСА

В опытах по внутрижелудочковому введению адrenomиметиков установлен активирующий эффект дофамина [1—4], норадреналина [1, 5] и изопропилнорадреналина [5] на гипофизарно-половой комплекс. Однако при попытке выявить локализацию дофаминовых механизмов, связанных с функцией гипофизарно-половой системы, получены неожиданные результаты. Оказалось, что, несмотря на присутствие в меднобазальном гипоталамусе дофаминсодержащих нейронов, выявить их связь с гипофизарно-половой функцией не удалось [4]. Дофаминовые рецепторы, возбуждение которых сопровождалось активацией эндокринной функции мужской половой железы, были обнаружены не в гипофизотропной зоне гипоталамуса, а в других областях промежуточного мозга [6]. Таким образом, можно думать, что дофамин не является тем катехоламином, который способен непосредственно участвовать в выделении гонадолиберина. Вопрос же о роли в этом процессе адренергических механизмов остается открытым, так как в литературе мы не встретили сведений о возможной локализации в меднобазальном гипоталамусе адренорецепторов, связанных с функцией гипофизарно-половой системы, хотя показано высокое содержание норадреналина в ядрах гипоталамической области [7].

Цель данной работы — выявление локализации в гипоталамусе адренорецепторов, связанных с функцией гипофизарно-полового комплекса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперименты проводили в декабре — апреле на самцах крыс линии Вистар, весом 200—300 г. За 3—4 дня до опыта под нембуталовым наркозом (35 мг/кг веса тела) животным вживляли металлические микроканиюли в медиальную часть переднего (передние гипоталамические ядра), среднего (вентромедиальные и нижняя часть дорзомедиальных ядер) и заднего (преаммилярные ядра) отделов гипоталамуса. Кроме того, в переднем гипоталамусе микроканиюли были вживлены в латеральную его часть.

Для возбуждения α - и β -адренорецепторов применяли соответственно норадреналин или изопропилнорадреналин. Препараты в дозе

10 мкг вводили в 0,001 мл физиологического раствора. Непосредственно перед введением рН вводимых растворов доводили до 6,3—6,4. Контрольным животным вводили физиологический раствор при том же рН и в том же объеме. Через 1 ч после введения животных декапитировали. О функции гипоталамо-гипофизарно-семенникового комплекса судили по концентрации в плазме периферической крови тестостерона, который определялся флюориметрически [8].

После опыта головной мозг фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине, на замораживающем микротоме приготавливали срезы мозга, которые сразу же фотографировали. Локализацию кончика капиоли на фотоотпечатках определяли с помощью атласа промежуточного мозга крысы [9]. При статистической обработке результатов использовали критерий Стьюдента t .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Локальное введение норадреналина в гипоталамус вызвало через 1 ч отчетливое повышение в крови уровня тестостерона. Однако стимулирующий эффект выявляется только в случаях введения норадреналина в медиальную часть переднего, среднего или заднего отделов гипоталамической области. В то же время активация отсутствовала после введения этого амина в латеральную часть переднего гипоталамуса. Сходное влияние имело место после локального введения изопропилнорадреналина (см. таблицу). Следовательно, стимуляция как α -, так и β -адренорецепторов медиобазального гипоталамуса сопровождалась активацией гипофизарно-полового комплекса.

Обращает на себя внимание, что введение как норадреналина, так и изопропилнорадреналина в один и тот же отдел гипоталамуса вызвало сходный по выраженности эффект. В свое время уже была отмечена аналогичная закономерность при внутрижелудочковом введении этих веществ [5]. Отсутствие существенных различий между степенью действия вводимых локально веществ на уровень тестостерона в крови может наводить на мысль о том, что распределение α - и β -адренорецепторов, связанных с регуляцией функции гипоталамо-гипофизарно-

семенникового комплекса, в медиальных отделах гипоталамической области сходное.

Следует отметить, что стимулирующий эффект как изопропилнорадреналина, так и норадреналина оказался наибольшим при введении этих препаратов в задний гипоталамус. Уровень тестостерона в крови увеличивался при таких условиях в 2,5—3 раза соответственно. Это может объясняться тем, что активация адренорецепторов заднего гипоталамуса оказывает более выраженное влияние на функцию гипофизарно-семенниковой системы, чем возбуждение адренорецепторов переднего и среднего гипоталамуса. Однако мы не можем исключить и влияние сезонных факторов, так как в передний и средний гипоталамус препараты вводили в декабре—феврале, тогда как в задний—в апреле. Между тем ранее было установлено [5], что чувствительность α - и β -адренорецепторов, связанных с эндокринной функцией гипоталамо-гипофизарно-семенникового комплекса, зависит от сезонных факторов. В зимний период порог чувствительности этих адренорецепторов значительно выше, чем в весенне-летний.

Таким образом, несмотря на то, что катехоламины принимают участие в регуляции функции гипоталамо-гипофизарно-половой системы, можно предполагать, что их роль в этом неодинакова. В то время как дофамин не оказывает, по-видимому, непосредственного влияния на выделение гонадолиберина (4), для норадреналина медиобазального гипоталамуса такая возможность не исключена.

ВЫВОДЫ

1. В медиальной части переднего, среднего и заднего отделов гипоталамической области содержатся α - и β -адренорецепторы, связанные с эндокринной функцией гипоталамо-гипофизарно-семенникового комплекса.
2. Их возбуждение сопровождается активацией эндокринной функции мужской половой железы.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/IV 1979

Влияние локального введения 10 мкг норадреналина или изопропилнорадреналина на содержание тестостерона в плазме периферической крови крыс

Локализация капиоли	Вводимое вещество	Тестостерон плазмы крови, мкг % ($M \pm m$)	Число животных	p^*
Передний гипоталамус	Физиол. раствор	$0,23 \pm 0,040$	4	
	Норадреналин	$0,44 \pm 0,054$	11	$<0,01$
	Изопропилнорадреналин	$0,54 \pm 0,020$	6	$<0,001$
Латеральная часть	Норадреналин	$0,26 \pm 0,033$	5	$>0,1$
	Изопропилнорадреналин	$0,25 \pm 0,060$	4	$>0,1$
Средний гипоталамус	Физиол. раствор	$0,32 \pm 0,023$	5	
	Норадреналин	$0,52 \pm 0,078$	7	$<0,05$
	Изопропилнорадреналин	$0,49 \pm 0,038$	6	$<0,005$
Задний гипоталамус	Физиол. раствор	$0,37 \pm 0,021$	4	
	Норадреналин	$1,10 \pm 0,227$	4	$<0,02$
	Изопропилнорадреналин	$0,90 \pm 0,089$	4	$<0,001$

* По сравнению с соответствующим контролем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Schneider N. P. G., McCann S. M. Mono- and indolamines and control of LH secretion.— *Endocrinology*, 1970, v. 86, p. 1127—1133.
2. Kamheri I. A., Mical R. S., Porter J. C. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines and indolamines on LH release.— *Endocrinology*, 1970, v. 87, p. 1—12.
3. Kamheri I. A., Mical R. S., Porter J. C. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines on FSH release.— *Endocrinology*, 1971, v. 88, p. 1003—1011.
4. Науменко Е. В., Серова Л. И., Маслова Л. Н. Об участии дофаминовых рецепторов мозга в активации функции мужских половых желез.— *Пробл. эндокринолог.*, 1971, 1, с. 67—70.
5. Науменко Е. В., Колесникова Л. А. Сезонные различия в чувствительности катехоламиновых рецепторов головного мозга, связанных с эндокринной функцией гипофизарно-семенникового комплекса.— *Пробл. эндокринолог.*, 1977, 5, с. 48—51.
6. Науменко Е. В., Серова Л. И. Дофаминовые рецепторы промежуточного мозга, связанные с эндокринной функцией гипофизарно-семенниковой системы.— *Пробл. эндокринолог.*, 1975, 6, с. 53—56.
7. Palkovits M. a. o. Norepinephrine and dopamine content of hypothalamic nuclei of the rat.— *Brain Res.*, 1974, v. 77, p. 137—149.
8. Обут Т. А. Определение тестостерона в плазме периферической крови с использованием тонкослойной хроматографии и флюориметрии в красной области спектра.— *Лаб. дело*, 1974, 6, с. 351—353.
9. Сентаготан Я., Флеркс Б., Халас, Меш Б. Гипоталамическая регуляция передней части гипофиза. Будапешт, 1965.

HYPOTHALAMIC ADRENORECEPTORS, CONNECTED WITH ENDOCRINE FUNCTION OF HYPOPHYSEAL-TESTICULAR COMPLEX

The local injections of noradrenaline or isopropilnoradrenaline into the medial part of anterior, middle or posterior hypothalamus resulted in significant increase of testosterone level in peripheral blood. When these substances were administered in the lateral part of the anterior hypothalamus, there was no any significant effect on testis' function.

It was concluded that the medial part of hypothalamic area contains α - and β -adrenoreceptors whose excitation stimulates the endocrine function of hypophyseal-testicular complex.

УДК 612.616.31—06 : 612.822.2 : 577.175.522/523

Л. А. КОЛЕСНИКОВА, Л. И. СЕРОВА

ОБ УЧАСТИИ ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ АДРЕНОРЕЦЕПТОРОВ В РЕГУЛЯЦИИ УРОВНЯ ТЕСТОСТЕРОНА В КРОВИ КРЫС

Работы ряда исследователей показали участие катехоламинов в регуляции функций гипоталамо-гипофизарно-половой системы. Установлено, что центральное введение дофамина и норадреналина, а также адrenomиметиков в третий желудочек мозга приводит к повышению количества гонадотропных гормонов гипофиза [1, 2] и тестостерона [3, 4] в плазме периферической крови. Вместе с тем есть основания предполагать, что активация эндокринной функции семенников может быть вызвана возбуждением не только центральных, но и периферических адренорецепторов. На эту мысль наводят опыты на перфузируемых семенниках собак [5] и данные, продемонстрировавшие присутствие адренергических окончаний в секреторных волокнах репродуктивного тракта самок морских свинок [6]. Цель настоящей работы — изучение участия периферических адренорецепторов в регуляции уровня тестостерона в крови крыс.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В экспериментах использовали самцов крыс линии Вистар весом 200—300 г. Под легким эфирным наркозом у животных удаляли гипофиз [7]. После опыта проводили визуальную ревизию области турецкого седла с целью определения полноты удаления железы. В работе представлены данные, полученные на животных с полностью удаленным гипофизом.

Для активации периферических преимущественно α -адренорецепторов применяли нафтизин, для стимуляции периферических преимущественно β -адренорецепторов — новодрин [8]. Препараты вводили внутривенно в дозе по 5 мг/кг веса тела. Для специфической стимуляции эндокринной функции семенников подопытным животным внутривенно вводили по 20 ЕД хорионического гонадотропина. В аналогичных условиях контрольным животным в тех же объемах вводили физиологический раствор. Спустя 3 сут после гипофизэктомии через периферическую кровь флюориметрическим методом [9] определяли концентрацию тестостерона, которая служила показателем эндокринной функции семенников. При статистической обработке результатов использовали критерий Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента представлены в таблице.

Через 1 ч после внутрибрюшинного введения интактным животным нафтизина и новодрина, возбуждающих соответственно α - и β -адренорецепторы, уровень тестостерона в плазме периферической крови увеличивался в 2 раза. Следовательно, применяемые нами дозы препаратов достаточно эффективны для того, чтобы вызвать активацию эндокринной функции мужской половой железы. Вместе с тем при таком способе введения разделить периферический и центральный эффект при тестостерона у подопытных животных могло быть результатом активации не только периферических, но и центральных адренорецепторов. Тем более, что ранее было установлено присутствие в головном мозге активацией тормональной функции мужской половой железы [4]. Поэтому для дифференцирования эффектов возбуждения центральных и периферических адренорецепторов следующие серии опытов проводили на гипофизэктомизированных животных.

Через 72 ч после гипофизэктомии уровень тестостерона в крови подопытных животных по сравнению с интактным контролем достоверно и значительно падал. Введение в этих условиях хорионического гонадотропина приводило через 1 ч к резкому повышению концентрации тестостерона у подопытных животных. Результаты этих опытов свидетельствуют о том, что семенники гипофизэктомизированных крыс остаются функционально активными. Они способны к усилению секреции мужского полового гормона в ответ на специфическую стимуляцию хорионическим гонадотропином.

Введение стимуляторов адренорецепторов на фоне гипофизэктомии дало неоднозначные результаты. Нафтизин через 1 ч после внутрибрюшинного введения отчетливо увеличивал содержание тестостерона

Содержание тестостерона в плазме периферической крови ($M \pm m$) интактных и гипофизэктомизированных самцов белых крыс через 1 ч после введения препаратов

Серия опытов	Вводимые препараты	Уровень тестостерона, мкг %	p
Интактные	Физиологич. раствор	$0,50 \pm 0,027$ (12)	
	Нафтизин	$1,15 \pm 0,182$ (8) I	0,002 *
	Физиологич. раствор	$0,58 \pm 0,022$ (9)	
Интактные	Новодрин	$1,09 \pm 0,115$ (14)	0,001 *
	Физиологич. раствор	$0,76 \pm 0,070$ (6)	
Гипофизэктомизированные	То же	$0,35 \pm 0,050$ (4)	0,001 **
	Хорионический гонадотропин	$1,71 \pm 0,334$ (6)	0,005 *
Интактные	Физиологич. раствор	$0,56 \pm 0,045$ (6)	
	То же	$0,32 \pm 0,010$ (9)	0,001 **
Гипофизэктомизированные	Нафтизин	$0,45 \pm 0,044$ (10)	0,02 *
	Новодрин	$0,33 \pm 0,030$ (10)	0,1 *

Примечание. В скобках указано число животных; * — по сравнению с соответствующим контролем; ** — по сравнению с введением физиологического раствора интактным животным.

в крови гипофизэктомированных животных. Таким образом, стимуляция α -адренорецепторов нафтизином как у интактных, так и у гипофизэктомированных животных сопровождалась повышением концентрации мужского полового гормона в крови. Однако у интактных животных в ответ на введение этого препарата уровень тестостерона увеличивался на 100%, в то время как при введении той же дозы животным с удаленным гипофизом — лишь на 50%. Следовательно, нафтизин, по-видимому, оказывает смешанный эффект: его действие на эндокринную функцию семенников связано с возбуждением как периферических, так и центральных α -адренорецепторов.

В отличие от нафтизина, новодрин не оказывал заметного влияния, и концентрация мужского полового гормона у гипофизэктомированных самцов через 1 ч после его введения не отличалась от контрольного уровня. Этот факт свидетельствовал о том, что активирующее действие новодрина не связано с прямой стимуляцией β -адренорецепторов семенников и для его проявления необходима целостность всей гипоталамо-гипофизарно-половой системы. Поэтому можно полагать, что периферически вводимый новодрин активировал эндокринную функцию семенников, стимулируя β -адренорецепторы головного мозга. Это соответствует данным об активирующем действии новодрина, вводимого в третий желудочек головного мозга на уровень тестостерона [4]. Следовательно, в отличие от эффекта возбуждения α -адренорецепторов стимуляция периферических β -адренорецепторов не сказалась на эндокринной функции семенников. Можно думать, что секреторные симпатические волокна семенников индуцируют секрецию тестостерона в результате того, что выделяющийся во время передачи нервного импульса норадреналин возбуждает α -адренорецепторы.

Наши результаты частично соответствуют данным, полученным при перфузии семенников собак веществами, возбуждающими α - и β -адренорецепторы [5]. Как и в опытах этого автора, возбуждение периферических α -адренорецепторов сопровождалось стимуляцией эндокринной функции семенников. Однако в наших опытах активация периферических β -адренорецепторов не вызвала повышения уровня тестостерона в крови. Такое различие в результатах трудно объяснить в настоящее время, хотя не исключено, что оно связано с видовыми особенностями подопытных животных.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/IV 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Kamheri I. A., Mical R. S., Porter J. C. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines and indolamines on LH release.— *Endocrinology*, 1970, 87, p. 1—12.
2. Kamheri I. A., Mical R. S., Porter J. C. Effect of anterior pituitary perfusion and intraventricular injection of catecholamines on FSH release.— *Endocrinology*, 1971, 88, p. 1003—1011.
3. Naumenko E. V., Serova L. I. Diencephalic dopamine receptors and regulation pituitary-testicular system.— *Brain Res.*, 1976, 110, p. 537—545.
4. Науменко Е. В., Колесникова Л. А. Сезонные различия в чувствительности катехоламиновых рецепторов головного мозга, связанных с эндокринной функцией гипофизарно-семенникового комплекса.— *Пробл. эндокрин.*, 1977, 5, с. 48—51.
5. Eik-Ness N. B. An effect of isoproterenol on rates of synthesis and secretion of testosterone.— *Amer. J. Physiol.*, 1969, 217, p. 1764—1775.
6. Svensson K. G. a. o. Ultrastructural evidence for adrenergic innervation of the interstitial gland in the guinea pig ovary.— *Neuroendocrinology*, 1975, 17, p. 40—47.
7. Gay V. L. A stereotaxic approach to transauricular hypophysectomy in the rat.— *Endocrinology*, 1967, 81, p. 1174—1179.
8. Аничков С. В. Избирательное действие медиаторных средств. Л., Медицина, 1974.
9. Обут Т. А. Определение тестостерона в плазме периферической крови с использованием тонкослойной хроматографии в флюориметрии в красной области спектра.— *Лабор. дело*, 1974, 6, 351—353.

L. A. Kolesnikova, L. I. Serova

ON THE ROLE OF PERIPHERAL ADRENORECEPTORS IN THE REGULATION OF TESTOSTERONE LEVEL IN THE RAT'S BLOOD

Intraperitoneal injections of naftizine, which facilitates predominantly α -adrenoreceptors, and novodrine, activating mainly β -adrenoreceptors, to the intact male rats produced a significant rise in plasma testosterone level.

The stimulatory effect of naftizine remained in hypophysectomized animals and disappeared, when novodrine was administered under the same conditions.

It was concluded that excitation of peripheral α -, but not β -adrenoreceptors stimulate the endocrine function of rat's testis.

УДК 575.5.612.65

И. И. ЛОБАЧЕВА

СОДЕРЖАНИЕ СЕРОТОНИНА И 5-ОКСИИНДОЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ В МОЗГЕ МЫШЕЙ ЛИНИИ BALB/cLac В РАННЕМ ОНТОГЕНЕЗЕ

В настоящее время широко известно участие серотонина мозга в регуляции таких важных функций организма, как деятельность желез внутренней секреции, механизмы сна, сложные формы поведения [1, 2]. Несомненно интересно поэтому изучить развитие серотонинергической системы мозга. Ряд работ по онтогенезу серотонина в центральной нервной системе уже выполнен на крысах [3, 4]. Однако гораздо более удобный объект для исследования некоторых функций серотонина, например для генетического анализа роли серотонина, — линейные мыши — сравнительно мало изучены.

В нашей работе определялось содержание серотонина и его основного метаболита — 5-оксииндолуксусной кислоты в мозге мышей одной из наиболее широко используемых линий — BALB/cLac в раннем онтогенезе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Опыты проведены на мышах линии BALB/cLac в летний период. Исследованы самцы и самки на 1, 4, 8, 12 и 16-й день их постнатальной жизни, а также взрослые животные. В каждом возрастном периоде использовали от 2 до 5 пометов. Забой животных проводили между 9 и 10 часами утра. Мышей декапитировали сразу же после взятия из гнезда, выделяли и взвешивали большие полушария, ствол мозга (промежуточный, средний и задний мозг) и мозжечок. Содержание серотонина и 5-оксииндолуксусной кислоты в стволе и полушариях определяли флюориметрическим методом [5]. У одно- и четырехдневных животных выделенные отделы мозга из-за малых размеров соединяли по два.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вес мозга у новорожденных мышей очень быстро нарастал (рис. 1), составляя у однодневных 21%, а к 16-му дню уже 85% от веса мозга взрослых животных. Кривые изменения веса ствола и полушарий имели разный характер. В течение первых 16 дней жизни мышей полушария увеличивались в весе в два раза быстрее, чем ствол.

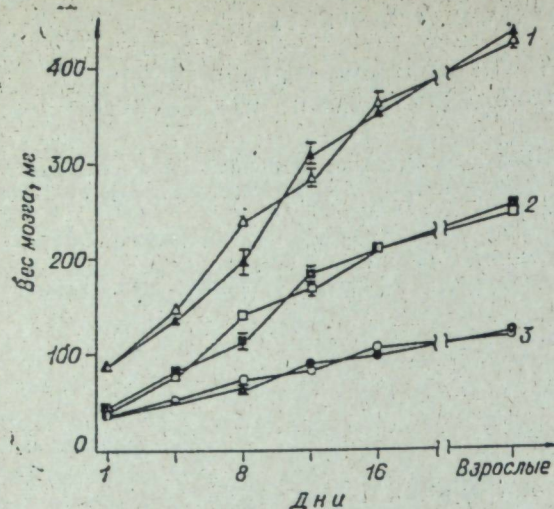


Рис. 1. Вес ствола (3), полушарий (2) и целого мозга (1) мышей линии BALB/cLac в раннем онтогенезе.

На рис. 1—2 зачерненные символы — самки, светлые — самцы.

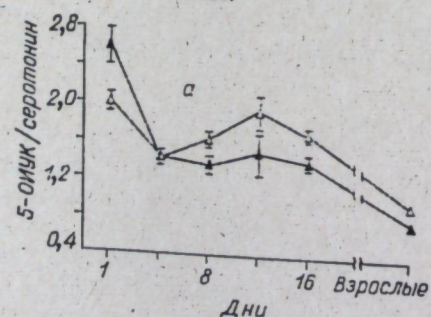
увеличивалось содержание метаболита между 8-м и 12-м днем жизни ($p < 0,02$), в то время как у самок подъем был более пологим.

Катаболический коэффициент, определяемый отношением концентрации метаболита к уровню серотонина, был высоким у однодневных мышат, к 4-му дню уменьшался ($p < 0,001$) и далее у самок оставался на таком уровне по 16-й день, свидетельствуя о том, что концентрации серотонина и 5-ОИУК увеличивались параллельно. У самцов за счет резкого увеличения содержания метаболита на 12-й день параллельность возрастания концентрации серотонина и 5-ОИУК несколько нарушалась.

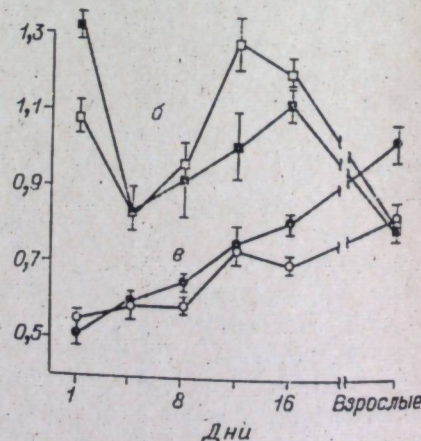
В полушариях содержание серотонина (см. таблицу) в течение исследуемого периода раннего онтогенеза незначительно колебалось, оставаясь ниже уровня взрослых. Так, у 16-дневных самок оно составляло 65%, а у самцов — 70% от концентрации серотонина у зрелых животных.

Динамика изменений содержания 5-ОИУК в полушариях у самцов и самок несколько различна. У новорожденных самок наблюдался гораздо более высокий уровень метаболита по сравнению с 4-дневными ($p < 0,001$), он превышал и значения, характерные для взрослых животных. У самцов имела место только тенденция к снижению концентрации 5-ОИУК на 4-й день по сравнению с новорожденными. В даль-

Рис. 2. Серотонин (в), 5-оксииндолуксусная кислота (б) в мкг/г и катаболический коэффициент (а) в стволе мозга мышей линии BALB/cLac в раннем онтогенезе.



Содержание серотонина в стволе мозга однодневных мышат (рис. 2) было низким: 51% от уровня взрослых у самок, 66% у самцов. По мере развития мышей содержание серотонина быстро увеличивалось, не достигая однако к 16-му дню уровня взрослых животных. Несколько другая динамика отмечена при изучении содержания в стволе мозга 5-оксииндолуксусной кислоты (5-ОИУК). Высокий уровень 5-ОИУК у однодневных, превосходивший концентрацию в стволе взрослых животных на 66% у самок и на 34% у самцов, снижался к 4-му дню, а затем вновь поднимался. У самцов резко



Серотонин, 5-оксииндолуксусная кислота (5-ОИУК) и катаболический коэффициент в полушариях мозга мышей линии BALB/cLac ($M \pm m$)

Возраст животных, дни	Кол-во опытов	Серотонин, мкг/г	5-ОИУК, мкг/г	Катаболический коэффициент (5-ОИУК/серотонин)
Самки				
1	5	$0,29 \pm 0,019$	$0,43 \pm 0,034$	$1,5 \pm 0,18$
4	6	$0,31 \pm 0,031$	$0,21 \pm 0,025$	$0,7 \pm 0,06$
8	9	$0,32 \pm 0,017$	$0,33 \pm 0,049$	$1,0 \pm 0,12$
12	13	$0,34 \pm 0,023$	$0,26 \pm 0,038$	$0,9 \pm 0,18$
16	17	$0,31 \pm 0,013$	$0,33 \pm 0,015$	$1,1 \pm 0,06$
Взрослые	10	$0,47 \pm 0,017$	$0,29 \pm 0,015$	$0,6 \pm 0,03$
Самцы				
1	10	$0,33 \pm 0,024$	$0,31 \pm 0,052$	$0,9 \pm 0,14 *$
4	7	$0,27 \pm 0,020$	$0,22 \pm 0,020$	$0,8 \pm 0,10$
8	11	$0,28 \pm 0,011$	$0,27 \pm 0,016$	$0,9 \pm 0,04$
12	27	$0,33 \pm 0,017$	$0,34 \pm 0,020 *$	$1,2 \pm 0,13$
16	19	$0,27 \pm 0,007 *$	$0,35 \pm 0,021$	$1,3 \pm 0,07 *$
Взрослые	9	$0,38 \pm 0,015 *$	$0,32 \pm 0,019$	$0,9 \pm 0,08 *$

* Различия с самками достоверны.

нейшем содержание метаболита почти не менялось, только на 12-й день в полушариях и в стволе мозга самцов происходил подъем его уровня ($p < 0,02$). Изменения катаболического коэффициента в полушариях были подобны изменению 5-ОИУК.

Различия по полу мышей между исследованными параметрами обнаружены у животных в возрасте 1, 12 и 16 дней. Как в стволе, так и в полушариях у 12-дневных самцов более высокая концентрация 5-ОИУК ($p < 0,05$ для обоих отделов). На 16-й день жизни у самцов найдено меньшее содержание серотонина ($p < 0,01$ для ствола и $p < 0,02$ для полушарий), но больший катаболический коэффициент ($p < 0,01$ и $p < 0,05$ соответственно). Различия по полу в раннем онтогенезе имели тот же самый характер, что и у взрослых животных: содержание серотонина в стволе и полушариях у взрослых самцов ниже, чем у самок ($p < 0,01$ для обоих отделов), а показатель катаболизма выше ($p < 0,05$ для ствола и для полушарий).

ОБСУЖДЕНИЕ

При определении содержания серотонина обнаружен различный характер созревания серотонинергической системы в разных отделах мозга. Концентрация серотонина в стволе быстро нарастала в течение первых 16 дней жизни мышей, в то время как в полушариях содержание этого индоламина не претерпевало существенных изменений, оставаясь на 20—30% ниже уровня взрослых. По-видимому, в стволе мозга в это время происходит увеличение активности ферментов синтеза серотонина и/или уменьшение его распада, а это последнее должно отразиться на уровне 5-ОИУК, так как она составляет до 90% всех метаболитов серотонина [6]. Определение содержания 5-ОИУК показало, что ее концентрация в стволе мозга с 4-го по 16-й день также увеличивается, причем более или менее выражена параллельность роста содержания серотонина и продукта его распада. Пропорциональное возрастание концентрации серотонина и его метаболита позволяет объяснить подъем уровня серотонина повышением активности ферментов его синтеза, а не уменьшением его распада.

В полушариях, где расположены окончания серотонинергических нейронов, каких-либо существенных изменений ни в синтезе, ни в катаболизме серотонина с 4-го по 16-й день жизни животных, по-видимому,

не происходит, так как не обнаруживается рост содержания серотонина, не вырисовывается четко динамика 5-ОИУК. Возможно, однако, что интенсивность созревания серотонинергической системы в полушариях и в стволе мозга одна и та же, но за счет значительно более быстрого нарастания веса полушарий содержание серотонина и его метаболита на единицу веса ткани этого отдела не меняется.

Следует отметить очень высокое содержание 5-ОИУК в отделах мозга однодневных мышат по сравнению с 4-дневными. На основании данных о том, что, во-первых, серотонинергическая система может реагировать на стресс изменением обмена [7] и, во-вторых, что основная эндокринная система организма, осуществляющая стресс-реакцию, — гипофизарно-надпочечниковая — реагирует уже у новорожденных крыс на определенные виды стресса [8], можно полагать, что большая концентрация метаболита у однодневных мышат, а следовательно, и более интенсивный обмен, чем у 4-дневных животных, связаны с их реакцией на стресс, вызванный новыми условиями жизни.

Исследованная нами динамика изменения содержания серотонина и 5-ОИУК в стволе и полушариях мышей линии BALB/cLac, в общем, совпадает с таковой у мышей линии CFW, описанной Бейкером и Хоффом [9, 10]. Однако достаточно строго сравнивать наши данные нельзя, так как эти исследователи не разделяли животных по полу, в то время как мы обнаружили четкие половые различия в содержании серотонина и 5-ОИУК.

При разделении животных по полу проявились различия между самцами и самками в функционировании серотонинергической системы в раннем онтогенезе, причем эти различия носили один и тот же характер для обоих отделов мозга. Так, в стволе и полушариях 12-дневных самцов концентрация метаболита была выше, чем у самок, а в возрасте 16 дней мы отметили у самцов меньшее содержание серотонина. Можно думать, что у 12-дневных самцов обмен серотонина происходит более интенсивно по сравнению с самками того же возраста, так как большая концентрация 5-ОИУК у них свидетельствует, очевидно, об увеличении и синтеза, и распада серотонина. У 16-дневных самцов, по-видимому, несколько ослаблен синтез этого биогенного амина.

Наши данные хорошо согласуются с работами ряда исследователей, выполненными на крысах, в которых описаны половые различия в уровне серотонина и активности МАО у 10—14-дневных животных [11—13].

Мы полагаем, что различия по полу в содержании серотонина и 5-ОИУК в отделах мозга мышей обусловлены разницей в соотношении половых гормонов у самцов и самок в первые дни жизни, так как показано [11—12], что в раннем постнатальном онтогенезе существует критический период в развитии серотонинергической системы, когда она чувствительна к балансу половых гормонов.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/II 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Науменко Е. В., Попова Н. К. Серотонин и мелатонин в регуляции эндокринной системы. Новосибирск. 1975. 218 с.
2. Попова Н. К., Науменко Е. В., Колпаков В. Г. Серотонин и поведение. Новосибирск, 1978. 304 с.
3. Bennett D. S., Giarman N. J. Schedule of appearance of 5-hydroxytryptamine (serotonin) and associated enzymes in the developing rat brain.— J. Neurochemistry, 1965, 12, p. 273—295.
4. Loison L. A. The postnatal ontogeny of monoamine-containing neurons in the central nervous system of the albino rat.— Brain Res., 1972, 40, p. 395—418.

5. Curzon G., Green A. Rapid method for determination of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyindoleacetic acid in small regions of rat brain.— Brit. J. Pharmacol., 1970, 39, p. 653—655.
6. Weissbach H. a. o. In vivo metabolism of serotonin and tryptamine: effect of monoamine oxydase inhibition.— J. Pharmacol. and Exptl. Therap., 1961, 131, p. 26—30.
7. Bliss E., Ailion J., Zwanziger J. Metabolism of norepinephrine, serotonin and dopamine in rat brain with stress.— J. Pharmacol. and Exptl. Therap., 1968, 164, p. 122—134.
8. Halmeyer G. C. a. o. Response of the adrenal cortex of the neonatal rat after subjection to stress.— Nature, 1966, 212, p. 1371—1373.
9. Baker P. C., Hoff K. M. Maturation of 5-hydroxytryptamine levels in various brain regions of the mouse from 1 day postpartum to adulthood.— J. Neurochemistry, 1972, 19, p. 2011—2015.
10. Baker P. C., Hoff K. M., Smith M. D. The maturation of monoamine oxydase and 5-hydroxyindoleacetic acid in regions of the mouse brain.— Brain Res., 1974, 65, p. 255—264.
11. Ladosky W., Gaziri L. C. J. Brain serotonin and sexual differentiation of the nervous system.— Neuroendocrinol., 1970, 6, p. 168—174.
12. Guilian A., Pohoresky L. A., McEwen B. C. Effects of gonadal steroids upon brain 5-hydroxytryptamine levels in the neonatal rat.— Endocrinol., 1973, 3, p. 1329—1335.
13. Gaziri L. C. J., Ladosky W. Monoamine oxydase variation during sexual differentiation.— Neuroendocrinol., 1973, 12, p. 249—256.

I. I. Lobatcheva

5-HYDROXYTRYPTAMINE AND 5-HYDROXYINDOLEACETIC ACID LEVELS IN THE BRAIN OF BALB/cLac MICE IN EARLY ONTOGENESIS

The levels of 5-hydroxytryptamine (5-HT) and 5-hydroxyindoleacetic acid (5-HIAA) were determined in hemispheres and brain stem of BALB/cLac mice on 1, 4, 8, 12 and 16-th days of their postnatal life and in adult animals.

It has been shown that there is characteristic dynamics of 5-HT and its metabolite levels. A very high 5-HIAA concentration was found on the 1 postnatal day of animals life. It was suggested that this intensified 5-HT catabolism could be a reaction to the stress of delivery. Sex differences in 5-HT and 5-HIAA content were marked during early ontogenesis: on the 12-th day of life males' brain stem and hemispheres had more intensive 5-HT turnover and on the 16-th day a lower 5-HT level than those of females.

УДК 612.45+577.4+577.8

Т. А. ОБУТ, З. Я. ГИЗАТУЛИН, А. С. СОРОКИН,
Н. Д. ЛУЦЕНКО, Л. М. БЕЛОВА, Г. С. ЯКОБСОН

ОБ АКТИВАЦИИ СЕТЧАТОЙ ЗОНЫ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКОВ И ЕЕ РЕГУЛЯЦИИ У САМОК КРЫС ПРИ МНОГОКРАТНО ПОВТОРЯЮЩЕМСЯ СТРЕССОВОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

В ранее опубликованных работах показано, что андрогены играют важную роль в индивидуальной адаптации организма к хронически действующим факторам как регуляторы анаболических процессов. У самцов крыс при этом существенное значение принадлежит гонадам [1—4]. Помимо семенников, андрогены в организме секретируются сетчатой зоной коры надпочечников [5]. Поскольку в женском организме андрогенная функция обуславливается в значительной мере сетчатой зоной надпочечников, то она явилась предметом нашего исследования у самок и самцов крыс при их адаптации к многократно повторяющимся купаниям в воде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводили на самках и самцах белых крыс весом около 200 г. Животных купали в воде по 20 мин в день при 36°C на протяжении 21 дня, без плавательной нагрузки, в качестве чрезвычайного (стрессового) воздействия. Забой животных декапитацией проводили через 1 сут после окончания курса купаний. Надпочечные железы извлекали, фиксировали в жидкости Лилли, проводили через спирт-хлороформ, заключали в парафин. Срезы толщиной 3—5 мк окрашивали гематоксилин-эозином и толлуидиновым синим. Ширину зон и диаметры ядер и ядрышек измеряли с помощью винтового окуляра-микрометра. Измерения ширины зон проводили на 3 препаратах от каждой группы животных, в каждом срезе делали по 6 измерений. Диаметры ядер и ядрышек измеряли в 50 клетках сетчатой зоны у каждого животного. Объемы ядер и ядрышек рассчитывали по формуле эллипса.

Содержание общего аминокислотного азота определяли в плазме периферической крови [6]. Биосинтез 11-оксикортикостероидов (11-ОКС) надпочечниками крыс *in vitro* [7] исследовали в 2 этапа по 30 мин: преинкубация и инкубация — со сменой среды между ними. Содержание 11-ОКС в среде измеряли флюориметрически.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные табл. 1 свидетельствуют о том, что вследствие проведенного курса купаний у самок произошло достоверное ($p = 0,05$) расширение сетчатой зоны коры надпочечников, не отмечаемое у самцов, при одинаковых исходных показателях у тех и других животных. Изменения в ядерно-ядрышковом аппарате имеют те же тенденции, но менее выраженные, возможно, в связи с определенной этапностью их развития в компенсаторном процессе [8]. Кроме того, у самок и самцов крыс под влиянием купаний наблюдается уплотнение клеток и расширение капилляров в сетчатой зоне коры надпочечников.

Следовательно, в результате многократно повторяющихся купаний крыс в воде у самок проявляется активация сетчатой зоны коры надпочечников — источника анаболических стероидов, у самцов это явление почти не выражено. Видимо, у самцов необходимую активность анаболических процессов в организме обеспечивают гонадальные андрогены, наличие которых в свою очередь может тормозить развитие сетчатой зоны коры надпочечников по так называемому feedback-механизму. Это предположение согласуется с данными других авторов [9], отмечавших в опытах на собаках, что у самок продукция андростендиона корой надпочечников *in vitro* выше, чем у самцов, а также [10] более высокую активность 3 β -ол-дегидрогеназы в сетчатой зоне коры надпочечников у самок крыс в сопоставлении с самцами.

Одним из показателей, отражающих равновесие кatabолических и анаболических процессов в организме, является содержание общего аминокислотного азота в плазме крови. Данные табл. 2 свидетельствуют о достоверном повышении содержания общего аминокислотного азота в плазме крови и у самок и у самцов крыс вследствие

Таблица 1
Изменение ширины сетчатой зоны коры надпочечников, объема ядер и ядрышек ($M \pm m$) в ее клетках у самок и самцов крыс под влиянием многократно повторяющихся купаний в воде

Группа животных	Ширина зоны, мк	Объемы, мк ³	
		ядер	ядрышек
Самки			
Контрольная Водная	117±6,9	56,0±6,8	2,4±0,4
	146±8,4	70,9±7,5	2,8±0,4
Самцы			
Контрольная Водная	123±8,2	58,4±10,1	2,3±0,4
	132±6,3	61,8±8,0	2,4±0,4

проведенного курса купаний, а следовательно, об интенсивном распаде белков и катаболизме. Наблюдается достаточно сильный стрессовый эффект процедур на животных. Складывается впечатление, что достигнутое активированное состояние сетчатой зоны коры надпочечников и секретлируемые ею в кровяной ток анаболические стероиды у самок, так же как гонадальные андрогены у самцов, на изучаемом этапе адаптации к повторяющемуся стрессору не полностью нормализуют соотношение кatabолических и анаболических процессов в организме. Возможно, для этого необходима дальнейшая активация андрогенных функций, в частности обусловливаемых сетчатой зоной коры надпочечников. Вероятно, смещение обменных процессов в направлении преобладания кatabолических тенденций в организме может являться индуцирующим, регуляторным фактором в адаптивной активации сетчатой зоны коры надпочечников. Надо сказать, что несмотря на отсутствие равновесия между кatabолическими и анаболическими процессами у крыс, по крайней мере у самцов животных, под действием купаний происходило достоверное повышение веса *musculus levator ani* от 55 $\pm$ 7,9 до 74 $\pm$ 3,2 мг на 100 г веса тела, что демонстрирует значительную активацию анаболизма в организме животных.

В противоположность сетчатой зоне ширина пучковой зоны коры надпочечников у самок и самцов, слегка увеличиваясь под влиянием проведенного воздействия, все же не проявляла достоверных тенденций к росту. Следовательно, видимых структурных изменений в пучковой зоне коры надпочечников не отмечалось. Витральная продукция 11-ОКС надпочечниками в среду инкубации (табл. 3) также не изменялась под влиянием многократно повторяющихся купаний, что свидетельствует об отсутствии функциональных изменений в пучковой зоне желез.

По Г. Селье, неотъемлемой частью стресса является активация пучковой зоны коры надпочечников и ее глюкокортикоидной функции, по крайней мере в начальном периоде. Отсутствие у крыс в данных исследованиях заметной активации пучковой зоны и сохранение гипертрофированной сетчатой зоны, вероятно, свидетельствуют о переходе кatabолической фазы стресса в анаболическую в организме животных. Однако, судя по содержанию общего аминокислотного азота в плазме крови, усиленные кatabолические тенденции обменных процессов в организме еще сохраняются. Очевидно, наблюдаемый период адаптации является переходным этапом между упомянутыми фазами стресс-реакции.

Активация сетчатой зоны и одновременно отсутствие достоверных изменений в пучковой зоне при действии на животных хронического стрессора подчеркивает различия в способах регуляции двух изучаемых зон коры надпочечников. Если в качестве специфического регулятора

Таблица 2

Изменение содержания общего аминокислотного азота в плазме крови ($M \pm m$, мг %) у самок и самцов крыс под влиянием многократно повторяющихся купаний животных

Группа животных	Самки	Самцы
Контрольная	7,5 $\pm$ 0,13 (9)	7,4 $\pm$ 0,16 (8)
Водная	8,7 $\pm$ 0,30 (9)	9,4 $\pm$ 0,88 (8)
p	0,002	0,04

Таблица 3

Биосинтез 11-ОКС *in vitro* надпочечниками крыс ($M \pm m$, мкг/100 мг/ч)

Группа животных	Самки		Самцы	
	преинкубация	инкубация	преинкубация	инкубация
Контрольная	7,2 $\pm$ 0,87 (6)	4,9 $\pm$ 0,39 (6)	7,2 $\pm$ 0,74 (6)	3,3 $\pm$ 0,36 (6)
Водная	8,2 $\pm$ 0,90 (7)	4,9 $\pm$ 0,54 (7)	8,0 $\pm$ 1,28 (7)	3,6 $\pm$ 0,62 (7)

пучковой зоны известен АКТГ, то для сетчатой, наряду с АКТГ, очевидно, существует другой или другие агенты. Возможно, ими являются гонадотропные гормоны аденогипофиза [8].

Таким образом, при действии многократно повторяющегося чрезвычайного фактора, каковыми является для крыс купание в воде, у самок животных обнаруживается активация сетчатой зоны коры надпочечников. Этого не обнаруживается в изучаемом периоде у самцов крыс. Сопоставление приведенных результатов с ранее полученными данными, дает основание приписывать сетчатой зоне определенную значимость в процессах адаптации у крыс, по крайней мере у особей женского пола, при действии на них хронически повторяющегося фактора.

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

Поступила в редакцию
2/III 1979

ЛИТЕРАТУРА

1. Обут Т. А., Гизатулин Э. Я., Якобсон Г. С., Шорин Ю. П. Научно-технический прогресс и приполярная медицина. Тез. 4-го Междунар. симп. по приполярной медицине, т. 1. Новосибирск, 1978. 205 с.
2. Обут Т. А., Павлова С. И., Науменко Е. Н. — Изв. СО АН СССР, 1973, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3, с. 106—109.
3. Обут Т. А., Шорин Ю. П. Физиология и патофизиология механизмов адаптации. Новосибирск, 1977, с. 144—147.
4. Шорин Ю. П., Обут Т. А. Адаптация и проблемы общей патологии. Тез. докл. Всесоюз. конф., т. 3. Новосибирск, 1974. 120 с.
5. Покровский Б. В. Биохимия гормонов и гормональной регуляции. М., 1976, с. 246—299.
6. Биохимические исследования в клинике. М., 1969, с. 83—85.
7. Шкурупий В. А. и др. — Бюл. экспер. биол., 1978, № 2, с. 222—224.
8. Malendowicz L. — Endokrinologie, 1970, v. 56, p. 270—279.
9. Бохуш Б., Страшимиров Д., Эндреци Э. — Пробл. эндокринолог., 1968, № 2, с. 67—71.
10. Сурина М. Н. — Пробл. эндокринолог., 1967, № 4, с. 56—59.

T. A. Obut, Z. Y. Gizatulin, A. S. Sorokin,
N. D. Luczenko, L. M. Belova, G. S. Yakobson

ABOUT OF THE ACTIVATION AND OF THE REGULATION OF THE ADRENAL CORTEX RETICULATE ZONE IN FEMALE RATS IN THE CONDITION OF CHRONICAL INTERMITTENT STRESS

The morfometrical investigations of structural changes in the adrenal reticulate zone in rats discovered the sexual peculiarities in the adaptate process in the animals to the intermittent stress. It was found the activation of the zone in females as compared to the males. These and the preliminary enjoied results allowed to us to suggest the importante role of adrenal reticulate zone in the adaptation of females to the effect of the chronical factors.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 536.628.3

О. П. ЗУБКУС, М. А. ЧЕРЕПАХИН, Л. А. ИГНАТЬЕВ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОГО МИКРОКАЛОРИМЕТРА ТИАНА — КАЛЬВЕ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭНЕРГООБМЕНА ВЫСШЕГО РАСТЕНИЯ

Практически любое проявление жизнедеятельности растений, как на уровне макромолекул, так и целого организма, сопровождается энергетическими изменениями и связано с накоплением или выделением тепла. Регистрация тепловых эффектов живого организма дает определенную характеристику его физиологического состояния, функциональной активности. Для этих целей успешно применяются микрокалориметры типа Тиана — Кальве [1]. Уже накоплен большой фактический материал по энергетике прорастания семян, выявлены характерные черты, присущие термогенезу микроорганизмов, культурам растительных тканей, беспозвоночных и позвоночных животных [2—5], получены интересные результаты по энергетике фотосинтеза хлореллы [6].

Большинство этих исследований было выполнено на 2-ячеечных микрокалориметрах с относительно небольшим объемом рабочей камеры (10—20 см³). Широкое распространение и использование таких микрокалориметров определялось как задачами исследований, так и тем, что увеличение числа ячеек и их рабочего объема требует значительного увеличения габаритов собственно прибора и связано с дополнительными конструктивными и техническими трудностями.

Однако в настоящее время решение многих биологических проблем, в частности в области физиологии растений, требует проведения исследований на уровне целостного организма с одновременной регистрацией тепловых эффектов контрольного и опытного вариантов и возможно большего числа повторностей опыта в относительно короткий промежуток времени. Все это выдвигает новые требования к методам и приборам, в том числе и к конструкции микрокалориметров.

Для изучения дыхательного энергообмена растений в процессах повреждения, адаптации и устойчивости к повышенной температуре нами рассчитаны параметры

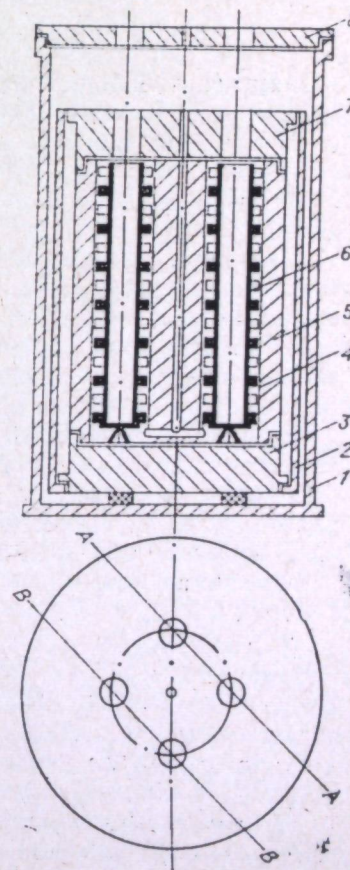


Схема микрокалориметра.

и изготовлен 4-ячеечный дифференциальный микрокалориметр типа Тиана — Кальве с объемом камеры для объекта 280 см^3 ($h = 21,5 \text{ см}$, $S = 13,0 \text{ см}^2$, $h/r = 10,6$). На рисунке представлена схема микрокалориметра. В массивном разрезном дюралевом блоке 5 высверлено четыре цилиндрических отверстий 6, в которые помещаются измерительные алюминиевые цилиндры и стаканы для проб из нержавеющей стали. Разрезной блок вместе с верхним 7 и нижним 3 дюралевыми цилиндрами размещается в тепловом экране 2, который, в свою очередь, отделен от внешней среды цилиндром термостатирования 1 и крышкой-экраном 8.

Термобатареи 4 микрокалориметра собирались из 32 кольцеобразных текстолитовых галет, на которых укреплено 1152 медьконстантановых термопар. Сопротивление термобатарей составляет 40,0 и 40,8 Ом. Термобатареи всех элементов после соединения по дифференциальной схеме подключались к входу усилителя Ф-116/1.

Используемая в работе установка включает собственно микрокалориметр, микровольтмикроамперметр Ф-116/1, самопишущие потенциометры КСП-4, ультратермостат.

Несмотря на большой объем ячеек, удалось получить достаточно хорошие характеристики микрокалориметра. Ниже приведены основные константы микрокалориметра (соединение калориметрических ячеек в дифференциальную схему осуществляется попарно: 1—3, 2—4)

Ячейка	Постоянная времени τ , с	Коэффициент теплопотери p/g , кал/с · мм
1	411	$3,72 \cdot 10^{-6}$
2	451	$3,83 \cdot 10^{-6}$
3	411	$3,75 \cdot 10^{-6}$
4	447	$3,87 \cdot 10^{-6}$

Определение теплопродукции растений производили следующим образом: в стеклянный цилиндр наливали 2 мл воды и помещали 10—15 растений пшеницы без корней. Создание условий влажной камеры необходимо для того, чтобы предотвратить обезвоживание растений во времени экспозиции и исключить трату энергии на транспирацию.

Цилиндры закрывали корковой пробкой и вставляли в рабочую ячейку микрокалориметра. Одновременно в ячейки сравнения помещали контрольные цилиндры без растений, но с таким же количеством воды. Наличие двух рабочих ячеек сравнительно большого объема позволило регистрировать тепловой эффект одновременно большой выборки растений контрольного и опытного вариантов.

В процессе опыта измеряли тепловой поток, который проходя через поверхность калориметрической камеры, действует на термопары и вызывает ток термобатарей. На их основе вычисляли количество выделенного тепла, а также энергетический баланс из общего количества освобожденной при дыхании энергии $E_{\text{дых}}$ [2]. Для этого параллельно с измерением теплоотдачи учитывали интенсивность дыхания монотермическим методом [7].

Так как расчет интенсивности дыхания в манометрическом методе производится в мкл O_2 на 1 г сухого вещества, а в работах по энергообмену растений [2, 4, 8] теплопродукция в основном соотносится с сырым весом, то в предварительных опытах мы постарались выяснить не будет ли вносить ошибку в результаты измерений расчет теплопродукции на 1 г сухого вещества.

В этих экспериментах использовали растения пшеницы сорта Новосибирская 67, которые выращивали в бумажных рулончиках на питательной смеси Кюпа. Световой период 14 ч, освещенность 30000 лк.

В 2-недельном возрасте надземная часть растений подвергалась

воздействию повышенной температуры в климатической камере в определенных режимах*.

В таблице даны результаты измерений и расчетов теплопродукции надземной части пшеницы.

Как видно из таблицы, способ расчета теплопродукции практически не влияет на конечный результат в наших опытах (так как $Q_{\text{сух}} = k \cdot Q_{\text{сыр}}$, т. е. гипотеза H_0 о несущественности разницы в способах расчета не отвергается, $0,8 > t_0 < t_{0,5}$), поэтому во всех последующих работах по энергообмену мы производили расчеты теплопродукции так же, как и интенсивности дыхания, т. е. на 1 г сухого вещества.

Результаты предварительных экспериментов дают возможность сказать, что настоящий прибор по размеру ячеек, точности измерений может быть использован для решения вопросов энергетики дыхания на уровне высшего растительного организма.

В заключение выражаем благодарность сотрудникам института катализа СО АН СССР В. М. Туркову и Е. М. Малышеву за консультацию при изготовлении микрокалориметра.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/IV 1979

Теплопродукция растений пшеницы в расчете на сырой и сухой вес

кал/ч	Сырой вес, г	Сухой вес, г	Сырой вес	Сухой вес	$Q_{\text{сыр}}$, кал/ч · г	$Q_{\text{сух}}$, кал/ч · г	$Q_{\text{сух}}$ $Q_{\text{сыр}}$
Контроль							
1,325	1,200	0,189	6,35	1,100	7,010	6,37	
1,018	1,220	0,180	6,78	0,834	5,660	6,78	
1,579	1,386	0,210	6,60	1,130	7,519	6,60	
1,183	1,310	0,208	6,30	0,903	5,688	6,30	
0,977	1,070	0,165	6,48	0,913	5,922	6,49	
1,018	1,164	0,186	6,26	0,874	5,500	6,49	
			6,46 ± 0,09			6,50 ± 0,04	

Прогрев $46^\circ \cdot 3 \text{ ч}$

1,652	1,190	0,182	6,52	1,390	9,035	6,50	
1,258	0,828	0,131	6,34	1,521	9,652	6,35	
1,720	1,340	0,207	6,48	1,283	8,256	6,45	
1,813	1,540	0,245	6,29	1,180	7,446	6,31	
1,631	0,948	0,146	6,48	1,724	11,077	6,44	
1,529	1,019	0,148	6,89	1,503	9,885	6,59	
			6,50 ± 0,09			6,44 ± 0,04	

ЛИТЕРАТУРА

1. Кальве Э., Пратт А. Микрокалориметрия. М., ИЛ, 1963. 477 с.
2. Жолкевич В. Н. Энергетический баланс при дыхании растительных тканей в условиях различного водоснабжения. — Физиология растений, 1961, 8, вып. 4, с. 407—416.
3. Жарикова Г. Г., Пожарицкая Л. Н., Холлер В. А., Силаев А. Б. Интенсификация четырех вариантов *Bacillus brevis* Var GB по характеру термограмм. — Прикладная биохимия и микробиология, 1966, 2, 2, с. 183—186.
4. Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М., Наука, 1968. 230 с.
5. Prat H., Calvet E., Fricker J. Etude microcalorimetrique du developpement des cultures bacteriennes et la germination des graines. — Rev. Can. Biol., 1946, 5, p. 247—250.
6. Петров В. Е. Энергетика ассимилирующей клетки и фотосинтез. Казань, изд-во КГУ, 1975. 160 с.

* Этот же способ воздействия был использован в последующих опытах, направленных на выяснение роли целостности растительного организма в явлениях повреждений, их глубины, обратимости. Результаты этих опытов будут изложены специально.

7. Куперман И. А., Бочков А. Г. Установка для измерения газообмена биологических объектов.—Изв. СО АН СССР, 1972, № 5, Сер. биол. наук, вып. 3, с. 120—125.
8. Самуилов Ф. Д., Петров В. Е. Изменение энергетического состояния растений при нарушении фосфорного питания.—ДАН СССР, 1969, № 1, с. 239—241.

O. P. Zubkus, M. A. Cherepahin, L. A. Ignatyev

APPLICATION OF DIFFERENTIAL MICROCALORIMETER LIKE TIAN — CALVE FOR RESEARCH OF ENERGY EXCHANGE OF HIGHER PLANT

It is described the 4-sells differential microcalorimeter like Tian — Calve made by authors with the apprcsimately greate volume of work chamber.

It is shown the possibility of application of the given device for the solution of questions of energetics of respiration on the level of the integral plant organism.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 15, вып. 3

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1979

СПИСОК СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК В 1979 г.

- Агафонов А. В., Майстренко А. Г. Электроинно-микроскопическое изучение синаптомембранного комплекса десинаптического мутанта кукурузы dsy-A 344.— № 15, вып. 3.
- Батенко Л. И. Структурная организация почки полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.)— № 10, вып. 2.
- Бахвалов С. А., Ларионов Г. В., Жимерикин В. Н., Чернявская О. А. Развитие индуцированного ядерного полиэдроза у монашенки (*Lepidoptera, Orgyidae, Lymantria monacha* L. в экспериментальных условиях.— № 10, вып. 2.
- Богданов Н. И. Засоленные черноземные почвы Западной Сибири.— № 15, вып. 3.
- Бойко Э. В. Сравнительная анатомия оболочек семян представителей рода *Petasites* Mill.— № 5, вып. 1.
- Бубнова Т. В. Распределение совков (*Lepidoptera, Noctuidae*) в растительных поясах Западного Алтая.— № 15, вып. 3.
- Войтенко Н. Н. Возрастные сезонные и половые различия в содержании серотонина и его обмена в головном мозге серебристо-черных лисиц.— № 15, вып. 3.
- Гительзон И. И., Шевыринов А. П., Молвинских С. Л., Чепилов В. В. Бесконтактная регистрация хлорофилла в поверхностных водах на ходу судна.— № 10, вып. 2.
- Голубинская Н. С., Спиридонов В. Н. Влияние уплотнения почвы на микотрофность лесобразующих пород.— № 10, вып. 2.
- Девойно Л. В., Елисеева Л. С., Чейдо М. А., Морозова Н. Б., Альперина Е. Л. Т- и В-лимфоциты в крови у людей в процессе адаптации к новым климато-географическим условиям.— № 15, вып. 3.
- Дегерменджи А. Г., Печуркин Н. С., Тушкова Г. И., Фуряева А. В. Механизм устойчивого сосуществования диплоидных и гаплоидных дрожжей *Sacharomyces cerevisiae* в проточной культуре.— № 5, вып. 1.
- Ердаков Л. Н., Рябко Б. Я. Статистическая структура поведения полевки.— № 10, вып. 2.
- Зарипова З., Шапова А. И. Характеристика гибридов первого и второго поколений гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей.— № 15, вып. 3.
- Зверева Г. А. Новые местонахождения редких растений на территории юга Красноярского края.— № 15, вып. 3.
- Зонн С. В. О генезисе почв с мощным осветленным горизонтом Западной Сибири.— № 5, вып. 1.
- Зубкус О. П. Особенности генерации электрических импульсов растением.— № 5, вып. 1.
- Зубкус О. П. Реакция пшеницы на общее и локальное тепловое повреждение.— № 15, вып. 5.
- Игнатенко И. В., Павлов Б. А., Богданов И. Е. Тундровые глеевые почвы Чукотки.— № 15, вып. 3.
- Игнатьев Л. А., Фомина М. М. О роли специфики действия пониженных температур в начальный период развития яровой пшеницы.— № 5, вып. 1.
- Каганова О. З. Популяционные последствия действия одной формы эмбрионального отбора (математическая модель).— № 10, вып. 2.
- Каледа В. М. Жизнеспособность и размеры пыльцы березы повислой в условиях Западной Сибири.— № 15, вып. 3.
- Каледин В. И., Матиенко Н. А., Николин В. П., Курунов Ю. Н., Груntenko Е. В. Наличие неиммунологического компонента в стимуляции опухолевого роста при отвлечении нефиксированных макрофагов.— № 5, вып. 1.
- Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Возбудители микозов облепиховой моли в Бурятской ССР.— № 5, вып. 1.
- Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Оценка вирулентности возбудителей микозов облепиховой моли (*Gelechia hippophaella* Schrk.).— № 15, вып. 3.
- Карпова З. А., Левин Э. Д., Репях С. М., Левдикова В. Л. Получение белка на основе водных экстрактов хвои.— № 5, вып. 1.

- Киселева А. А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. Сообщение 1.— № 15, вып. 3.
- Коваленко В. И., Лаптев А. В. Уровень плоидности и продуктивность межлинейных гибридов сахарной свеклы. Сообщение I. Влияние дозы генома на продуктивность самоопыленных линий сахарной свеклы.— № 5, вып. 1.
- Коваленко В. И., Лаптев А. В. Уровень плоидности и продуктивность межлинейных гибридов сахарной свеклы. Сообщение II. Влияние дозы генома на продуктивность межлинейных гибридов сахарной свеклы.— № 5, вып. 1.
- Колесникова Л. А., Серова Л. И. Об участии периферических адренорецепторов в регуляции уровня тестостерона в крови крыс.— № 15, вып. 3.
- Колосова Л. Д., Коваленко В. И., Шумный В. К. Зависимость фертильности эспарцета песчаного от способов опыления.— № 15, вып. 3.
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация лесообразующих пород в СССР и ее лесохозяйственное значение.— № 5, вып. 1.
- Корякина Л. А. Участие дофамина в терморегуляции сусликов при выходе из состояния гипотермии.— № 10, вып. 2.
- Ларионов Г. В., Барановский В. И. Влияние вирусной инфекции на литическую активность гемолимфы *Ocheria dispar* L. и *Dendrolimus sibiricus* Tschetw.— № 10, вып. 2.
- Ларионова А. Я. Динамика электрофоретических спектров ферментов хвои лиственницы.— № 10, вып. 2.
- Лисовский Г. М., Паршина О. В., Ушакова С. А., Баянова Ю. И., Сиротинина Л. А. Продуктивность и химический состав некоторых овощных культур, выращенных при «лунном» фотопериоде.— № 5, вып. 1.
- Лобачева И. И. Содержание серотонина и 5-оксидолуксусной кислоты в мозге мышей линии BALB/cLac в раннем онтогенезе.— № 15, вып. 3.
- Лукьянов И. В., Лукьянов В. В. Идентификация ферментов поджелудочной железы в полиакриламидном геле.— № 5, вып. 1.
- Маричева Э. А., Родченко О. П. Динамика нуклеиновых кислот в клетках корня кукурузы при пониженной температуре.— № 10, вып. 2.
- Морозов В. Л. Продуктивность крупнотравья на Дальнем Востоке.— № 10, вып. 2.
- Науменко Е. В., Серова Л. И., Колесникова Л. А. Адренорецепторы гипоталамуса, связанные с эндокринной функцией гипофизарно-семенникового комплекса.— № 15, вып. 3.
- Николаевский В. С., Харчистова Е. А., Максимова Т. А., Вырупаева И. П. Влияние температуры, влажности воздуха, интенсивности и спектрального состава света на газоустойчивость растений.— № 15, вып. 3.
- Нимаева С. Ш., Дугаров В. И. Микробиологическая характеристика лугово-черноземных мерзлотных почв (Еравнинская котловина Бурятской АССР).— № 5, вып. 1.
- Обут Т. А., Гизатулин З. Я., Сорокин А. С., Луценко Н. Д., Белова Л. М., Якобсон Г. С. Об активации сетчатой зоны коры надпочечников и ее регуляции у самок крыс при многократно повторяющемся стрессовом воздействии.— № 15, вып. 3.
- Осаковский В. Л., Алексеев В. Г. Функциональная активность хлоропластов пшеницы в условиях Севера.— № 10, вып. 2.
- Панкова Т. Г., Гришанова А. Ю. Изучение синтеза РНК под действием эстрадиола, гистамина и цАМФ в матке овариэктомированных крыс.— № 5, вып. 1.
- Полетаев И. А. Учет влияния температуры в математических моделях развития растений с использованием принципа Либиха.— № 15, вып. 3.
- Половинкина Р. А., Фомичева И. И. Дифференциация полевков рода *Microtus* по трансферриновому локусу.— № 10, вып. 2.
- Полторыкина А. Н. К вопросу о систематическом положении, распространения в происхождении сибирской речной миноги *Lampetra kessleri* (Anikin).— № 5, вып. 1.
- Прогунков В. В. Медопродуктивность дубняков юга Приморья.— № 15, вып. 3.
- Пузанова Т. А., Кузьмичев В. В. Вычисление запасов ствольной древесины в молодняках сосны.— № 10, вып. 2.
- Ревушкин А. С. Количественная характеристика и систематическая структура высокогорной флоры Шамшальского хребта.— № 15, вып. 3.
- Ревушкин А. С. О находке ископаемой древесины на хребте Монгун-Тайга (Юго-Западная Тува).— № 10, вып. 2.
- Решеткова Н. Б., Гукасян А. Б. Время удвоения и продукция бактериальной массы в малых реках хребта Хамар-Дабан.— № 10, вып. 2.
- Ряполов В. Я., Джансентов К. К., Черкашин В. П. Классификация лесных участков по степени возможного повреждения сибирским шелкопрядом.— № 15, вып. 3.
- Санжигитупова Р. Д., Кальвиш Т. К. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на возбудителей микозов облепиховой моли *Gelechia hippophaella* Schrk.— № 15, вып. 3.
- Сафронова Л. Г. Влияние спутников на целлюлолитическую активность вибрионов.— № 5, вып. 1.
- Сахаров В. М., Киров Е. И., Куценогий К. П., Ларионов Г. В., Жимерикин В. Н., Литвина Л. А., Бахвалов С. А. Использование термомеханических аэрозолей для диспергирования вирусных препаратов в защите растений от вредных насекомых.— № 10, вып. 2.

- Семендяева Н. В. Электронно-микроскопические исследования илстой фракции мелнированных солонцов.— № 5, вып. 1.
- Сидоров А. Н. К схеме селекции кукурузы по биохимическим признакам.— № 10, вып. 2.
- Сидько А. Ф., Филимонов В. С., Соколов В. И. Сравнительное изучение спектральной яркости посевов пшеницы в лабораторных и полевых условиях.— № 15, вып. 3.
- Скуридин Г. М. Ускоренный метод комплексного анализа плодов облепихи.— № 10, вып. 2.
- Скуридин Г. М. Экспресс-методы полуколичественного определения аскорбиновой кислоты в полевых условиях.— № 10, вып. 2.
- Соусь С. М. Влияние обводненности озер на многолетнюю динамику зараженности рыб *Parasymphylodora Markewitschi* (Trematoda, Monorchidae).— № 15, вып. 3.
- Старченко В. М. Род *Trigonotis* Stev. на советском Дальнем Востоке.— № 5, вып. 1.
- Степочкин П. И. Изучение кариотипов некоторых форм трехвидовых тритикале с помощью метода дифференциальной окраски хромосом.— № 10, вып. 2.
- Сукерник Р. И., Лемза С. В., Галактионов О. К. Группы крови и АВН-секреты среди чукчей Северо-Восточной Камчатки.— № 5, вып. 1.
- Терсков И. А., Фурьев Е. А., Белянин В. Н. Микроспектрофотометрические показатели клеток и возрастная структура популяции *Porphyridium cruentum* на различных уровнях облученности периодической культуры.— № 5, вып. 1.
- Терсков И. А., Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н. Светозависимый рост водоросли *Platytomonas viridis* в непрерывной культуре.— № 10, вып. 2.
- Терскова М. И., Ваганов Е. А. Аналитическое описание роста крылатых насекомых.— № 15, вып. 3.
- Титлянова А. А., Киришин В. И., Охинько И. П., Ревенский Л. Е., Клевенская И. Л. Круговорот углерода и азота в агроценозах на южных черноземах Казахстана.— № 15, вып. 3.
- Тихомирова Н. А. Баланс углерода и азота на разных стадиях разложения травяной подстилки.— № 15, вып. 3.
- Фадеева Л. Г. Влияние высокой температуры воздуха на фосфорный обмен развивающегося колоса пшеницы.— № 15, вып. 3.
- Фадеева Л. Г. Влияние суховей на развивающийся колос влагообеспеченной пшеницы.— № 5, вып. 1.
- Федотова В. Д. Электросопротивление озимых растений пшеницы и линий пшенично-пырейных гибридов с различными дополненными хромосомами генома *Xpyreia*.— № 5, вып. 1.
- Френч Н., Рышковский Л., Титлянова А. А., Злотин Р. И. Сравнение структуры органического вещества в различных экосистемах.— № 10, вып. 2.
- Шангин-Березовский Г. Н. Генетическая нестабильность мутантной линии ячменя.— № 5, вып. 1.
- Шарапов В. М. Взаимоотношение гриба *Emmonsia crescens* Emmons et Jellison (1960) с фитонцидами высших растений.— № 10, вып. 2.
- Шарапов В. М. Кератинофильные грибы диких мелких млекопитающих.— № 5, вып. 1.
- Шатохина Н. Г., Тихомирова Н. А. Баланс растительного органического вещества и элементов питания в агроценозах пшеницы на обыкновенных и оподзоленных черноземах Западной Сибири.— № 10, вып. 2.
- Шемберг М. А. Анализ гибридных популяций *Betula Lanata* (Rgl) V. Vassil.— № 15, вып. 3.
- Широких П. С. Влияние осушения и окультуривания на состояние органического вещества низинных торфяных почв Барабинской низменности.— № 15, вып. 3.
- Щапова А. И., Зарипова З. Идентификация хромосом ржи в кариотипах пшенично-ржаных гибридов с помощью дифференциальной окраски.— № 10, вып. 2.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

- Зубкус О. П., Черепахин М. А., Игнатьев Л. А. Использование дифференциального микрокалориметра Тнана — Кальве для исследования энергообмена высшего растения.— № 15, вып. 3.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

- Кушниренко М. Д. В. Ф. Альтергот, С. С. Мордкович. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения.— № 10, вып. 2.
- Логачев Е. Д. Н. И. Иголкин. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири.— № 10, вып. 2.

Сергей Сергеевич Трофимов (к 60-летию со дня рождения).— № 5, вып. 1.
Памяти С. Н. Селякова.— № 10, вып. 2.

Богданов Н. И. Засоленные черноземные почвы Западной Сибири.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Показано, что интенсивность засоления лугово-черноземных почв и черноземов Западной Сибири выше в южных районах, чем в северных. Установлена зависимость засоления от степени дренажности территории. Приведена характеристика степени и типа засоления изученных почв. Табл. 5, библиогр. 19.

УДК 631.44(571.65)

Игнатенко И. В., Павлов Б. А., Богданов И. Е. Тундровые глеевые почвы Чукотки.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Рассматривается морфолого-генетическая характеристика тундровых глеевых почв Чукотки. Предлагается разделить их на семь подтипов: 1 — тундровые глеевые типичные; 2 — тундровые оглеенные; 3 — тундровые глееватые; 4 — тундровые надмерзлотно-глеевые; 5 — тундровые перегнойно-глеевые; 6 — тундровые торфянисто-глеевые; 7 — тундровые торфянисто-глееватые. Приводится краткая характеристика их местообитаний, подчеркивается приуроченность каждого подтипа к определенным элементам рельефа. Для всех рассматриваемых подтипов является характерными краткость теплого периода, крайне низкие суммы положительных температур, близкое залегание многолетней мерзлоты, которые вызывают переувлажнение и оглеение профиля и обуславливают активный криогенный массо-влагообмен. В результате этих процессов происходит гомогенизация профиля и обогащение его органическим веществом.

Разделяются рассматриваемые подтипы по степени оглеения, мощности и степени разложивности органогенных горизонтов. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 11.

УДК 631.626.5 : 631.445.124

Широких П. С. Влияние осушения и окультуривания на состояние органического вещества низинных торфяных почв Барабинской низменности.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

За тридцатилетний период пребывания низинной торфяной почвы в осушенном состоянии из метровой толщи торфа теряется 84 т/га углерода и 3 т/га азота. При окультуривании торфяника потери углерода и азота возрастают более чем в 2,5 раза. Торфяная почва реагирует на осушение и особенно окультуривание сокращением (в 1,5—2 раза) содержания нерастворимого остатка и увеличением (на 30—40%) количества легкогидролизуемых веществ. В верхнем (0—15 см) наиболее деятельном горизонте окультуривания торфяной почвы накапливаются относительно подвижные гумусовые вещества (преимущественно фульвокислоты). В нижней же части профиля (глубже 20 см) трансформация гумусовых веществ направлена в сторону уменьшения их подвижности — происходит увеличение содержания относительно стабильных гуминовых кислот (количество фульвокислот при этом практически не изменяется). Табл. 2, рис. 2, библиогр. 7.

УДК 631.48.484

Титлянова А. А., Кирюшин В. И., Охинько И. П., Ревенский Л. Е., Клевенская И. Л. Круговорот углерода и азота в агроценозах на южных черноземах Казахстана.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Рассматривается баланс углерода и азота в паровом поле и агроценозе пшеницы (первая культура после пара) в условиях почвозащитной системы земледелия. Баланс азота, учитывающий азотфиксацию, показал, что в поле пшеницы 250 кг/га N частично закрепилось в органическом веществе почвы, частично перешло в атмосферу при денитрификации. В паровых полях за год освободилось из органического вещества почвы и перешло в нитраты не менее 66 (плоскорезный пар) и 84 (отвальный пар) кг/га азота. Применение плоскорезной обработки уменьшает минерализацию гумуса и снижает непроизводительный расход азотного фонда почвы. Табл. 6, схема 1, библиогр. 6.

УДК 631.46

Тихомирова Н. А. Баланс углерода и азота на разных стадиях разложения травяной подстилки.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

В одном из луговых биогеоценозов лесостепной зоны Барабинской низменности проводились модельные опыты по разложению надземных растительных остатков: ветоши — исходного материала для образования подстилки — и сформировавшейся подстилки.

Разложение ветоши характеризуется медленным темпом минерализации, низкими потерями углерода, абсолютным накоплением азота. Поступающие в почву продукты разложения полностью минерализуются и теряются. В сформировавшейся подстилке трансформация органических остатков сопровождается высокими потерями углерода. Азот сохраняется и поступает в значительных количествах в почву. Существенная доля поступивших из подстилки в почву соединений закрепляется, принимая участие в формировании гумуса. Табл. 4, рис. 1, библиогр. 5.

УДК 576.312.3/575.24

Агафонов А. В., Майстренко А. Г. Электронно-микроскопическое изучение синаптомембранного комплекса десинаптического мутанта кукурузы dsy-A344.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

В ядрах материнских клеток пыльцы стерильных растений линии кукурузы dsy-A344 отмечено наличие отдельных фрагментов синаптомембранного комплекса (СК), по морфологии сходного с СК исходной линии A344. Локализация этих фрагментов СК в пахитемных хромосомах, по-видимому, соответствует местам синапсиса гомологов, которые на большем своем протяжении лежат раздельно. Рис. 2, библиогр. 9.

УДК 576.312.34

Заринова З., Шапова А. И. Характеристика гибридов первого и второго поколений гексаплоидного тритикале с гексаплоидной пшеницей.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

С помощью метода дифференциальной окраски проведено кариологическое изучение гибридов F₁ и F₂ гексаплоидного тритикале (2n-42AABBRR) с гексаплоидной пшеницей *Triticum aestivum* L. сорт Саратовская 29 (2n-42AABBDD). Гибриды F₁ (AABBDR) содержали 35 хромосом пшеницы и 7 хромосом ржи. Фертильность этих гибридов была очень низкой.

Среди 34 проанализированных гибридов F₂ обнаружено 26 кариотипов, различающихся по числу хромосом ржи и пшеницы. В 8 из них количество хромосом геномов D и R было близко к 7, в остальных число хромосом одного из этих двух геномов — к 14. Общее число хромосом варьировало в пределах 40—49.

В F₂ данной комбинации скрещивания с достаточно большой частотой встречаются гибриды, в потомстве которых следует ожидать появления константных гексаплоидных форм с различным сочетанием хромосом геномов D и R. Предварительный отбор этих гибридов в F₂ с помощью С-метода может значительно образом сократить объем цитологических анализов необходимо для выявления пшенично-ржаных замещенных линий в более поздних поколениях. Табл. 4, библиогр. 8.

УДК 633.31 : 681.3

Колосова Л. Д., Коваленко В. И., Шумный В. К. Зависимость фертильности эспарцета песчаного от способов опыления.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Изучена фертильность эспарцета сорт Песчаный 1251 при различных способах опыления. При свободном опылении осемененность соцветий за два года равнялась: 22,95±1,28 и 28,43±1,31%. Самофертильность эспарцета без принудительного самоопыления очень низкая: 0,22±0,10; 0,80±0,21%. При принудительном самоопылении или переопылении цветков одного соцветия самофертильность эспарцета увеличивается в 5—7 раз. При принудительном перекрестном опылении с предварительной кастрацией осемененность равна 12,38±1,23%.

Предполагается, что у эспарцета преимущество перекрестного опыления и оплодотворения обеспечивается не только системой самонесовместимости, но и протерандрией его цветков. Уменьшение фертильности при различных способах принудительного опыления по сравнению с пчелоопылением мы объясняем также особенностями экологии опыления эспарцета. Библиогр. 16.

Войтенко Н. Н. Возрастные, сезонные и половые различия в содержании серотонина и его обмена в головном мозге серебристо-черных лиснц.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Показано, что у самцов и самок серебристо-черных лиснц старше года снижено содержание серотонина и повышен уровень 5-оксинидолуксусной кислоты в головном мозге. В ноябре по сравнению с мартом у самцов старше года отмечено повышение уровня серотонина в среднем мозге и гиппокампе. Самки серебристо-черных лиснц характеризовались более высоким содержанием серотонина в гипоталамусе и гиппокампе, чем самцы. Табл. 1, рис. 3, библиогр. 15.

УДК 581.9(571.51)

Зверева Г. А. Новые местонахождения редких растений на территории юга Красноярского края.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Приводятся новые местонахождения 8 редких видов для флоры степей Хакасии и 2 растений из других районов юга Красноярского края. Даны тип ареала, общее распространение на территории края, экологическая приуроченность к определенным местообитаниям и карта новых мест сбора. Выяснена экология отдельных видов, уточнены границы ареалов в пределах края. Рис. 1, библиогр. 7.

УДК 581.9(571.5 : 285.2)

Киселева А. А. Новые и редкие растения предгорий Восточного Саяна. Сообщение 1.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Для флоры предгорий Восточного Саяна приводятся впервые 7 видов, среди которых зарегистрирован один представитель неморального комплекса — *Festuca extremiorientalis*. Два вида *Gypsophila muralis* и *Knautia arvensis*, по-видимому, являются занесенными. В группе редких или мало известных растений присутствуют виды, находящиеся на нашей территории у крайне западного (*Carex dahurica*, *Scutellaria dependens*) и восточного (*Eripactis palustris*, *Vicia sylvatica*, *Viburnum opulus*) предела распространения. Библиогр. 5.

УДК 581.9(571.52)

Ревушкин А. С. Количественная характеристика и систематическая структура высокогорной флоры Шапшальского хребта.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Пятилетнее ботаническое обследование высокогорий Шапшальского хребта показало, что флора этого района представлена 577 видами из 218 родов и 55 семейств. Последующее сравнение флоры Шапшальского хребта с другими высокогорными флорами Южной Сибири и анализ конкретных флор позволили выявить закономерность изменения богатства флор в Алтае-Саянской области. Показана гетерогенность флоры Шапшальского хребта, уточнена ботанико-географическая граница, проходящая на хребте. Табл. 5, рис. 4, библиогр. 26.

УДК 582.632.1 : 634.0.165.61

Шемберг М. А. Анализ гибридных популяций *Betula lanata* (Rgl) V. Vassil. в Северном Прибайкалье.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

В статье приведены результаты изучения более двадцати морфологических признаков берез. Из них выделено 8 количественных и 6 качественных признаков, статистический анализ которых доказывает наличие естественной интрогрессивной гибридизации между двумя видами восточносибирских берез *B. lanata* и *B. pendula*. Табл. 4, рис. 3, библиогр. 34.

УДК 582.632.1—135.2(571.1)

Каледа В. М. Жизнеспособность и размеры пыльцы березы повислой в условиях Западной Сибири.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Изучили жизнеспособность пыльцы березы повислой проращиванием в дистиллированной воде и различных концентрациях сахарозы. Несмотря на заморозки в период цветения до -4° , она сохранила высокую всхожесть. Максимальное прорастание пыльцы 96% наблюдалось на 10%-ном растворе сахарозы. Пыльца оставалась жизнеспособной в течение 2 нед при хранении в холодильнике над хлористым кальцием, через 1 мес прорастали лишь единичные пылевые зерна. Пыльцевые трубки достигали максимальной длины, кратной 9—10 диаметрам пылевых зерен, через 8 ч после начала проращивания. Табл. 1, рис. 1, библиогр. 19.

УДК 638.132

Прогунов В. В. Медопродуктивность дубняков юга Приморья.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

В статье приводятся данные о медопродуктивности различных типов дубовой формации, ранее не известных для юга Приморья. Дана ритмика цветения важнейших медоносов дубняков, что предопределяет возможность прогнозирования кочевки пчел к источникам взятка. Табл. 1, библиогр. 16.

УДК 581.1

Полетаев И. А. Учет влияния температуры в математических моделях развития растений с использованием принципа Либиха.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Показано, что при приближенном учете фактора Аррениуса для биохимических реакций в математической модели растения автоматически выполняется агротехническое «правило суммы температур» (закон Реомюра). Различная чувствительность отдельных процессов к температуре позволяет построить объяснение различий в ходе роста яровых и озимых культур. Приведен пример модели развития озимой культуры. Рис. 2, библиогр. 2.

УДК 535.243+535.247.4

Сидько А. Ф., Филимонов В. С., Соколов В. И. Сравнительное изучение спектральной яркости посевов пшеницы в лабораторных и полевых условиях.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Описывается методика и результаты измерений спектральных коэффициентов яркости (СКЯ) посевов пшеницы, выращиваемой в лабораторных условиях и на полях центральных районов Красноярского края. Установлена зависимость между СКЯ и содержанием хлорофилла в растениях. Показано, что результаты лабораторных и полевых измерений СКЯ хорошо согласуются между собой. Рис. 5, библиогр. 6.

УДК 58.04+581.1+581.5+632.15

Николаевский В. С., Карчистова Е. А., Максимова Т. А., Вырупаева И. П. Влияние температуры, влажности воздуха, интенсивности и спектрального состава света на газоустойчивость растений.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Изучалось влияние температуры ($+10, 20, 30^{\circ}\text{C}$), относительной влажности воздуха (30, 50, 70, 90%), интенсивности (6, 10, 12, 20 тыс. лк) и спектрального состава света (400—520, 640—700 нм) на поглощение $^{35}\text{SO}_2$ и NH_3 , оптические свойства листьев, индуцированное свечение и повреждаемость газом у древесных и злаковых растений. Уменьшение интенсивности света и длины волны (синяя область) уменьшало повреждаемость листьев газом, что вызвано снижением накопления световой энергии. Повышение температуры воздуха увеличивало повреждаемость листьев растений, несмотря на снижение поглощения $^{35}\text{SO}_2$. Увеличение относительной влажности воздуха в интервале 30—90% вызвало уменьшение повреждаемости листьев, несмотря на увеличение поглощения газов. Таким образом, кроме видовых различий обнаружена зависимость газоустойчивости растений от ряда экологических факторов, которая определяется изменением скорости поглощения газов, изменением степени открытия и диффузного сопротивления устьиц, накопления световой энергии, толерантности и чувствительности клеток, скорости окислительных и репарационных процессов. Табл. 4, библиогр. 14.

Фадеева Л. Г. Влияние высокой температуры воздуха на фосфорный обмен развивающегося колоса пшеницы.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Высокие температуры воздуха вызывают сильные изменения в фосфорном обмене развивающегося колоса пшеницы, которые выражаются в снижении содержания макроэргических соединений фосфора и увеличении минерального фосфора. Табл. 2, рис. 2, библиогр. 10.

УДК 58.036.1+633.111.1

Зубкус О. П. Реакция пшеницы на общее и локальное тепловое повреждение.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Растения пшеницы подвергали тепловому воздействию ($+48^{\circ}\times 5$ ч) дифференцированно — только надземную часть (O_1) и целиком, вместе с корнями (O_2). Сразу после воздействия повышенной температуры отмечено повреждение корневой системы в варианте O_2 (снижение водоудержания, интенсивности фотосинтеза и дыхания). Как следствие этого повреждения в последствии теплового фактора наблюдалось снижение темпов накопления сухого вещества и роста. Поддержание оптимальных температурных условий для корней (O_1) в процессе теплового воздействия на растение обеспечивает в дальнейшем возможность адаптации и ход репаративных процессов на основе функциональной взаимосвязи надземных органов и корневой системы. Рис. 6, библиогр. 28.

УДК 577.3[595.70+577.95]: 578.087

Терскова М. И., Ваганов Е. А. Аналитическое описание роста крылатых насекомых.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

На основе обобщенной дифференциальной формы ступенчатого параболического уравнения роста предпринята попытка количественного описания изменения веса крылатых насекомых в фазах гусеницы (во всех возрастах) и куколки на примере тутового шелкопряда. Показано, что возрастные изменения веса описываются уравнением $dx/dt = \beta x - \alpha x \cdot (t - t_n)/t$. Этапы экспоненциального роста и этапы линек отличаются значениями коэффициентов уравнения. Уравнение может рассматриваться как общее аналитическое выражение, характеризующее изменение веса крылатых насекомых на протяжении жизненного цикла. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 16.

УДК 634.04 : 632.787 : 517.8

Ряполов В. Я., Джансентов К. К., Черкашин В. П. Классификация лесных участков по степени возможного повреждения сибирским шелкопрядом.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Предлагается алгоритм классификации лесных участков по степени возможного повреждения насаждений сибирским шелкопрядом с предварительным отбором и упорядочением по степени информативности классификационных признаков. Надежность алгоритма составляет 95%. Анализ условий местообитания сибирского шелкопряда методом главных компонент показал возможность хорошего разделения участков на три класса по степени возможного повреждения. Рис. 1, библиогр. 10.

УДК 595.786

Бубнова Т. В. Распределение совков (Lepidoptera, Noctuidae) в растительных поясах Западного Алтая.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Западный Алтай населяют 312 видов совков, подразделяющихся на 5 экологических групп: эврибионы, а из стенобионтов — лесные формы, лугово-степные мезофилы, степные ксерофилы, обитатели высокогорных лугов и тундр. Приводятся сведения о распределении представителей этих групп в высотных поясах западной части Алтая. Табл. 2, библиогр. 8.

Соусь С. М. Влияние обводненности озер на многолетнюю динамику зараженности рыб *Parasymphylodora markewitschvi* (Trematoda, Monorchidae)

Изучение многолетней динамики зараженности рыб *P. markewitschvi* проводилось на озерах юга Западной Сибири, характеризующихся периодическими изменениями уровня воды. Максимальная численность трематоды отмечалась через два года после наивысшего уровня воды. К зараженным рыбам относились *Carassius carassius*, *C. auratus gibelio*, *Phoxinus phoxinus*. Рис. 1, библиогр. 10.

УДК 582.24/28+632.937.3.2.54

Санжимитупова Р. Д., Кальвиш Т. К. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на возбудителей микозов облепиховой моли (*Gelechia hippophaella* Schrk.)

Изучено влияние температуры и относительной влажности воздуха на штаммы *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*, выделенные из облепиховой моли в очагах ее массового размножения в Бурятской АССР. Установлено, что температурные пределы для прорастания спор и роста мицелия *B. bassiana* 5—35°C, для споруляции 10—30°C, для прорастания спор *P. fumoso-roseus* 5—30°C, роста мицелия 5—35°C, споруляции 10—30°C. Оптимальная температура для обоих видов 25°C. Благоприятный диапазон относительной влажности воздуха для исследованных энтомопатогенов лежит в пределах 95—100%. Табл. 4, библиогр. 23.

УДК 582.24/28.2.2+595.7—15.1.4.11

Кальвиш Т. К., Санжимитупова Р. Д. Оценка вирулентности возбудителей микозов облепиховой моли (*Gelechia hippophaella* Schrk.)— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Исследована ферментативная активность *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus* — возбудителей микозов облепиховой моли в Бурятской АССР. Оба патогена продуцируют внеклеточные липазу и протеазу, проявляя при этом штаммовые различия в отношении ферментативной активности.

Путем заражения тест-насекомых установлена вирулентность штаммов *B. bassiana* и *P. fumoso-roseus*. Выявлена прямая зависимость между липолитической активностью штаммов и их вирулентностью. Табл. 3, библиогр. 30.

УДК 612.017.11+612.112.94+616.003.96

Девойно Л. В., Елисеева Л. С., Чейдо М. А., Морозова Н. Б., Альперина Е. Л. Т- и В-лимфоциты в крови у людей в процессе адаптации к новым климато-географическим условиям.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Изучали состояние Т- и В-клеточных популяций у здоровых людей в возрасте от 20 до 49 лет в процессе адаптации к новым климато-географическим условиям. Для определения Т- и В-лимфоцитов применен модифицированный метод спонтанного розеткообразования, позволяющий для исследования брать кровь из пальца, что удобно в условиях экспедиции.

Обнаружены изменения в Т- и В-розеткообразовании при смене климато-географических условий. Полученные данные трактуются как отклонение от нормальной иммунологической реактивности организма в процессе адаптации. Табл. 2, рис. 2, библиогр. 25.

УДК 612.616.31—06 : 612.822.2 : 577.175.522/523

Науменко Е. В., Серова Л. И., Колесникова Л. А. Адренорецепторы гипоталамуса, связанные с эндокринной функцией гипофизарно-семенникового комплекса.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

На половозрелых самцах крыс линии Вистар показано, что локальное введение норадреналина (НА) или изопропилнорадреналина (ИПНА) в дозе 10 мкг/0,001 мл в медиальную часть переднего, среднего или заднего отдела гипоталамуса (ГПТ) сопровождается повышением содержания тестостерона в плазме периферической крови, который определялся флюориметрически. В то же время стимулирующий эффект отсутствовал после введения НА или ИПНА в латеральную часть переднего ГПТ. Делается вывод, что в медиальной части ГПТ расположены α - и β -адренорецепторы, возбуждение которых сопровождается стимуляцией эндокринной функции гипоталамо-гипофизарно-семенникового комплекса. Табл. 1, библиогр. 9.

Колесникова Л. А., Серова Л. И. Об участии периферических адренорецепторов в регуляции уровня тестостерона в крови крыс.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Изучали влияние внутрибрюшинных инъекций адrenomиметиков нафтизина (Н) и новодрина (НОВ), возбуждающих преимущественно α - или β -адренорецепторы, на эндокринную функцию семенников у половозрелых самцов крыс линии Вистар. Через 1 ч после введения Н или НОВ в дозе 5 мг/кг уровень тестостерона, определяемый флюориметрически, увеличивался в 2 раза. Введение Н гипоталамизированным животным (ГЭЖ) также оказывало активирующее влияние на эндокринную функцию семенников. В то же время стимулирующий эффект НОВ у ГЭЖ не проявлялся. Делается вывод, что возбуждение периферических α -, но не β -адренорецепторов оказывает активирующее влияние на эндокринную функцию семенников крыс. Табл. 1, библиогр. 9.

:УДК 575.5.612.65

И. И. Лобачева. Содержание серотонина и 5-оксиндолуксусной кислоты в мозге мышей линии BALB/cLac в раннем онтогенезе.—Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Определялось содержание серотонина и 5-оксиндолуксусной кислоты в полушариях и стволе мозга мышей линии BA/LB/Lac в возрасте 1, 4, 8, 12 и 16 дней, а также у взрослых животных.

Обнаружена характерная динамика изменения с возрастом содержания серотонина и его метаболита в разных отделах мозга мышей. У однодневных животных отмечен усиленный катаболизм серотонина, который, возможно, связан с реакцией на родовую стресс. Показаны половые различия в уровне серотонина и 5-оксиндолацетической кислоты в раннем онтогенезе: у 12-дневных самцов наблюдался более интенсивный обмен по сравнению с самками, а в возрасте 16 дней у самцов найдено меньшее содержание серотонина. Табл. 1, рис. 2, библиогр. 13.

УДК 612.45+577.4+577.8

Обут Т. А., Гизатулин З. Я., Сорокин А. С., Луценко Н. Д., Белова Л. М., Якобсон Г. С. Об активации сетчатой зоны коры надпочечников и ее регуляции у самок крыс при многократно повторяющемся стрессовом воздействии. — Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Морфологическое исследование структурных изменений в сетчатой зоне коры надпочечников у крыс при адаптации животных к периодически повторяющемуся хроническому стрессовому воздействию выявило половые особенности реакции на воздействие. У самок крыс в отличие от самцов обнаружена активация изучаемой зоны, расширение ее. Сопоставление этих результатов с ранее полученными данными позволяет приписывать существенную значимость сетчатой зоне надпочечников в адаптации животных к хроническим факторам. Обсуждается также вопрос о различиях в регуляции пучковой и сетчатой зон коры надпочечников. Табл. 3, библиогр. 10.

УДК 536.628.3

Зубкус О. П., Черепяхин М. А., Игнатъев Л. А. Использование дифференциального микрокалориметра Тиана-Кальве для исследования энергообмена высшего растения.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 15. Сер. биол. наук, вып. 3.

Описан изготовленный авторами 4-ячеечный дифференциальный микрокалориметр типа Тиана-Кальве с относительно большим объемом рабочей камеры. Показана возможность использования данного прибора для решения вопросов энергетики дыхания на уровне целостного растительного организма. Рис. 1, табл. 1, библиогр. 8.

CONTENTS

N. I. Bogdanov.	Saline chernozemic soils of the West Siberia	3
I. V. Ignatenko, B. A. Pavlov, I. Bogdanov.	Tundra gley soils of Chukotka	10
P. S. Shearoukch.	Influence of drainage and reclamation on the state of organic matter of lowpeat soils of Baraba depression	18
A. A. Tittyanova, V. I. Kiryszin, I. P. Ochinko, L. E. Revensky, I. L. Klevenskaya.	Carbon and nitrogen cycling in the agroecosystems on the Kazakhstan south chernozems	23
N. A. Tikhomirova.	Carbon and nitrogen Balance at different stages of the grass litter decomposition	3
A. V. Agafonov, A. G. Maystrenko.	The electron microscopy study the synaptonemal complex of desynaptic mutant in maize dsy-A 344	37
Z. Zaripova, A. I. Shchapova.	The characteristics of hybrids of the first and the second progenies of hexaploid triticale with hexaploid wheat	40
L. D. Kolosova, V. I. Kovalenko, V. K. Shumny.	Dependence of fertility in sainfoin from the modes of pollination	44
N. N. Voitenko.	Age, seasonal and sexual differences in the serotonin content and in its metabolism in the brain of silver foxes	50
G. A. Zvereva.	New localities of rare plants on the territory of the south of the Krasnoyarsk region	56
A. A. Kiseleva.	New and rare plants oat foothills of Eastern Sayan mountain chain. I	59
A. S. Revushkin.	The quantitative characteristic and systematic structure of high mountain flora of Shapshalsky range	62
M. A. Shemberg.	Analysis of Hybrid Populations of <i>Betula lanata</i> (Rgl) V. Vassil on the Northern Baikal Territory	69
V. M. Kaleda.	Viability and sizes of pollen of <i>Betula pendula</i> Roth. in West Siberia	75
I. A. Poletaev.	Temperature effects in plaut's development imitations	82
A. F. Sidko, V. S. Fillmonov, V. I. Sokolov.	A comparative study of spectral luminance by weat plantations in laboratory and field conditions	86
V. S. Nikolaevsky, E. A. Kharchistova, T. A. Maksimova, I. P. Vyrupeva.	Effect of temperature, humidity of air, light intensity and light spectrum on Resistance of plants to gaseous air pollution	90
L. G. Fadeeva.	Influence of high air temperature on phosphorus exchange of Developing wheat head	96
O. P. Zubkus.	Reaction of wheat spring to the general and local heat damage	100
M. I. Terskova, E. A. Vaganov.	A mathematical analysis of the winged insect growth	107
V. Ya. Ryapolov, K. K. Dzhanseitov, V. P. Tcherkashin.	Forest sections classification according to the rate of possible damages caused by dendrolimus sibiricus Tsch.	112
T. V. Bubnova.	Distribution of lepidoptera noctuidae in vegetable zones of Western Altai	116
S. M. Sous.	Influence of water level on the long-term dynamics of the infection of fish with <i>parasympylodora markewitschi</i> (Trematoda, Monorchidae)	121
R. D. Sanzhimitupova, T. K. Kalvish.	Influence of temperature and relative air humidity on mycosis agents <i>Gelechia hippophaella</i> Schrk.	124
T. K. Kalvish, R. D. Sanzhimitupova.	Definition of virulence of the mycose agents of <i>Gelechia hippophaella</i> Schrk.	130
L. V. Devojno, L. S. Yeleseyeva, M. A. Cheido, N. B. Morozova, E. L. Alperina.	T- and B-lymphocytes in the process of adaptation to the new climatic-geographic conditions in men	135
E. V. Naumenko, L. I. Serova, L. A. Kolesnikova.	Hypothalamic adrenoreceptors, connected with endocrine function of hypophyseal-testicular complex	141
L. A. Kolesnikova, L. I. Serova.	On the role of peripheral adrenoreceptors in the regulation of testosterone level in the rat's blood	144
I. I. Lobatcheva.	5-hydroxytryptamine and 5-hydroxyidoleacetic acid levels in the brain of BALB/cLac mice in early ontogenesis	147
T. A. Obut, Z. Y. Gizatuln, A. S. Sorokin, N. D. Luczenko, L. M. Belova, G. S. Yakobson.	About of the activation and the regulation of the adrenal cortex reticulate zone in female rats in the condition of chronical intermittent stress	151

RESEARCH METHODS

O. P. Zubkus, M. A. Cherepahin, L. A. Ignatyev. Application of differential micro-calorimeter like Tian—Calve for research of energy exchange of higher plant 155