

П-167/2

ИЗВЕСТИЯ  
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
АКАДЕМИИ НАУК  
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1976

№ 10

---

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
НОВОСИБИРСК

# ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Год основания журнала 1957 Год основания серии 1963	Периодичность журнала 15 номеров в год Периодичность серии 3 выпуска в год	№ 10 (265) Вып. 2	Август 1976
--	---	----------------------	----------------

## СОДЕРЖАНИЕ

О. С. Гуляев. О проблеме мелниорации климата в богарном земледелии Юга Западной Сибири и Северного Казахстана	3
Т. И. Азьмука. Некоторые особенности температурного режима зональных почв среднетаежного Приобья	10
Л. М. Дремайлова. Некоторые причины развития ирригационной эрозии	19
А. В. Наумов. Динамика растворимых углеводов в растениях ячменя в период вегетации	23
В. М. Ефимов. О некоторых коэффициентах межвидовой сопряженности	28
Г. П. Гамзиков, Н. Ф. Кочегарова. О формах азота в черноземах Западной Сибири	31
Л. А. Выхристюк, Ф. И. Лазо. Особенности распределения органического вещества в осадках придельтовых пространств (Селенгинское мелководье озера Байкал)	40
Л. И. Малышев. Генезис высокогорных флор Сибири	47
К. А. Соболевская, Е. В. Тюрина, В. Ф. Израильсон. Анатомо-морфологическое строение листа сибирских представителей рода <i>Vulpurum</i> L. в связи с интродукцией	55
А. В. Ронгинская. Количественный анализ динамики вторичных сообществ в зоне южной тайги средней Сибири (Нижнее Приангарье)	63
Э. А. Елумеев. Трехдомность и половой триморфизм свободнойгодника колючего	70
К. И. Осипов, О. И. Резанова, Ц. А. Найдакова, Г. Г. Николаева, Т. А. Снегирева, В. К. Кузьмин. К изучению продуктивности химического состава <i>Stellera chamaejasmae</i> L.	75
А. И. Федорова, А. П. Гагулаева. Связь устойчивости листовенницы сибирской к зеленому пилильщику с ее ростом и содержанием фенольных веществ	80
Т. К. Кальвиш. Энтомофильные грибы прядителей защитных лесных полос Кулундинской степи	85
А. И. Машанов, А. Б. Гукасян, В. Ф. Кобзарь, С. А. Олех, В. Л. Сергеева. Авиационно-бактериологическая борьба с сибирским шелкопрядом в горных лесах Тувы	90
И. А. Терсков, Е. А. Ваганов, В. В. Спилов. Микрофотометрический анализ чешуй некоторых пресноводных рыб	95
В. А. Сухачев, Л. А. Назаров. Морфологическое изучение обонятельного органа байкальского омуля	103
В. М. Шарапов. Устойчивость адиаспор гриба <i>Emmonsia crescens</i> Emmons et Jellison к биотическим факторам	107
В. А. Соколов, Н. П. Мертвецов, Г. В. Костюк. Активность некоторых ферментов у гетерозисных гибридов кукурузы и их исходных линий	112
Г. А. Коваленко, М. П. Павлова, А. С. Лапик, Р. И. Салганик. Способность панкреатической дезоксирибонуклеазы проникать через плацентарный барьер и влияние фермента на эмбриональный и постнатальный периоды развития крыс	117
И. А. Терсков, В. В. Спилов, В. И. Харук. Двухволновой сканирующий микроспектрорефлектометр	121
В. А. Лавровский, В. А. Разворотнев. Чувствительность опухолевых и нормальных клеток к клеточной иммунной реакции <i>in vitro</i>	128
Т. А. Кузнецова, О. Г. Покровская. О видовых различиях кинетической активности каталазы интактных и гемолизированных эритроцитов некоторых животных	133
В. И. Федоров. Об эффекте увеличенного образования ангиотензина после хранения плазмы на холоде	137



- Г. В. Алексеева, В. М. Юнкер, Е. В. Груntenko. Сравнительная морфология тимо-лимфатического аппарата у гибридных и беспородных мышей  
Сообщение 2. Морфология селезенки и лимфоузлов у мышей линий СЗН/He, СЗН/1, А/HeJ, С57BL/6 и беспородных мышей 139
- Н. А. Соловьева, Д. В. Клочков, Л. А. Семенова. Нарушение воспроизводительной функции и другие патологические явления у крыс с наследственной галактоземией 144

## CONTENTS

- O. S. Gulyaev. On the problem of climate reclamation in dry farming in the south of the Western Siberia and North Kazakhstan 3
- T. I. Azmuka. Some features of temperature regime of zonal soils of the middle — taiga priob'ye 10
- L. M. Dremailova. Studies on some reasons of irrigative erosion development 19
- A. V. Naumov. Dynamics of water — soluble carbohydrate in plants of barley during period of vegetation 23
- V. M. Eftimov. About some coefficients of interspecies association 28
- G. P. Gamzikov, N. F. Kochegarova. On nitrogenous structures of chernozems of Western Siberia 31
- L. A. Vichristyuk, F. J. Lazo. The peculiarities of distributions organic matter in sediments of near Selenga delta space in lake Baikal. (Selenga shoal of lake Baikal) 40
- L. I. Malyshev. The genesis of the alpine floras of Siberia 47
- K. A. Sobolevskaya, G. V. Tjurina, V. F. Israilson. Anatomico-morphological Leaf structure of the *Siberian Bupleurum* L. species with the aim of their introduction 55
- A. V. Ronginskaja. A quantitative analysis of the dynamics of secondary forest types in the taiga zone of the south middle Siberia 63
- E. A. Elumeev. The Three — home and sexual threemorphism of the thorny free berry — field 70
- K. I. Osipov, O. I. Resanova, Ts. A. Naidakova, G. G. Nikolaeva, T. A. Snigireva, V. K. Koozmin. Concerning productivity and Chemical composition of *Stellera chamaejasmae* L. 75
- A. I. Fedorova, A. P. Gagulaeva. Relation of *larix sibirica pristipora wesmaeli* resistance to its growth and phenol content 80
- T. K. Kalvish. Entomophilous fungi of pests from protective forest-belts of Kulunda-steppe 85
- A. I. Mashanov, A. B. Guckasjan, V. F. Kobzar, S. A. Oleh, V. L. Sergeeva. Avian and bacteriological fight with the sibirian silkworm in Tuva mountain forests 90
- I. A. Terskov, E. A. Vaganov, V. V. Spirov. Microphotometrical analysis of some freshwater fish scales 95
- V. A. Sukhachov, L. A. Nazarov. Morphological study of the olfactory organ of the baikalian white — fish 103
- V. M. Sharapov. Persistence of adiaspores of *Emmonsia crescens* Emmons et Jellison to biotic factors 107
- V. A. Sokolov, N. P. Mertvetsov, G. V. Kostyk. Study of the activity some enzymes of heterotic maize hybrids and their initial lines 112
- G. A. Kovalenko, M. P. Pavlova, A. S. Lapik, R. I. Salganik. The ability of pancreatic DNase to penetrate through placental barrier and the enzyme effect on embryonal and postnatal development of rats 117
- I. A. Terskov, V. V. Spirov, V. L. Haruk. Dual wavelength scanning microspectro-reflectometer 121
- V. A. Lavrowski, V. A. Razvorotnev. Sensitivity of tumours and normal cells to cellular immune reaction in vitro and some properties of target cells determining this sensitivity 128
- T. A. Kuznetsova, O. G. Pokrovskaya. On species differences of kinetic katalase activity of intact and hemolyzed erythrocytes of some animals 133
- V. I. Fyodorov. On the effect of increased angiotensin formation after cold storage of plasma 137
- G. V. Alexeeva, V. M. Yunker, E. V. Gruntenko. Comparative morphology of the thymo-lymphatic apparatus in some inbred and random-bred mice. Communication 2. Morphology of the spleen and lymph nodes in the СЗН/He, СЗН/1, А/HeJ, С57BL/6 and random-bred mice 139
- N. A. Solovyeva, D. V. Klotchkov, L. S. Semenova. Impairment of the reproductive function and other pathological events in rats with hereditary galactosemia 144

О. С. ГУЛЯЕВ

## О ПРОБЛЕМЕ МЕЛИОРАЦИИ КЛИМАТА В БОГАРНОМ ЗЕМЛЕДЕЛИИ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

Лесостепные и степные районы юга Западной Сибири и Северного Казахстана — крупнейшие поставщики лучшего по качеству продовольственного зерна сильных и твердых сортов яровой пшеницы.

Климат региона континентальный, с холодной малоснежной зимой, коротким, но теплым летом, неустойчивым и недостаточным в южных районах увлажнением, засушливой первой половиной вегетационного периода и большой изменчивостью погоды. Радиационный баланс изменяется по территории от 28 до 45 ккал/см<sup>2</sup> в год. Около 85% тепла поступает в мае — августе. В теплый период на севере региона на испарение расходуется до 80% тепла, на юге — до 50%. Отсюда большие различия температуры воздуха и почвы, соотношение тепла и влаги по зонам. Сумма температур выше 10°C изменяется от 1600° на севере до 2400° на юге. Позднеспелые сорта яровой пшеницы в подтайге и северной лесостепи обеспечены теплом в 75% лет, в южной лесостепи и степи в 90—100% лет. Сумма осадков изменяется по территории от 200 мм на юге до 500 мм на севере. За теплый период выпадает более 75%. Коэффициент увлажнения Докучаева — Высоцкого — Иванова за теплый период (представляющий отношение осадков к испаряемости) изменяется от 0,8 на севере до 0,3 на юге. Степень устойчивости гидротермического режима (коэффициент вариации) изменяется от 30—35% на севере до 60—65% на юге [1].

Разнообразный литологический состав и геоморфологическое строение во взаимодействии с климатом обусловили большую мозаичность и сложность почвенного покрова.

Большая зависимость земледелия от климатических и почвенных условий обуславливает относительно низкую урожайность зерновых в регионе и резкие колебания ее по годам. Задача увеличения валового сбора зерна в Западной Сибири и Северном Казахстане не может быть решена путем увеличения посевных площадей. Этап экстенсивного развития земледелия в Сибири закончен с освоением целинных и залежных земель в 1954—1958 гг. Дальнейшее увеличение сбора зерна возможно за счет повышения урожайности, что связано с интенсификацией производства, т. е. повышением затрат на каждую вновь осваиваемую единицу природных ресурсов. Необходимо решить сложную проблему повышения эффективности и степени использования природных ресурсов, особенно климатических, от которых зависит урожайность. Эта проблема может решаться различными путями.

Один из них — приспособление к особенностям климата: подбор сортов, дающих необходимый урожай при любых условиях года; выбор оптимальных сроков проведения сельскохозяйственных работ. Этот путь был одним из ведущих, однако он имеет ряд недостатков. Во-первых, в связи с большой изменчивостью климатических норм в районе необходимы растения с очень широким диапазоном саморегулирования. Однако известно, что такие растения менее продуктивны. Пример тому — местные сибирские сорта пшениц, возделывавшиеся в XVII—XVIII вв., хорошо приспособленные к местным условиям и обладавшие высокой засухоустойчивостью, но низкой урожайностью. Во-вторых, эффективность оптимальных сроков сева в Западной Сибири и Северном Казахстане недостаточно высока из-за большой изменчивости погоды от года к году и невысокой точностью прогнозов на предстоящий сезон.

Второй путь, требующий относительно высокого уровня развития производительных сил общества, — мелиорация климата. Под мелиорацией понимаем направленное улучшение свойств географической среды с целью максимально полного использования природного потенциала земель, вод, климата, растительности [2]. К климатическим мелиорациям сельскохозяйственного поля следует отнести все мероприятия по устранению или ослаблению неблагоприятных факторов климата приземного слоя воздуха и почвы в соответствии с требованиями к ним культурных растений.

На XXIII и XXIV съездах Коммунистической партии Советского Союза, Пленумах ЦК КПСС (1966 и 1970 гг.) приняты решения о широком развитии мелиорации земель в нашей стране как основы уменьшения зависимости сельского хозяйства от неблагоприятных климатических и других природных условий, получения высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур.

Начало разработке теории мелиорации климата сельскохозяйственного поля было положено А. И. Восейковым. В дальнейшем она получила развитие в работах агроклиматологов П. И. Колоскова, И. А. Гольцберг, Ф. Ф. Давитая и др., в Западной Сибири — А. М. Шульгина, А. П. Сляднева. Отдельные вопросы (в основном регулирование водного баланса) продолжают изучать в научно-исследовательских учреждениях Западной Сибири и Северного Казахстана.

Главным направлением в современных исследованиях стал анализ состояния и обоснование перспектив развития мелиорации климата в богарном земледелии [3]. Кардинальный путь решения проблемы мелиорации климата — орошение. Однако этот путь требует больших затрат труда и средств. В перспективе в регионе предполагается очаговое орошение.

Одно из основных свойств климата региона — недостаточная влагообеспеченность. Зона недостаточного и неустойчивого увлажнения занимает 3/4 территории (южная лесостепь и степи: колючая, типичная, засушливая). Поэтому все мероприятия по мелиорации климата должны быть направлены на регулирование водного режима полей, на создание менее жаркого и более влажного климата приземного слоя воздуха и почвы. В северной лесостепи и подтайге невелики ресурсы тепла для нагревания воздуха и почвы и достаточное или избыточное увлажнение. Основное направление мелиорации климата здесь — уменьшение затрат тепла на испарение и увеличение на нагревание воздуха и почвы.

Регулирование возможно путем воздействия на структуру теплового и водного балансов через изменение свойств подстилающей поверхности и почвы, а также перераспределения тепла и влаги в пространстве и времени. Задача создания оптимальных условий тепло- и влагообеспеченности посевов должна решаться с применением суммы агро-

технических мероприятий: агролесомелиорация, кулисы, парование, снегозадержание, различные способы обработки почвы и др.

Ресурсы влаги вегетационного периода складываются из весенних запасов продуктивной влаги и осадков за период вегетации. В формировании весенних запасов влаги принимают участие осенние осадки, которые усваиваются от 20% в степи до 55% в лесостепи, и зимне-весенние — от 30 до 45% соответственно, т. е. больше половины осадков вневегетационного периода (45—75%) расходуется непроизводительно и составляет резерв мелиорации климата [4]. Приведенные данные характеризуют 1-й уровень мелиорации климата сельскохозяйственного поля в основной массе хозяйств региона.

Роль снегового питания закономерно уменьшается от степи к лесостепи и подтайге и соответственно увеличивается доля дождевого питания, что подмечено ранее для Кулунды В. М. Кравцовым [5] и для Обь-Чумышского плато В. П. Омеляновым [6]. Следовательно, эффективность мероприятий по снегозадержанию в зонах с недостаточным осенним увлажнением почв (степь и южная лесостепь) значительная. При дальнейшем продвижении на север эффективность их снижается. Снежные мелиорации здесь должны проводиться с учетом осеннего увлажнения почвы и в зависимости от погодных условий зимнего периода.

Более высокий уровень использования ресурсов естественного увлажнения достигнут на сортоучастках, в агроопытах, на полях передовых хозяйств. Эти данные приняты за 2-й уровень мелиорации климата в богарном земледелии.

Выявлено, что некоторые агроприемы увеличивают использование осадков вневегетационного периода в 1,2—1,5 раза, причем эффективность их в разных зонах и в разные по увлажнению годы неодинакова. В среднем многолетнем выводе прибавка влаги на декаду сева яровых зерновых по чистому пару составляет 20—30 мм в северной лесостепи и до 50 мм в южной лесостепи и степи, а в отдельные годы и выше. Изучение безотвальной и плоскорезной обработок почвы показало, что весенние запасы продуктивной влаги по ним в степи и лесостепи на 15—40 мм; а в иные годы на 60—75 мм больше, чем по зяби отвальной. Причины более высокого увлажнения по этим агрофонам несколько различаются. Если пары западают и сохраняют влагу предыдущего вегетационного сезона, расходуя ее только на физическое испарение, то по безотвальной и плоскорезной обработке влажность почвы выше за счет дополнительного снегонакопления со смежных территорий или снегозадержания и большего впитывания талых вод. Различные приемы снегонакопления (оставление стерни, снегопахание, кулисы, лукование, бороздование, посадка лесополос и др.) значительно влияют на увеличение зимних осадков.

Оценка водного баланса вневегетационного периода на 1-м и 2-м уровнях мелиорации климата показывает, что накопление весенней влаги в почве до 90% от ПВ (на автоморфных почвах) возможно за счет проведения комплекса мелиоративно-климатических мероприятий в течение всего вневегетационного периода.

Не менее важное значение имеет вегетационный период. В это время происходит расход накопленной к весне почвенной влаги, осадков и тепла, поступающих в течение вегетации растений.

Суммарный расход влаги с поля яровой пшеницы за период посева — восковая спелость на 1-м уровне колеблется от 140—170 мм в сухой степи до 250—270 мм в подтайге. С помощью агротехнических мероприятий возможно перераспределение влаги с вневегетационного периода на вегетационный (от 20—30 до 50 мм в среднем многолетнем выводе [4]). Если в южной лесостепи проблема влагообеспеченности яровых зерновых может быть решена таким образом, то в степи, где испарение больше, этой влаги недостаточно для оптимальной влаго-

обеспеченности зерновых, необходимо орошение. Нужно искать пути повышения эффективности расхода имеющихся ресурсов увлажнения, и возможности для этого есть. К ним следует отнести сортовые мелни- рации, т. е. подбор и селекцию новых сортов возделываемых растений, которые полнее и эффективнее используют имеющиеся ресурсы тепла и влаги: внесение удобрений и способы обработки почвы. Проводить эти мероприятия следует с учетом сложившихся и ожидаемых погодных условий.

Изучение различных способов обработки почвы в регионе показало, что в зоне недостаточного увлажнения более эффективны плоскорезная и безотвальная обработки по сравнению с обычной отвальной вспашкой. По ним выше влажность почвы весной и урожайность зерновых, причем в засушливые годы эффект от применения этих видов вспашки больше, чем в годы с достаточным увлажнением [7—10].

Нашими совместно с Северо-Казахстанской областной опытной станцией исследованиями установлено, что расход влаги на транспирацию по плоскорезной зяби и при посеве по стерне выше на 10—15%, а в периоды кущения и выхода в трубку достигает 78% от суммарного испарения. В целом за вегетацию по ним расходуется на транспирацию 55—60%, причем расход влаги на физическое испарение в абсолютных величинах почти не отличается по вариантам обработки. Так в 1972 г. интенсивность испарения с поверхности почвы составила за период вегетации по зяби отвальной 0,75 по плоскорезной обработке 0,70 и по стерне 0,74 мм в сутки, в 1973 г. 0,96, 0,94, 0,98 мм в сутки соответственно (см. рисунок). Следовательно, при одинаковых тепловых ресурсах расход влаги по вариантам обработки почвы с сохранением стерни идет более рационально.

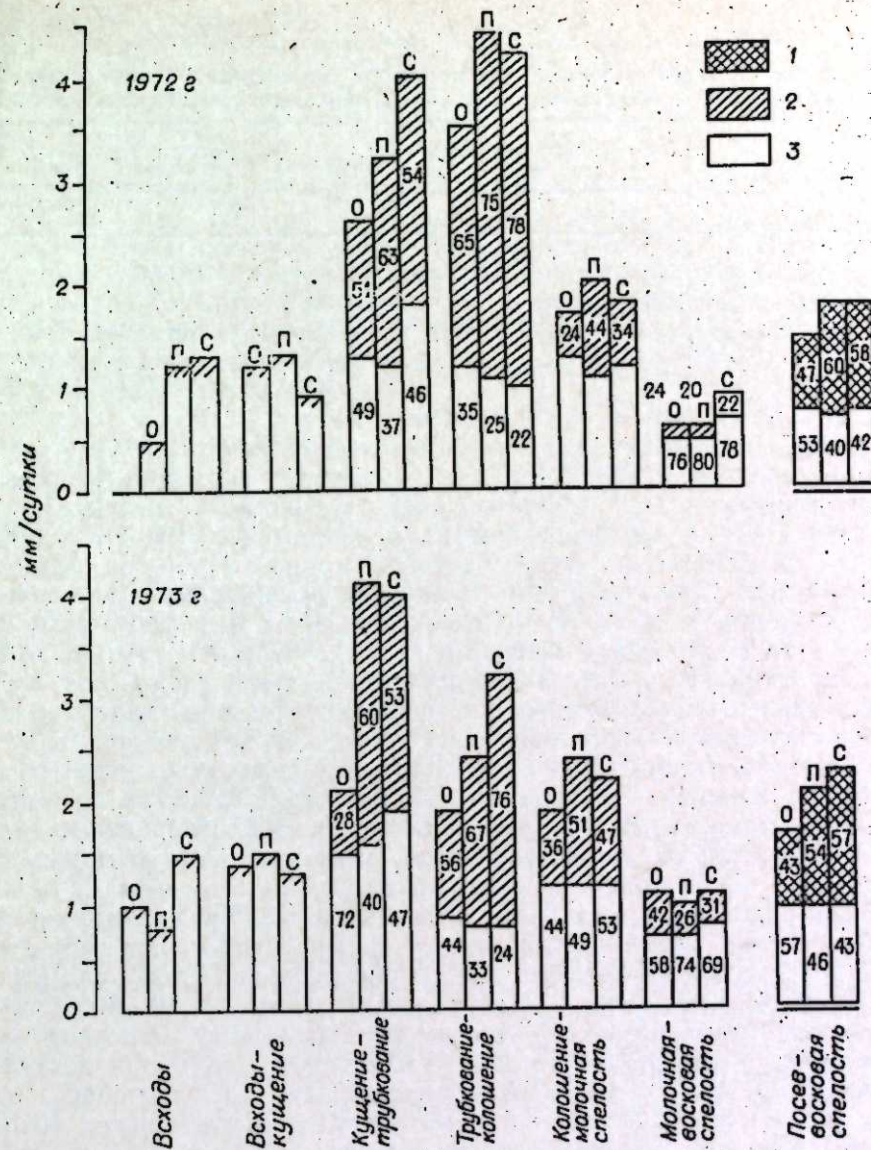
Аналогичные данные по оценке мелиоративного эффекта плоскорезной обработки получены В. П. Панфиловым [11] в Центральной Кулунде. Однако на легких по механическому составу почвах при высоких теплоэнергетических ресурсах в этом районе расход влаги на транспирацию составил менее 50% во все годы наблюдений.

Исследования А. Р. Макарова [12], проведенные в 1968—1970 гг. в Омской области (на границе северной и южной лесостепи), показали, что расход влаги на транспирацию по вариантам обработки почвы примерно одинаков. Это связано с более высоким общим увлажнением здесь по сравнению со степными районами Северного Казахстана и Кулунды.

Нами установлено, что в Северной Кулунде эффективность плоскорезной обработки колеблется по годам в зависимости от условий увлажнения. Так, во влажном для Северной Кулунды 1972 г. климато-мелиоративный эффект от применения плоскорезной обработки не был отмечен. Весенние запасы продуктивной влаги по плоскорезной обработке были на 12 мм, суммарное испарение на 46 и коэффициент увлажнения на 0,1 мм меньше, чем по зяби отвальной. В 1973 г., наоборот, условия увлажнения на плоскорезной обработке почвы были лучше (см. таблицу).

Приведенные данные позволяют сделать вывод о постепенном уменьшении от степи к подтайге климато-мелиоративного эффекта от применения способов обработки почвы с сохранением стерни на поверхности и о пульсирующем смещении северной границы их положительного влияния в засушливые годы к северу, во влажные годы к югу.

Этот вывод подтверждает анализ температурного режима в зависимости от обработки. Поле, имеющее высокую влажность в мае—июне, холоднее в слое почвы (0—20 см) на 1—3° и на 1—2° в воздухе на высоте 0,5 м. С июля месяца, когда влажность почвы по полям выравнивается и растения полностью закрывают почву, устанавливается и температура. Вероятно, такой температурный режим является одним



Интенсивность и структура испарения в различные периоды вегетации яровой пшеницы по зяби отвальной (О), по зяби плоскорезной (П) и при посеве по стерне (С) в умеренно-засушливой степи (с. Чаглы Северо-Казахстанской обл.).

1, 2 — расход влаги на транспирацию, 3 — физическое испарение. (В период от исхода до кущения яровой пшеницы расход показан как испарение с поверхности почвы в связи с незначительной долей транспирации в суммарном расходе влаги с поля).

из основных препятствий распространения безотвальной и плоскорезной обработки в зону недостаточной теплообеспеченности и избыточного увлажнения для зерновых, так как это влечет к недобору тепла в почве около 60—100°C сумм температур выше 10°C в начале вегетации, а по этой причине увеличение засоренности полей из-за более поздних всходов сорняков.

Об отрицательных последствиях дополнительного весеннего увлажнения почвы в зоне с достаточным и избыточным увлажнением можно предположить, исходя из данных вегетационных опытов А. И. Коровина [13]. Им установлено, что под влиянием низких положительных температур почвы (6—8°C) в самом начале вегетации, ко-

Таблица 1

Водопотребление и гидротермический режим поля в зависимости от способа обработки почвы в различные по увлажнению годы (с. Калачи Карасукского р-на, Новосибирской обл.)

Виды обработки почвы	Запасы продуктивной влаги, мм		Осадки за период, мм	Суммарный расход влаги за период: посев—всходы—взр. спелость, мм	Коэффициент увлажнения по Слядневу—Сенникову
	на сев	на уборку			
1972 г.					
Отвальная зябь (20—22 см)	84,9	43,6	117,3	158,7	1,0
Плоскорезная зябь (10—12 см)	72,7	77,0	117,3	113,0	0,9
1973 г.					
Отвальная зябь (20—22 см)	41,2	1,1	72,7	112,8	0,42
Плоскорезная зябь (10—12 см)	71,6	3,3	72,7	141,3	0,51

нечный урожай снижается. Это снижение в период посев — всходы зависит от сорта и колеблется от 12 до 30%, в период всходы — 3-й лист — от 22 до 36% и в период посев — 3-й лист — от 31 до 37%. Длина вегетационного периода возрастает на 5—10 дней. Роль других мероприятий и их пространственная эффективность по мелиорации климата сельскохозяйственного поля имеет те же закономерности, что и способы обработки почвы. Следует отметить, что меры по улучшению или ослаблению влияния неблагоприятных факторов климата во многом зависят от погодных условий года. Относительно благоприятные гидротермические условия для возделывания зерновых культур приходится на большую территорию до 75% западной части региона (Тоболо-Ишимская равнина), в восточной части — до 50%. При увеличении суммарного расхода влаги с поля за счет перераспределительных мелиораций, при повышении эффективности расходования этой влаги зона оптимального увлажнения в Приуральской части до 80—90% и в восточной части региона до 70% в многолетнем выводе. В период нарастания цикла увлажнения эта зона, смещаясь к югу, будет несколько увеличиваться, при нисходящей — уменьшаться [14], смещаясь, соответственно, к северу. В годы сильных засух зона уменьшится до 50% и более [15].

Анализ накопленных материалов позволяет отметить, что к настоящему времени лучше изучен вопрос оценки степени использования ресурсов увлажнения и влияния на этот процесс агротехнических мероприятий, мало исследована эффективность использования этих ресурсов. Последняя задача должна решаться совместно с задачей оценки степени и эффективности использования ресурсов тепла в богарном земледелии, еще совершенно не разработанной в регионе. Проблема тепловых мелиораций здесь только начинает получать развитие как в теоретическом плане, так и в разработке практических рекомендаций для богарного земледелия.

При разработке практических мероприятий по мелиорации климата сельскохозяйственного поля в богарном земледелии необходимы: комплексные исследования гидротермического режима приземного слоя воздуха и почвы и изменение его под их воздействием; увязка выявленных закономерностей с погодными условиями года, а также с кратко- и долгосрочными прогнозами изменения погодных и климатических условий; выделение районов с различной степенью климатомелиоративного эффекта, т. е. районирование. Успешность решения этих задач во многом связана с решением проблем почвенной климатологии, описание и ана-

лиз которых даны А. М. Шульгиным [16] и А. П. Слядневым [17] и задачами почвенно-физических исследований в регионе, сформулированных В. П. Панфиловым [18].

## ВЫВОДЫ

Уменьшение зависимости сельскохозяйственного производства от погодных условий требует дальнейшей разработки теории и практики мелиорации климата в богарном земледелии региона. К настоящему времени наибольшее распространение получили приемы регулирования неблагоприятных условий увлажнения, проблема тепловых мелиораций только начинает развиваться.

Задача создания оптимальных условий тепло- и влагообеспеченности сельскохозяйственного поля в богарном земледелии может быть решена применением комплекса агротехнических мероприятий, которыми располагает современная наука и техника. Однако применение этих мероприятий необходимо строго дифференцировать по почвенно-климатическим зонам и районам и оперативно маневрировать в зависимости от сложившихся и ожидаемых погодных и почвенно-климатических условий.

Разработка теоретических и практических рекомендаций по мелиорации климата сельскохозяйственного поля должна строиться на основе оценки степени и эффективности использования ресурсов климата в земледелии региона.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
19/III 1975

## ЛИТЕРАТУРА

1. Сенников В. А., Сляднев А. П., 1972. Агроклиматические ресурсы юго-востока Западной Сибири и продуктивность зерновых культур. Л., Гидрометеоиздат, 150 с.
2. Шульгин А. М. 1972. Мелиоративная география. М., «Высшая школа», 209 с.
3. Сляднев А. П. 1968. О проблеме мелиорации климата Западной Сибири. — В кн.: Вопросы географии Западной Сибири, вып. 2. Новосибирск, «Наука», с. 3—14.
4. Гуляев О. С., Кравцов В. М., Сляднев А. П. 1973. Естественные ресурсы увлажнения и степень их использования. — Изв. Новосибирского отд. геогр. об-ва, вып. 6. Новосибирск, «Наука», с. 18—24.
5. Кравцов В. М. 1973. Физико-географические условия и процессы формирования весенних запасов продуктивной влаги в Кулунде. — В кн.: Почвенная климатология Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 85—99.
6. Омелянов В. П. 1973. Физико-географические условия формирования весенних запасов продуктивной влаги в почве на правобережье р. Оби в пределах Алтайского края. — Изв. Новосибирского отд. географ. об-ва, вып. 6. Новосибирск, «Наука», с. 25—36.
7. Бараев А. И. 1970. Основы системы земледелия в засушливой зоне. Повышение засухоустойчивости зерновых культур. М., «Колос», с. 18—32.
8. Сдобников С. С. 1968. Засухе — заслон. — В кн.: Зерно Сибири. «Россельхозиздат», М., с. 138—143.
9. Иванов В. Т. 1971. Способы обработки почвы и урожай зерновых культур. — Тр. Сев.-Казахстанской обл. с.-х. опытной станции, т. V. Алма-Ата, «Кайнар», с. 48—56.
10. Юферов В. И. 1963. Безотвальная обработка почвы. М., «Россельхозиздат», 87 с.
11. Панфилов В. П. 1973. Физические свойства и водный режим почвы Кулундинской степи. Новосибирск, «Наука», 260 с.
12. Макаров А. Р. 1970. Водный баланс почвы под пшеницей при разных обработках. — Научные тр. СибНИИСХоза, № 15, Омск, с. 19—22.
13. Коровин А. И. 1971. Экспериментальное изучение влияния низких положительных температур и заморозков в начале вегетации растений на их рост, развитие, минеральное питание и продуктивность. — Тр. ИЭМ, вып. 22, М., Гидрометеоиздат, с. 3—32.
14. Сляднев А. П. 1972. Климатические ресурсы сельского хозяйства Западной Сибири. — Географические проблемы Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 107—143.

15. Гуляев О. С., Сеиников В. А., Сляднев А. П. 1973. Водные ресурсы зернового хозяйства черноземной зоны Западной Сибири и обеспеченность оптимальных условий увлажнения.— В кн.: Экономико-географическое прогнозирование, вып. 2. Иркутск, с. 163—165.
16. Шульгин А. М. 1972. Климат почв и его регулирование. Л., Гидрометеониздат. 341 с.
17. Сляднев А. П. 1974. О проблемах почвенной климатологии Западной Сибири.— Докл. сб. почвоведов к X Междунар. конгрессу почвоведов. Новосибирск, «Наука», с. 54—71.
18. Панфилов В. П. 1974. Современное состояние и задачи почвенно-физических исследований в Сибири.— Докл. сб. почвоведов к X Междунар. конгрессу почвоведов. Новосибирск, «Наука», с. 25—35.

O. S. Gulyaev

### ON THE PROBLEM OF CLIMATE RECLAMATION IN DRY FARMING IN THE SOUTH OF THE WESTERN SIBERIA AND NORTH KAZAKHSTAN

The paper deals with the recent status of theory and practice of the climate reclamation in dry farming of one of the largest cereal region of the country. Some writers' and literature data have been summarized concerning the evaluation of the use of moisture resources in grain husbandry of the region when the levels of climate reclamation are different. Heat and water regimes of spring wheat field have been shown as influenced by agrotechnical method, the geographical features have been taken into consideration. Imperative need has been shown for working out of the theory and practice of heat reclamation in dry farming. An approach to the solution of this problem has been elucidated.

A spatial evaluation has been given for the possible changes in heat and moisture supply of spring crops as influenced by agronomical practice in climate reclamation.

УДК 631+551.582

Т. И. АЗЬМУКА

### НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА ЗОНАЛЬНЫХ ПОЧВ СРЕДНЕТАЕЖНОГО ПРИОБЬЯ

Тепловой режим почвы, так же как водный и воздушный режимы, существенно влияет на почвообразовательный процесс, плодородие почвы и продуктивность растений. Чтобы рационально использовать и регулировать тепловой режим почв, необходимо знать общие закономерности и конкретные особенности его проявления в тех или иных почвах.

Гидротермическому режиму почв посвящены исследования А. М. Шульгина [1], В. Н. Димо [2], Л. Э. Инт [3], И. А. Гольцберг [4], Г. М. Дзюба [5], Л. В. Воронина [6, 7] и др. Однако этот вопрос еще требует уточнения для одних почв, всестороннего изучения для других. Гидротермические условия таежных почв изучены слабо, а имеющиеся в литературе климатологические данные в основном относятся к аэроклимату. В настоящей статье рассматривается термический режим почв среднетаежного Приобья в пределах Томской и севера Новосибирской областей по материалам наблюдений метеостанций и полевых исследований.

Термические условия характеризуются температурами на разной глубине, максимальными и минимальными температурами по месяцам,

сезонам года, суточными и годовыми амплитудами, повторяемостью температур в различных пределах, суммами температур и другими показателями. Из большого числа показателей термического режима почв нами особо выделены температуры на поверхности почвы и в корнеобитаемом слое большинства сельскохозяйственных растений в теплый период. Для глубоких слоев представляют интерес запасы «тепла и холода», глубины проникновения отрицательных температур.

Годовой цикл. Среднегодовые и среднесезонные температуры почвы — результат процессов теплообмена в самой почве и в системе почва — воздух для оголенных участков или горная порода — растение — приземный слой воздуха, мало изменяются по профилю глубины и довольно близки. Однако песчаные почвы теплее суглинистых (на 1—1,5°), подзолистые почвы холоднее дерново-подзолистых в одной климатической зоне, а дерново-подзолистые почвы средней тайги холоднее, чем эти же почвы южной тайги (табл. 1).

Температурный режим почв Приобья в холодный период находится в прямой зависимости от высоты снежного покрова, который защищает почву от сильного выхолаживания и промерзания. Высота снежного покрова вместе с генетическими особенностями почвы создает различия в промерзании почвы (табл. 2). В холодный месяц года — январь — серые лесные почвы подтайги Приобья самые холодные, за ними идут дерново-подзолистые, а затем подзолистые до слоя 80 см; с 80 см и глубже термические условия выравниваются для всех типов почв. Таким образом, межзональные различия в температурном режиме таежных почв Приобья определяются климатическими условиями зимы.

Степень континентальности температурного режима почв уменьшается с увеличением глубины и утяжелением механического состава, что подтверждают амплитуды температур почвы (см. табл. 1).

Температура почв с увеличением глубины изменяется криволинейно (рис. 1). Отчетливо выделяются кривые инсоляционного и радиационного типов распределения температуры с глубиной. Тепло нарастает интенсивно с мая по июль в полуметровом слое, глубже процесс замедляется. Продолжительность периода нарастания тепла на больших глубинах выше, чем в верхних слоях. Например, на глубине 20 см продолжительность периода роста температур составляет три месяца, что в два раза меньше, чем на уровне 320 см.

Общие закономерности распределения тепла с увеличением глубины, сопутствуемые процессами оттаивания, нагревания, охлаждения и свойствами самой почвы, лучше всего отражаются в суммах температур выше определенных пределов, в пространственном распространении их и распределении по глубинам. Корнеобитаемый слой почвы большинства сельскохозяйственных растений обладает активными температурами, а подпочва постоянно имеет положительные температуры. Активные температуры проникают на глубину более полутора метров, распространение же сумм температур выше 15° ограничено слоем 0—20 см (табл. 3). Запасы тепла в почве, выраженные суммой температур выше 0° ( $\Sigma t > 0$ ), значительно выше запасов холода ( $\Sigma t < -0^\circ$ ) и достаточно велики в верхних слоях (0—20 см) и глубже (320 см). Для всей таежной зоны характерно преобладание в году отрицательных сумм в воздухе над положительными, и это преобладание возрастает к северу, достигая 700—900°.

Следовательно, температура почв среднетаежного Приобья определяется зональным приходом тепла, его перераспределением в зависимости от снежного и растительного покрова, а при прочих равных условиях физическими свойствами почвы — механическим составом и генетическим типом почвы.

Температурный режим. Температуры почвы в теплый период года оказывают наибольшее влияние на жизнь и продуктивность

Таблица 1

## Температурный режим почв (годовой цикл)

Тип почвы, механический состав	Слон	Температура			
		год	I	VII	амплитуда
<b>Средняя тайга</b>					
<i>Напас</i>					
Подзолистая тяжелосуглинистая	Воздух, 2 м	-2,8	-22,4	17,2	39,6
	Поверхность почвы, 0	-3,0	-24,0	20,0	44,0
	Глубины, см: 20	4,7	-1,3	13,4	14,7
	40	4,7	-0,3	11,2	11,5
	80	4,6	0,8	7,3	6,5
	160	4,2	2,2	3,8	1,6
320	4,4	4,2	1,6	2,6	
<i>Васюганское</i>					
Подзолистая песчаная	Воздух, 2 м	-1,6	-20,6	17,4	38,0
	Поверхность почвы, 0	-2,0	-23	20,0	43,0
	Глубины, см: 20	4,9	-0,3	11,4	11,7
	40	5,1	1,0	9,2	8,2
	80	5,2	2,3	6,2	3,9
	160	5,3	4,8	3,8	1,0
<i>Александровское</i>					
Дерново-подзолистая суглинистая	Воздух, 2 м	-2,6	-21,5	17,1	38,6
	Поверхность почвы, 0	-3,0	-23,0	20,0	43,0
	Глубины, см: 20	4,3	-1,7	11,7	13,4
	40	4,5	-0,4	9,7	10,1
	80	4,6	1,2	6,8	5,6
	160	4,7	2,6	3,9	1,3
<i>Парабель</i>					
Дерново-подзолистая суглинистая	Воздух, 2 м	-1,9	-21,2	17,3	38,5
	Поверхность почвы, 0	-2,0	-22,0	26,0	48,0
	Глубины, см: 20	3,7	-3,3	12,6	15,9
	40	4,1	-1,6	10,9	12,5
	80	4,2	0,1	7,2	7,1
	160	4,3	1,9	3,5	1,6
320	4,3	4,2	2,4	1,8	
<b>Южная тайга</b>					
<i>Колпашево</i>					
Дерново-подзолистая суглинистая	Воздух, 2 м	-1,5	-21,0	17,9	38,9
	Поверхность почвы, 0	-1,0	-22,0	21,0	43,0
	Глубины, см: 20	3,9	-3,3	12,7	16,0
	40	4,2	-2,3	10,9	13,1
	80	4,6	-0,3	8,6	8,9
	160	4,8	1,5	5,5	4,0
320	4,8	3,9	3,0	0,9	
<i>Тутало-Чулым</i>					
Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая	Воздух, 2 м	-2,0	-20,2	17,2	37,4
	Поверхность почвы, 0	-2,0	-22,0	21,0	43,0
	Глубины, см: 20	4,9	-1,9	14,3	16,2
	40	4,8	-0,9	12,1	13,0
	80	5,0	0,5	9,2	8,7
	160	5,1	1,9	5,7	3,8
320	5,2	4,1	2,7	1,4	
<i>Чаинское</i>					
Дерново-подзолистая глинистая	Воздух, 2 м	-1,4	-20,6	17,5	38,1
	Поверхность почвы, 0	-1,0	-22,0	21,0	43,0
	Глубины, см: 20	4,2	3,7	13,4	17,1

Продолжение табл. 1

Тип почвы, механический состав	Слон	Температура, °C			
		год	I	VII	амплитуда
	40	4,4	-1,4	9,8	11,2
	80	4,4	1,4	7,1	5,7
	160	4,5	2,1	3,4	1,3
	320	4,2	4,0	2,2	1,8
<i>Колпашево</i>					
Подзолистая супесчаная	Воздух, 2 м	-1,5	-21,0	17,9	38,9
	Поверхность почвы, 0	4,6	-2,2	13,0	15,2
	Глубины, см: 20	4,8	-0,6	10,8	11,4
	40	4,9	0,7	8,2	7,5
	80	5,0	2,2	5,2	3,0
	160	4,8	4,3	3,0	1,3
<i>Подтайга</i>					
<i>Томск</i>					
Темно-серая лесная суглинистая	Воздух, 2 м	-0,6	-19,2	18,1	37,3
	Поверхность почвы, 0	0,0	-20,0	28,0	48,0
	Глубины, см: 20	4,5	-4,2	13,8	18,0
	40	4,5	-2,3	10,7	13,0
	80	4,5	-0,2	7,8	8,0
	160	4,8	2,2	4,5	2,3
320	5,0	4,6	3,1	1,5	

почвы, а суммы активных температур почвы ( $\sum t > 10^\circ\text{C}$ ) являются основным показателем ее тепловых ресурсов и относятся к существенным данным сельскохозяйственной характеристики климата ее, так как частично определяют распространение тех или иных культур.

Таблица 2

## Глубины промерзания почв (см)

Тип почвы, механический состав	Пункт измерения	Глубины промерзания		
		средняя	наибольшая	наименьшая
<b>Средняя тайга</b>				
Дерново-подзолистая, суглинистая	Парабель	140	190	114
	Васюганское	109	139	62
<b>Южная тайга</b>				
Дерново-подзолистая, тяжелосуглинистая	Колпашево	102	150	46
	Старца	123	149	40
Дерново-подзолистая, суглинистая	Молчаново	164	246	135
	Бакчар	118	131	90
Подзолистая, тяжелосуглинистая	Пудино	123	215	74
<b>Подтайга</b>				
Темно-серая лесная, суглинистая	Томск	110	135	70
	Кожвиниково	150	175	150



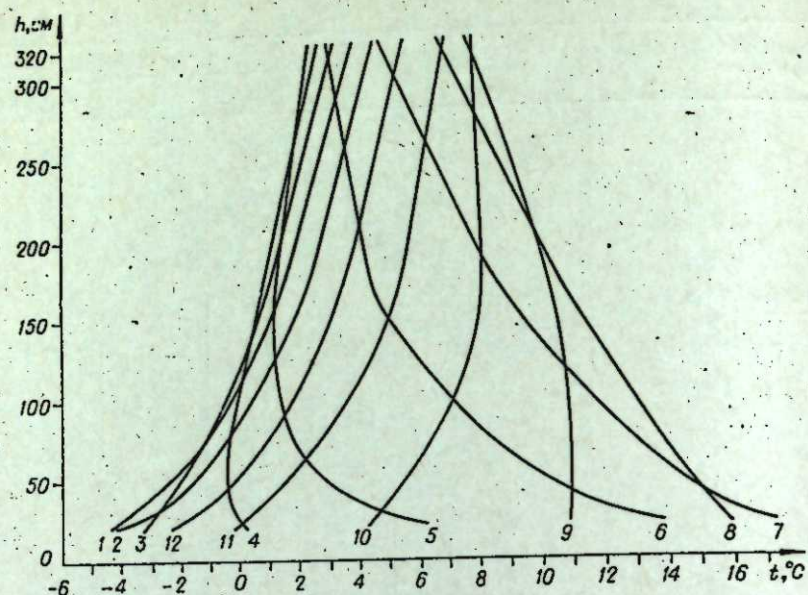


Рис. 1. Изменения температуры почвы с глубиной.

Суммы температур выше  $10^{\circ}$  на поверхности почвы ( $\Sigma t_n > 10^{\circ}\text{C}$ ) и на глубине 20 см ( $\Sigma t_{20} > 10^{\circ}\text{C}$ ) рассматривались нами по многолетним наблюдениям и на оголенном участке. Участок в течение лета перекапывался, что приближало условия наблюдений к пахотному полю.

Пространственное распределение сумм температур почвы выше  $10^{\circ}$  на глубине 20 см так же, как и  $\Sigma t > 10^{\circ}$  в воздухе, подчинено закону широтной зональности (рис. 2), но изменяется в более широких пределах. Так, изменение  $\Sigma t > 10^{\circ}$  в воздухе в пределах таежного Приобья Томской области с юга на север составляет  $400^{\circ}$ , а изменение  $\Sigma t_{20} > 10^{\circ} - 650^{\circ}$ .

Широтное распределение тепла в почве внутри климатических подзон нарушается под воздействием местных природных факторов. Отклонение от зонального размещения связано с типом и механическим составом почвы, заболоченностью ее, характером растительности и антропогенными факторами — распаханностью, вырубкой и гарями. Для подзолистой почвы среднетаежного Приобья  $\Sigma t_{20} > 10^{\circ}$  составляют  $1200-1300^{\circ}$ , для южнотаежного —  $1450-1500^{\circ}$ . Дерново-подзолистые почвы южной тайги Приобья обладают большими ресурсами тепла,  $1500-1600^{\circ}$ . Для серых лесных почв  $\Sigma t_{20} > 10^{\circ}\text{C}$  находятся в грациях  $1700-1750^{\circ}$  для подтайги,  $1600-1650^{\circ}$  для южной тайги. Ресурсы тепла в почве подчиняются закону географической зональности и в первую очередь определяются зональным приходом тепла, а затем типом и механическим составом почвы.

Продолжительность периода с  $\Sigma t_{20} > 10^{\circ}$  отражает те же закономерности, что и  $\Sigma t_{20} > 10^{\circ}$ , но с меньшей изменчивостью с севера на юг (см. рис. 2).

Средняя температура почвы на глубине 20 см за теплый период (май — сентябрь) по рассматриваемой территории таежного Приобья изменяется от  $8,7$  до  $19^{\circ}$ , нарастая с севера на юг от подзолистых почв к серым лесным. Распределение средних температур почвы на глубине 20 см также носит черты зональности. Количественные характеристики могут изменяться по территории в пределах нескольких градусов даже для одной почвенной разности. Например, среднемесячная температура июля дерново-подзолистых почв изменяется от  $16$  до  $19,5^{\circ}$  по территории. Это изменение вызвано механическим составом почвы и приходом

Таблица 3

Суммы температур в почве, рассчитанные по многолетним наблюдениям метеостанций

Почва	Глубина	$\Sigma t < -0$	$\Sigma t > 0$	$\Sigma t > 5$	$\Sigma t > 10$	$\Sigma t > 15$	
<b>Средняя тайга</b>							
<i>Александровское</i>							
Дерново-подзолистая глинистая	су-	20	165	1775	1586	1290	486
		40	67	1692	1455	1164	
		80		1665	1443	1056	
		160		1689	1065	306	
		320					
<i>Васюганское</i>							
Подзолистая песчаная		20					
		40	72	1798	1530	1530	
		80	0	1736	1563	1098	
		160	0	1878	1519	657	
		320	0	1899	1320	0	
<i>Парабель</i>							
Дерново-подзолистая глинистая	су-	20	471	1800	162	3 1623	942
		40	240	1704	1494	1494	
		80		1560	1434	1035	
		160		1422	1032		
		320		1539	894		
<i>Напас</i>							
Подзолистая тяжелосу- глинистая		20	180	1857	1674	1389	987
		40	75	1670	1451	1451	
		80	3	1644	1470	711	
		160		1657	1086	615	
		320		1600	943		
<b>Южная тайга</b>							
<i>Колпашево</i>							
Дерново-подзолистая желосуглинистая	тя-	20	468	1920	1668	1668	1109
		40	288	1794	1539	1539	
		80	90	1698	1554	1116	
		160		1635	1320	927	
		320		1668	1014		
<i>Колпашево</i>							
Подзолистая супесчаная		20	264	1987	1668	1668	969
		40	90	1818	1539	1539	
		80		1764	1554	1116	
		160		1794	1320	651	
		320		1743	1014		
<i>Чаинское</i>							
Дерново-подзолистая глинистая	су-	20	189	1946	1839	1683	981
		40	69	1752	1626	1179	
		80		1647	1461	1056	
		160		1623	1248	618	
		320		1509	759		
<i>Тутало-Чулым</i>							
Дерново-подзолистая желосуглинистая	тя-	20	246	1992	1758	1758	999
		40	130	1863	1614	1614	
		80	24	1807	1632	1161	
		160		1836	1410	996	
		320		1756	1311		
<b>Подтайга</b>							
<i>Томск</i>							
Темно-серая лесная глинистая	су-	20	445	2049	1920	1734	933
		40	294	1847	1692	1533	
		80	72	1704	1536	1101	
		160		1725	1302	639	
		320		1821	1074		

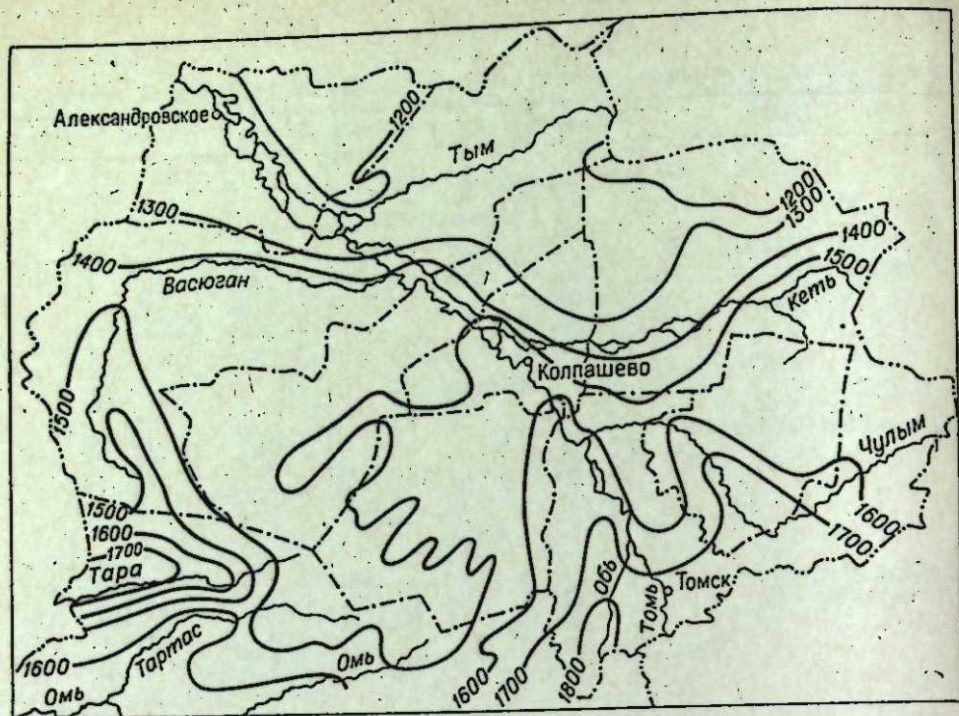


Рис. 2. Сумма температур выше 10° на глубине 20 см.

тепла на ее поверхность. Е. П. Архипова [8] определила поправки к температуре почвы на механический состав. Пользуясь этими поправками, нужно установить температуру песчаной и супесчаной почв в любом пункте.

Способность почв поглощать тепло лучистой энергии солнца, поступающей на земную поверхность, можно оценить через коэффициент нагреваемости почв ( $K$ ), впервые предложенный В. Н. Димо [9]. Коэффициент нагреваемости выражает отношение суммы температур почвы выше 10° на глубине 20 см к сумме температур в воздухе выше 10°:  $K = (\sum t_{20 > 10^\circ}) / (\sum t > 10^\circ)$ . Эта характеристика температурного режима почв учитывает влагоемкость, теплоемкость и температуропроводность почвы и в первую очередь определяется зональностью распределения тепла, затем почвенной разностью и механическим составом. Коэффициент нагреваемости почв — емкостная характеристика температурного режима. Он может быть использован для сравнительной оценки теплоресурсов в пахотном слое и в воздухе. Чем выше числовые значения показателя нагреваемости, тем больше потенциальная возможность испарения.

Серые лесные почвы подтайги имеют теплообмен, направленный от почвы к воздуху, большую возможность испарять влагу и обладают большими ресурсами тепла, чем воздух. Для дерново-подзолистых и подзолистых почв эти свойства противоположны.

В среднетаежной подзоне Приобья подзолистые и дерново-подзолистые почвы холоднее воздуха ( $K_n = 0,85-0,95$ ). Температура почв южнотаежной подзоны также свидетельствует о недостаточной прогреваемости почв ( $K_n = 0,95-1,00$ ). Соотношение сумм активных температур почвы и воздуха в подтайге Приобья для серых лесных почв выше 1 ( $K_n = 1,00-1,03$ ).

Термоградиенты системы воздух — почва и внутрипочвенные изменяются во времени и пространстве значительно. В период нарастания тепла термоградиенты суглинистых почв меньше, чем супесчаных, а в

период прогрева больше. Для всех автоморфных почв среднетаежного Приобья характерны положительные термоградиенты с мая по июль в пахотном слое, а в остальное время года — отрицательные. Положительные термоградиенты в мае — июне свидетельствуют о направленном вниз термопереносе от более теплых верхних слоев к более холодным нижним.

Поверхность почвы с одевающим ее покровом — главный резервуар, аккумулирующий лучистую энергию солнца. Остаточная солнечная радиация определяет активность теплообмена в глубине почвы.

Ресурсы тепла на поверхности почвы больше, чем в пахотном слое. Закон географической зональности находит довольно яркое выражение в пространственном размещении сумм температур выше 10° на поверхности почвы (рис. 3). Температурный режим поверхности почвы в теплый период имеет те же особенности, что и в пахотном слое, но здесь проявляется большая континентальность.

Из показателей термического режима поверхности почв особый интерес представляют даты перехода средней суточной температуры через 10 и 15°, так как они могут быть использованы в качестве агроклиматических показателей проведения полевых работ.

Получена тесная зависимость ( $r = 0,98$ ) между фактическими среднепогодными сроками сева яровой пшеницы и среднепогодными датами перехода средней суточной температуры поверхности почвы через 10° в период подъема температур. Эту зависимость можно выразить эмпирически:  $D_{сева} = D_{10} + 1$ , где  $D_{сева}$  — дата сева яровой пшеницы;  $D_{10}$  — дата перехода среднесуточной температуры на поверхности почвы через 10° весной. Полученная связь позволяет ориентировочно определять сев яровой пшеницы по термическим условиям поверхности почвы весной.

Дата перехода среднесуточной температуры поверхности почвы через 15° в период падения температур хорошо согласуется с датами сева озимой ржи. В основном в южнотаежном Приобье озимую рожь сеют после перехода среднесуточной температуры на поверхности почвы через 15° спустя один — три дня, а в среднетаежном Приобье на один — три дня раньше перехода температуры через 15°. Эту зависимость можно записать эмпирически:  $D_{сева} = D_{15} \pm 3$ , где  $D_{сева}$  — дата сева озимой ржи;  $D_{15}$  — дата перехода среднесуточной температуры на поверхности почвы через 15° осенью.

Между температурой воздуха и почвы существуют определенные зависимости. В частности, даты перехода температуры на поверхности почвы через 10° в период подъема находятся в зависимости от соответствующих дат в воздухе на последний день пентады:  $D_n = 9 + 4N$ , где  $D$  — дата перехода через 10° на поверхности почвы;  $N$  — номер пентады в месяце, в который произошел переход через 10° на поверхности почвы. Используя эту зависимость, можно по дате перехода среднесуточной температуры на поверхности почвы через 10° определить, когда произойдет соответствующий переход в воздухе. Например, если дата перехода на поверхности почвы — 15 мая (т. е.  $D_n$  запишется как  $D_3$ ), тогда в воздухе она будет 21 мая.

Таким образом, температурный режим среднетаежных почв Приобья формируется в процессе сложного взаимодействия большого числа факторов: рельефа, климата в приземной атмосфере, деятельного слоя почвы и подстилающих пород.

Температура почв изменяется зонально и провинциально. Зональные различия соответствуют распределению сумм солнечного тепла, поэтому почвы средней тайги холоднее, чем южной, а почвы южной тайги холоднее подтаежных почв.

Внутризональные изменения в термическом режиме почв, образование местных региональных режимов во многом определяются специ-

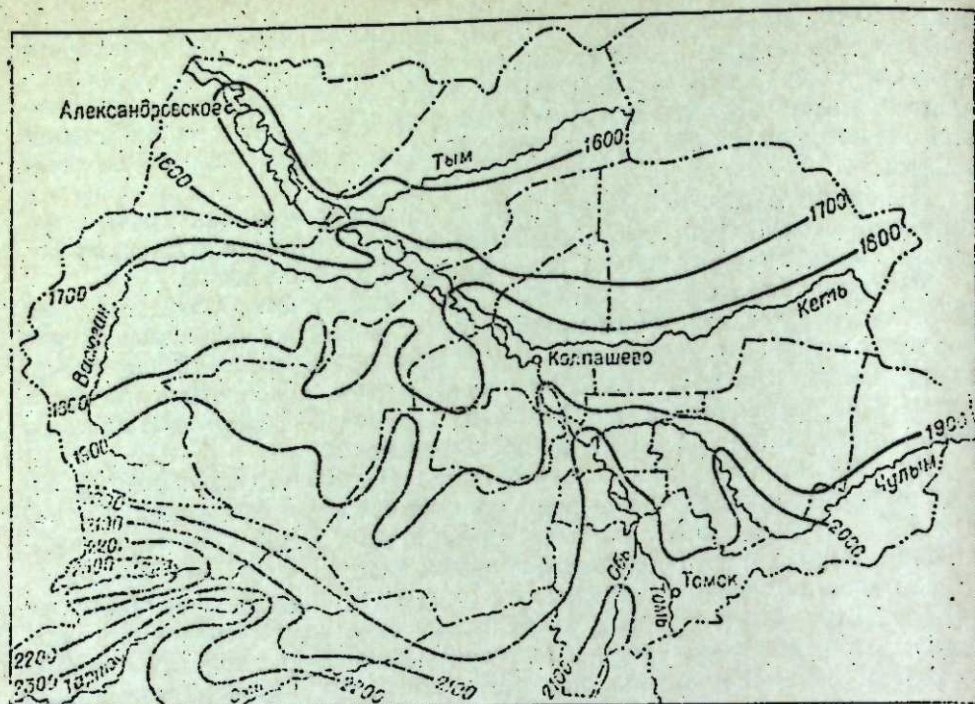


Рис. 3. Сумма температур выше 10° на поверхности почвы.

фическими особенностями самой почвы, в том числе неоднородностью механического состава и различием в содержании гумуса и увлажнения.

В результате изменения теплоемкости и температуропроводности почвы с глубиной температурные различия почв ярче всего прослеживаются в поверхностном и пахотном слоях. Годовые колебания температур автоморфных почв на рассматриваемой территории распространяются до 80 см. Наступление минимума и максимума в почвах с глубиной запаздывает. Анализ среднедекадных, среднемесячных и годовых температур, а также запасов тепла и холода на различных глубинах указывает на зональный характер распределения этих характеристик.

Отдельные показатели термического режима почв характеризуют агроклиматические условия производства сельскохозяйственных работ, ресурсов тепла корнеобитаемого слоя и могут быть использованы в практике. К ним относятся дата перехода температуры на поверхности почвы через 10° весной и через 15° осенью, суммы среднесуточных температур выше 10° в пахотном слое и на поверхности почвы, коэффициент нагреваемости почвы.

В условиях таежного Приоб'ья самые теплые — зональные почвы подтайги: серые лесные, дерново-подзолистые.

Различия, возникающие из-за неоднородности механического состава почв, могут не уступать по величине различиям генетического ряда. Подзолистые почвы — песчаные и могут быть теплее серой лесной тяжелосуглинистой в пределах одной климатической подзоны.

#### ВЫВОДЫ

1. Ведущими факторами формирования термического режима почв Приоб'ья являются зональный приход тепла и его перераспределение в зависимости от снежного и растительного покрова, а при прочих равных условиях физические свойства почвы — механический состав, гумусность.

2. В связи с обширностью территории таежного Приоб'ья, сложным сочетанием зонального прихода тепла, увлажнения и теплофизических свойств почвы температура почв разнообразна. Самые теплые — почвы подтайги: серые лесные, дерново-подзолистые, подзолистые облегченного механического состава.

3. Показатели термического режима почв во многом определяют условия проведения сельскохозяйственных работ. Сведения о датах перехода температуры почвы через определенные пределы необходимы для определения сроков сева зерновых культур.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
19/III 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Шульгин А. М. 1972. Климат почвы и его регулирование. Гидрометиздат. 35 с.
2. Димо В. Н. Тепловой режим почв СССР. М., «Колос», 358 с.
3. Инт Л. Э. 1971. Тепловой баланс поверхности осушенных минеральных почв. — В кн.: Климат почвы. Л., Гидрометиздат, с. 197—203.
4. Гольцберг И. А., Силицина Н. И., Струнникова З. А. 1973. Агроклиматология. Гидрометиздат. 343 с.
5. Дзюба Г. М., Сенников В. А. 1969. Запасы продуктивной влаги в почве на дату сева в Барабе. — В кн.: География Западной Сибири. Новосибирск, с. 17—26.
6. Воронина Л. В. 1970. Тепловой режим природных комплексов Северной Кулунды. — В кн.: Гидроклиматические ресурсы Сибири и их использование. Новосибирск, с. 19—35.
7. Воронина Л. В., Азьмука Т. И., Пазухина Р. А. 1973. Термические ресурсы Новосибирской области. — Изв. Новосиб. отд. географич. общества, вып. 6. Новосибирск, «Наука», с. 6—13.
8. Архипова Е. П. 1951. Метод косвенного определения температуры поверхности оголенной почвы. — Тр. ГГО, вып. 30, с. 37—40.
9. Димо В. Н., Роде А. А. 1968. Тепловой и водный режим почв СССР. — В кн.: Доклады к IX международному конгрессу почвоведов. М., «Наука», с. 262.

Т. И. Азьмука

#### SOME FEATURES OF TEMPERATURE REGIME OF ZONAL SOILS OF THE MIDDLE — TAIGA PRIOB'YE

The paper concerns the dynamics of thermal regime of fully studied area of the Priob'ye depending on aerial climate and soil physical properties. The problems of thermal resources both on the surface and plowing layer, heat and cold supplies at different depths have been elucidated. The relation has been found between the indices of soil thermal regime and agroclimatic conditions for farm works.

Л. М. ДРЕМАЙЛОВА

#### НЕКОТОРЫЕ ПРИЧИНЫ РАЗВИТИЯ ИРРИГАЦИОННОЙ ЭРОЗИИ

В последние годы вблизи крупных городов Западной Сибири интенсивно развивается орошаемое земледелие, главным образом при выращивании овощных культур. Отсутствие больших массивов пойменных земель, сильная расчлененность водоразделов требуют научного подхода к выбору участков под орошение, способов и норм полива культур.

Первоначально поливные земли размещались в поймах рек и на участках со спокойным рельефом, малыми уклонами. Поэтому опасности развития ирригационной эрозии не возникало. Дальнейшая интенсификация сельского хозяйства потребовала введения новых орошаемых площадей — стали использоваться пологие склоны. Орошение и интенсивное ведение хозяйства на склонах создали потенциальные возможности развития ирригационной эрозии, особенно при орошении дальнеструйными дождевальными установками. Возникла необходимость ее предупреждения. Специальные исследования ирригационной эрозии в Западной Сибири не проводились. Опыт таких работ в других регионах СССР также невелик.

Цель наших исследований заключалась в выявлении причин возникновения ирригационной эрозии при орошении дальнеструйными дождевальными аппаратами. Некоторые результаты представлены в настоящей статье.

Исследования проводились на орошаемом участке совхоза «Искитимский» Искитимского района Новосибирской области в 1973—1974 гг. Орошаемый участок расположен на склоне второй надпойменной террасы р. Бердь. Склон юго-западной экспозиции протяженностью более километра и крутизной около 1,5°. Поверхность участка сильно гофрирована, и на ней четко выражены ложбины, образовавшиеся за счет стока талых, ливневых, оросительных вод и усиливающие концентрируемый сток и смыв почв.

Почвенный покров участка представлен темно-серыми лесными среднесуглинистыми почвами, в различной степени смытыми. Содержание гумуса в верхнем пахотном слое составляет 6—3% и меньше в зависимости от степени смытости почв. Почвы обладают посредственными водно-физическими свойствами.

Наблюдения за стоком и смывом твердой фазы почвы проводились с июня по сентябрь на стоковых площадках площадью 150 м<sup>2</sup> (30×5). Основная поливная культура — капуста белокачанная.

Жидкий сток учитывался методом лотков-делителей, а твердый — по мутности и общему объему. Количество и интенсивность оросительных вод определялись с помощью пловниографа и дождемеров.

Замечено, что первые порции дождя полностью впитываются почвой. По мере насыщения почвы излишние осадки скапливаются на поверхности, формируя сток, который начинает вырабатывать свое русло. При длительном дождевании русло углубляется и превращается в начальные формы размыва. С развитием русла коэффициент стока повышается с 0,3 до 0,6, мутность стока — с 17,83 до 71,7 г/л.

Особенно четко такая закономерность проявляется при первых июньских поливах, когда между поливами проводится рыхление почвы. С увеличением числа поливов количество твердого стока возрастает. Об интенсивности смыва, выносе гумуса и поглощенных оснований с продуктами твердого стока можно судить по данным, приведенным в таблице.

Резкое увеличение количества твердого стока на площадках в августе объясняется тем, что в это время плотность почвы увели-

чилась до 1,3 г/см<sup>3</sup> и большинство поливов проводилось при скорости ветра более 3 м/с.

Количество смытого материала за июнь—август на первой площадке составило 22,7 т/га, на второй — 18,7 т/га. Количество гумуса, смытого с твердым материалом, равно 1,3—0,9 т/га, что составляет 0,9—1,2% от общих запасов гумуса в пахотном слое орошаемого участка. При содержании гумуса в верхнем слое почв колеблется от 3 до 6%, в продуктах твердого стока — от 4,5 до 6%, т. е. смываются наиболее гумусированные частицы.

Наибольшее количество поглощенных оснований в продуктах твердого стока наблюдается в августе. Содержание обменных оснований зависит от содержания гумуса и количества твердого стока и колеблется от 30 до 36 мг·экв/100 г почвы.

Полученные данные неопровержимо показывают, что при настоящем уровне орошения плодородие орошаемого участка, которое уже теперь заметно снижено, в будущем может значительно ухудшиться и для его восстановления потребуются значительные вложения.

Существенное влияние на проявление ирригационной эрозии при поливе дальнеструйными дождевальными установками оказывает скорость ветра. Наши наблюдения показали, что влияние ветра на дождевание выражается в нарушении равномерности распределения дождя по орошаемому полю, уменьшении площади захвата дождевальными аппаратами, концентрации поверхностного стока оросительных вод и очень значительного смыва почвы. Так, смыв почвенного покрова при скорости ветра более 3 м/с достигал 2—5 т/га. Площадь захвата дождевальным аппаратом уменьшалась в зависимости от скорости ветра в два-три раза, а иногда и в четыре. Все это позволяет считать, что ветровой режим — фактор, непосредственно определяющий целесообразность применения способа полива и дождевальных аппаратов.

На смыв почвенного покрова и сток оросительных вод заметно влияет увеличение плотности почвы под воздействием орошения и времени. Увеличение плотности почвы в конце августа до 1,3 г/см<sup>3</sup> по сравнению с плотностью 1,1 г/см<sup>3</sup> в мае при прочих равных условиях привело к увеличению смыва в 1,5 раза.

Степень развития ирригационной эрозии очень сильно зависит от состояния поливной техники, в первую очередь от исправности дождевальных аппаратов и правильной организации полива.

Бурные потоки, образующиеся в местах прорыва соединения труб, текут с большой скоростью, производя разрушительную работу и унося с собой значительное количество твердого материала.

После такого полива образуются размывы глубиной 10 см и шириной 15—20 см по всей длине склона.

Немаловажную роль в развитии ирригационной эрозии играет расположение кварталов длинной стороной вдоль склона, что в конечном счете сказывается на усилении формирования стока и выработке более глубокого его русла.

Таким образом, наши наблюдения показали, что дальнеструйные дождевальные установки не всегда пригодны для полива на склонах в силу причин, вызывающих ирригационную эрозию. Наши исследования согласуются с выводами Штефьрца и Болдарева\*, также отмечавшими непригодность дальнеструйных дождевальных установок для полива на склонах. Эти авторы показали, что на участках с уклонами более 2° одинаковую дальность полета струи в любом направлении можно обеспечить только при вертикальном положении дожде-

\* Штефьрца И. Г. 1974. Применение дождевальных устройств для полива на склонах. — В кн.: Мелiorация и орошаемое земледелие. Кишинев.

Содержание гумуса и поглощенных оснований в продуктах твердого стока темно-серых лесных почв

Площадки	Время орошения	Колич. твердого стока, т/га	Гумус		Поглощенные основания, мг·экв/100 г почвы		
			%	т/га	Ca <sup>+</sup>	Mg <sup>+</sup>	Ca <sup>+</sup> +Mg <sup>+</sup>
I	Июнь	2,5	5,7	0,15	25,2	5,2	30,4
	Июль	5,2	5,4	0,28	28,7	5,0	33,7
	Август	15,0	6,0	0,90	30,4	6,5	36,9
II	Июнь	2,1	4,5	0,10	21,1	4,3	25,4
	Июль	5,6	4,5	0,25	22,3	4,1	26,4
	Август	11,0	5,2	0,57	28,7	5,7	34,4

А. В. НАУМОВ

## ДИНАМИКА РАСТВОРИМЫХ УГЛЕВОДОВ В РАСТЕНИЯХ ЯЧМЕНЯ В ПЕРИОД ВЕГЕТАЦИИ

Проблема интенсификации земледелия требует от науки создания прогрессивных подходов в построении агротехнических систем. Одним из таких подходов является метод программирования урожая, включающий математическое моделирование.

Процесс построения математической модели складывается из двух этапов: формулировки основных балансовых уравнений биомассы тканей растения и необходимых для роста веществ в динамике; определения числовых параметров модели путем сравнения кривых динамики модели и экспериментального объекта — растения. Оба этапа требуют совместной работы естествоиспытателей и математиков. Особенно важно проведение экспериментальных измерений для проверки модели, требующее соблюдения определенных условий эксперимента (вариация условий среды) и особенностей методики.

Целью настоящей работы было получение количественных данных, необходимых для проверки модели растения [1]. Отметим, что данная работа — первая работа такого рода в условиях Сибири.

Известно, что рост и продуктивность растений определяются разностью между интенсивностями процессов фотосинтеза и дыхания. Для получения высоких урожаев необходимо, чтобы создаваемые в процессе фотосинтеза органические вещества наилучшим образом использовались растениями для формирования хозяйственно-ценной биомассы.

Основным продуктом фотосинтеза являются богатые энергией, способные к различным химическим превращениям органические соединения — углеводы (сахара и их производные — фосфорные эфиры, глюкозиды и т. д.), представляющие исходный материал для синтеза белков, жиров, клетчатки и высших полисахаридов.

Функциональное значение растворимых углеводов в жизни растений разнообразно. В работе [2] отмечено, что стимулирование роста обилием минеральных удобрений (особенно азотных) истощает запасы углеводов при замедленном их пополнении, и это становится основным фактором, замедляющим рост растений. Накопление углеводов в корнях повышает выживаемость и конкурентоспособность у часто скашиваемых растений [3]. Изменение содержания углеводов в растении при действии неблагоприятного фактора может иметь адаптационный характер [4, 5]. Накапливающиеся в процессе закалывания олигосахариды, наряду с моносахаридами и дисахаридами, выполняют, по-видимому, защитную роль от губительного действия низких зимних температур [6].

В настоящей работе описано изменение содержания растворимых углеводов в ячмене сорта Медикум и его связь с динамикой роста растений. Полученные данные послужили экспериментальным материалом для проверки конкретной математической модели роста растения.

В модели используются две переменные: количество биомассы и количество углеводов, образующихся в процессе фотосинтеза, баланс приходов и расходов, который в момент времени  $t$  дает систему из двух дифференциальных уравнений. Общее решение такой системы представляет собой семейство кривых зависимости биомассы и количества углеводов от времени. Сравнение таких кривых с динамикой роста реально-

вателя. В условиях склона это не всегда возможно. Они установили, что максимальная норма полива до появления стока у дальнеструйных дождевальных установок составляет всего 200—250 м<sup>3</sup>/га. Поэтому, несмотря на положительные качества дальнеструйных дождевальных установок — высокую маневренность и малую интенсивность дождя, они мало пригодны для полива на склонах.

Мы рекомендуем проводить полив на склонах короткоструйными и среднеструйными дождевальными установками, обеспечивающими полив малой интенсивности (0,2 мм/мин) и распределение норм полива (300—500 м<sup>3</sup>/га) без стока.

Для ослабления ирригационной эрозии при дождевании дальнеструйными дождевальными установками обязательно соблюдение следующих правил: 1) напор в сети должен соответствовать применяемым типам дождевальных аппаратов, так как понижение или повышение напора может привести к появлению эрозии; в первом случае из-за резкого уменьшения полета струи, во втором — из-за частых прорывов в соединениях с трубами; 2) следует применять только исправные дождевальные аппараты; работающие аппараты должны находиться под наблюдением и выключаться в случае их неисправности; 3) между кварталами нужно провести водоотводящие борозды и валы; 4) обязательно внесение минеральных и органических удобрений, способствующих улучшению водно-физических свойств почвы и ее плодородия.

Соблюдение всех этих требований позволит значительно ослабить эрозию при поливах, лучше использовать оросительную воду, повысить ее коэффициент полезного действия.

В связи с тем, что дальнеструйные дождевальные установки еще какой-то период будут применяться, для разработки эффективных приемов защиты почв от смыва нужны специальные исследования. При этом, на наш взгляд, необходимо, во-первых, уточнить поливные режимы при орошении; во-вторых, определить допустимую интенсивность искусственного дождя для основных почвенных разностей и оптимальные параметры для рабочих органов дождевальных установок.

### ВЫВОДЫ

В результате исследований установлено, что к основным причинам, вызывающим эрозию при дождевании дальнеструйными дождевальными установками, относятся: высокая норма полива этих установок; низкий коэффициент равномерности дождя; ветровой режим; неправильное расположение поливных кварталов по склону; неудовлетворительное состояние поливной техники.

Для орошения склоновых земель наиболее эффективно применять короткоструйные и среднеструйные дождевальные установки.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
19/III 1975

L. M. Dremailova

### STUDIES ON SOME REASONS OF IRRIGATIVE EROSION DEVELOPMENT

Long-range sprinkler plants give rise to heavy outwash. This can be explained by high irrigation rate, heavy wind effect and low coefficient of rain uniformity. Therefore it is reasonable to use on the slopes short- and medium-spray sprinklers.

го растения и динамикой углеводов в нем даст дополнительные сведения о внутренних параметрах модели (т.е. о коэффициентах, с которыми входят в систему дифференциальных уравнений интенсивности участвующих в модели процессов). Такие данные могут оказаться полезными для понимания функционирования растения как целостного организма.

Все процессы превращения веществ и энергии, протекающие в растении, сведены к следующим: процесс роста, в котором поглощается углеводная компонента (в качестве фонда — биомасса); процесс фотосинтеза, производящий углеводы, потребляющий энергию света и некоторое вещество извне, которое может лимитировать синтез (фонд — биомасса); процесс дыхания, потребляющий углеводную компоненту с биомассой в качестве фонда; отмирание биомассы при условии, что процесс дыхания лимитируется углеводной компонентой; процесс отмирания биомассы (возрастное отмирание, опад), который идет постоянно.

Предложенная модель предполагает, что для каждого процесса, протекающего в растении, справедлив принцип Либиха, т.е. интенсивность процесса определяется той из входных компонент, которая может обеспечить лишь наименьшую интенсивность. Компонента, на которой достигается минимум, называется лимитирующей.

Нами сделана попытка использовать в качестве лимитирующих факторов свет (недостаток света вызывался затенением растений) и воду (дополнительный полив мог снять недостаток влаги).

#### МЕТОДИКА

Опыт был поставлен на производственном посеве ячменя сорта Медикум на полях подсобного хозяйства Карачи, Новосибирской области Чановского района\*. Почва — лугово-черноземная солонцеватая. В начале опыта (22 июня) растения находились в фазе скрытого колошения (трубкования).

На поле было выбрано четыре площадки (по 4 м<sup>2</sup>), удаленных друг от друга на 10—15 м. Площадка 1 считалась контрольной, площадку 2 в дни без осадков поливали 20 л воды, что соответствует 5 мм осадков. На площадках 3 и 4 было устроено затенение из мешковины, пропускающей осадки. Площадку 4 поливали так же, как площадку 2.

Ежедневно измеряли температуру воздуха (на высоте 2 м) и поверхности почвы в посеве.

Пробы со всех четырех площадок отбирали через 5—7 дней по 40 растений в каждый срок. Корни тщательно очищали от почвы, растения фиксировали парами спирта и высушивали до воздушно-сухого состояния. После высушивания растения делили на листья, стебли, корни, колосья. Каждую фракцию взвешивали отдельно, затем составляли средневзвешенную пробу (3 г), которую в дальнейшем измельчали на мельнице.

Для определения сахаров наиболее широко применяется метод Бертрана [7]. Метод точен, но очень продолжителен, требует много реактивов и посуды, не экономичен при массовых анализах. Несколько сокращает время анализа применение ускоренного метода Бертрана с использованием фотоэлектроколориметра [8].

На наш взгляд, наибольшим преимуществом пользуется антроновый метод [9], точный, чувствительный, не требующий большого количества посуды и реактивов, удобный при серийных анализах. Метод дает возможность определять крахмал и сахара в небольших концентрациях (до 0,2 мг в пробе). С антроновым реактивом реагируют не только сахара, но и их производные (фосфорные эфиры, глюкозиды и др.), что также указывает на предпочтительность его использования в настоящей работе.

Углеводы извлекали водой из воздушно-сухого мелко измельченного материала при 80°C в течение 30 мин и определяли антроновым реактивом, как описано в работе [9].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика среднего веса одного растения на площадках 1—4 показана на рис. 1. Несмотря на то, что растения на площадке 2 получали дополнительную влагу при поливе, у них наблюдалось

отставание в среднем весе, рассчитанном на одно растение. Однако образование колосьев в варианте 2 шло в таком же темпе, как и в варианте 1 (см. таблицу). Это понижение продуктивности может быть вызвано худшими почвенными условиями площадки 2, что вполне возможно при той пестроте почвенного покрова, которой характеризуется Бараба [10]. Дополнительный полив не внес улучшения, и мы рассматривали в дальнейшем площадку 2 как повторность контроля.

Результаты анализа содержания растворимых углеводов в расчете на одно растение (рис. 2) также указывают на отставание в накоплении углеводов растениями площадки 2 по сравнению с площадкой 1. Кривая содержания растворимых углеводов для растений площадки 2 лежит ниже контрольной кривой. Однако формы кривых накопления растворимых углеводов растениями площадок 1 и 2 в целом идентичны. В период с 6 и 14 июля реализуются, по-видимому, гидротермические условия, близкие к оптимальным (рис. 1): сильный дождь 6 июля с последующим повышением температуры. Этот период характеризуется быстрым приростом растений в вариантах 1, 2. Особенно интенсивно (в 4 раза) увеличивается вес колосьев. Анализ абсолютного (вес) и относительного (%) содержания листьев в расчете на одно растение показал, что листовой аппарат к началу отбора проб (22 июня) уже практически сформировался и в дальнейшем происходило лишь незначительное увеличение абсолютного веса листьев, в то время как относительный их процент падал на протяжении всего сезона (см. таблицу). Накопление углеводов, наблюдающееся с 6 по 14 июля, совпадает с фазой колошения (см. рис. 2, табл.), для которой отмечено интенсивное накопление редуцирующих сахаров и сахарозы [11, 12].

С 14 по 19 июля в вариантах 1 и 2 средний вес одного растения снижался (см. рис. 1), что может быть связано с торможением роста, наступившим в результате резкой смены внешних условий (см. рис. 1, б), и механической потерей отмирающих органов во время сильных дождей.

Дальнейший прирост сухого веса растений в вариантах 1 и 2 (с 19 июля по 3 августа) совпадает с наливом колоса (см. рис. 1, табл.). Содержание растворимых углеводов в растении продолжает медленно падать (см. рис. 2, а). Концентрация их в этот период падает очень резко (см. рис. 2, б), что может быть связано с потреблением энергетического материала в процессах биосинтеза аминокислот, белков и полисахаридов, протекающих в созревающем колосе.

С 3 по 11 августа рост растений в вариантах 1 и 2 различен: растения на площадке 1 прибавляют в весе, а на площадке 2 убывают. Тем не менее, концентрация растворимых углеводов в обоих вариантах продолжает падать до момента отбора последней пробы (18 августа).

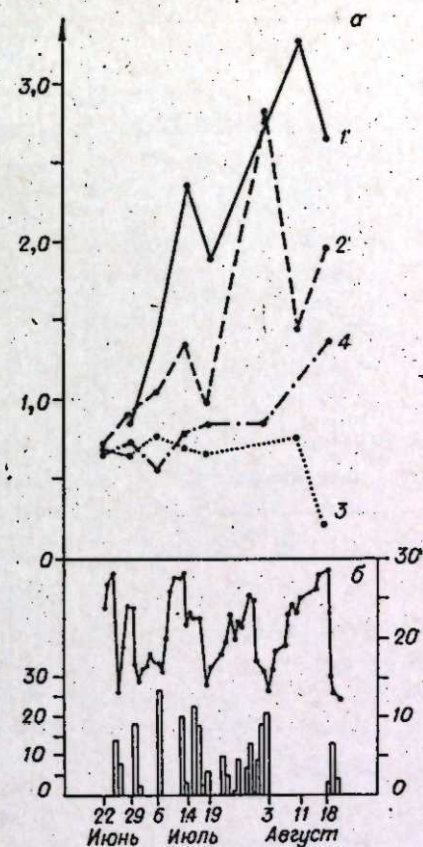


Рис. 1. Сухой средний вес одного растения в г (а); осадки в мм (левая ордината) и температура воздуха в 13 ч (правая ордината) (б).

1 — площадка 1; 2 — площадка 2; 3 — площадка 3 (затенение); 4 — площадка 4 (затенение).

\* Полевая часть эксперимента была проведена А. А. Титляновой.

Динамика сухого вещества растений ячменя в опытах 1, 2

Срок отбора пробы	22/VI		29/VI		6/VII		14/VII	
	1	2	1	2	1	2	1	2
№ опыта								
Ср. вес одного раст., г.	—	0,731	0,893	0,880	1,336	1,090	2,356	1,345
Ср. вес листьев, г.	—	0,42	0,39	0,41	0,36	0,31	0,54	0,35
% листьев	—	56	44	46	27	30	23	26
% стеблей	—	34	47	40	53	49	51	47
% корней	—	10	9	12	9	12	6	7
% колосьев	—	0	0	2	11	9	20	20

Продолжение табл.

Срок отбора пробы	19/VII		3/VIII		11/VIII		18/VIII	
	1	2	1	2	1	2	1	2
№ опыта								
Ср. вес одного раст., г.	1,873	0,990	—	2,815	3,257	1,434	2,645	1,937
Ср. вес листьев, г.	0,42	0,26	—	0,31	0,55	—	0,52	0,39
% листьев	22	26	—	17	17	—	21	20
% стеблей	49	49	—	46	36	—	31	29
% корней	7	7	—	4	4	—	3	3
% колосьев	22	18	—	33	43	—	45	48

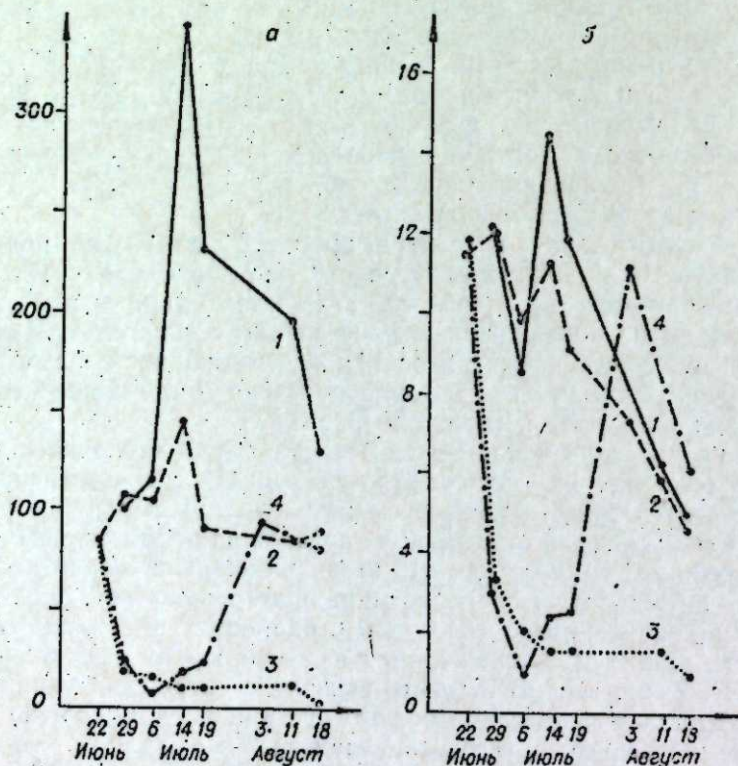


Рис. 2. Содержание растворимых углеводов в мг на одно растение (а); концентрация растворимых углеводов в % к сухому весу растений (б).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

В период созревания колоса наблюдается накопление растворимых углеводов перед началом биосинтеза основных питательных веществ (аминокислоты, белки, полисахариды).

В вариантах 3 и 4 с затенением средний вес одного растения колеблется незначительно и характеризуется малой величиной (см. рис. 1), что, видимо, вызвано чрезвычайно жесткими условиями затенения. Растения в опытах быстро израсходовали свои энергетические запасы ввиду подавленности процесса фотосинтеза, о чем свидетельствует быстрый спад концентрации углеводов (см. рис. 2, б). Однако начало колосения растений в опытах 3 и 4 совпадало с контролем.

С целью установления темпа накопления растворимых углеводов при снятии лимита по свету 19 июля на площадке 4 было удалено затенение. После этого в течение двух недель прироста растений не наблюдалось, что, по-видимому, связано с глубокой анатомической перестройкой тканей растений в новых условиях дополнительного освещения [13]. В течение этих двух недель происходило интенсивное накопление растворимых углеводов (рис. 2). Начавшееся 3 августа падение содержания углеводов, совпадающее по времени с увеличением веса растения, мы связываем с началом биосинтеза основных питательных веществ.

ВЫВОДЫ

1. Содержание водорастворимых углеводов в растениях ячменя в период вегетации характеризуется резкими изменениями, совпадающими с фазами развития растений. Интенсивное накопление растворимых углеводов (фаза колосения) предшествует процессу биосинтеза основных питательных веществ в колосе (налив колоса).

2. При переходе от темного режима к световому растения ячменя интенсивно накапливают растворимые углеводы, а кривая роста имеет двухнедельный лаг — период, за которым следует резкий подъем.

3. Полученные данные могут быть использованы для проверки предположений, заложенных в математическую модель, и для определения числовых значений коэффициентов уравнений модели.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР Новосибирск

Поступила в редакцию  
12/III 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Полетаев И. А. 1973.— В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. «Наука», с. 7—24.
2. Колби В. Г., Феннер Г. Мак Дрейк (США), Охара Г., Йошида Н., Фукаига К., Оохара И. (Япония). 1974.— В кн.: XII Междунар. конгресс по луговодству. М.
3. Карлсен Г. Е., Четтертон Н. Дж., Харт Р. Х. (США). 1974.— В кн.: Междунар. конгресс по луговодству. М.
4. Куперман И. А., Хитрово Е. В. 1973.— В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. «Наука», с. 38—48.
5. Куперман И. А., Куприянов А. Н. 1973.— В кн.: Физиология приспособления растений к почвенным условиям. «Наука», с. 78—88.
6. Геворкян А. М. Некоторые особенности обмена растворимых углеводов и свободных аминокислот у озимой пшеницы в процессе закалывания. Автореф. канд. дис. Ереван.
7. Петербургский А. В. 1968. Практикум по агрономической химии. М., «Колос».
8. Милованова Л. В. 1972. Ускоренные методы биохимического анализа. Кишинев, «Штиинца».
9. А. И. Ермаков и др. 1972. Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос».
10. Вагина Т. А., Базилевич Н. И., Курачев В. М. 1974.— В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы, 1, «Наука», с. 40—45.
11. Конарев В. Г., Курамшин Г. С., Нетунская С. В. и др. 1963. Накопление питательных веществ растениями кукурузы. Уфа.
12. Мусаева Л. Д. 1957. Физиология растений, 4, № 3.
13. Физиология сельскохозяйственных растений. т. 6. 1970. М., Изд-во МГУ, с. 487—488.

DYNAMICS OF WATER — SOLUBLE CARBOHYDRATE  
IN PLANTS OF BARLEY DURING PERIOD  
OF VEGETATION

The article deals with the change of water — soluble carbohydrate content of barley in various conditions and its connection with dynamics of the plant growth. These data are the experimental material for check — up of mathematical model of the plant growth.

УДК 519.264.12:578.087.1

В. М. ЕФИМОВ

О НЕКОТОРЫХ КОЭФФИЦИЕНТАХ  
МЕЖВИДОВОЙ СОПРЯЖЕННОСТИ

Статистические коэффициенты сопряженности давно применяются в практике биологических исследований. Ими пользуются геоботаники для выявления положительной или отрицательной сопряженности между видами. За основу, как правило, берется четырехпольная таблица, построенная по признаку «присутствие — отсутствие» вида. Анализ этих таблиц и построенных на их основе коэффициентов сопряженности посвящена обширная литература [1, 2]. Предлагаются новые коэффициенты, обсуждаются их свойства и условия применения. Все это делается средствами математической статистики. К сожалению, далеко не всегда соблюдаются ее требования.

В этой работе обсуждаются гипотезы об отсутствии сопряженности между видами (независимость) и трансформированный коэффициент Дайса — ТКД [3], измеряющий отклонение от нее. Показано, что проверка независимости невозможна без использования всех четырех клеток четырехпольной таблицы. Отсюда следует, что методы проверки независимости, в частности, трансформированный коэффициент Дайса, учитывающие только некоторые клетки таблицы, некорректны. Предлагается пользоваться обычным коэффициентом Бравэ — Пирсона или его информационным аналогом.

При анализе сопряженности двух видов все учетные площадки разбиваются на четыре класса:  $a$  — число площадок, где встретились оба вида;  $b$  — только один из них,  $c$  — только другой;  $d$  — число площадок, где не встретилось ни одного вида. Предполагается, что вероятность встречи каждого вида и вероятность их совместной встречи одинаковы для всех площадок. Для выполнения этого требования необходимо случайное размещение видов на исследуемой территории. Пусть  $p_a, p_b, p_c, p_d$  — вероятности, соответствующие клеткам таблицы;  $p_1 = p_a + p_b$  и  $p_2 = p_c + p_d$  — вероятности встречи первого и второго видов. По принятому в математической статистике определению независимость эквивалентна выполнению равенства  $p_a = p_1 p_2$  (вероятность совместной встречи видов равна произведению вероятностей встречи каждого из них), или, что то же самое,  $p_a p_d = p_b p_c$ . Естественно положить, что неравенство  $p_a > p_1 p_2$  ( $p_a p_d > p_b p_c$ ) указывает на положительную сопряженность, а обратное неравенство — на отрицательную. По принципу максимального правдоподобия наилучшие оценки вероятностей следующие:

$$\hat{p}_1 = (a+b)/N; \hat{p}_2 = (c+d)/N; \hat{p}_a = a/N; \hat{p}_b = b/N; \hat{p}_c = c/N; \hat{p}_d = d/N;$$

$$N = a+b+c+d.$$

Обычно знак коэффициента сопряженности совпадает со знаком разности  $ad - bc$ . Нулевому коэффициенту сопряженности отвечает независимость между видами.

Четырехпольная таблица содержит три степени свободы. Одна связана нормировкой  $N = a+b+c+d$ . При оценке встречаемости обоих видов (поскольку заранее они неизвестны) теряются еще две степени свободы. На оценку отклонения от независимости остается одна. Если мы не используем всех четырех клеток таблицы, то оценка отклонения от независимости просто невозможна, так как для этого не остается ни одной степени свободы. Отсюда следует, что все коэффициенты сопряженности, не использующие всех четырех клеток таблицы, в частности клетки  $d$ , некорректны. Это относится, например, к трансформированному коэффициенту Дайса

$$\text{ТКД} = \frac{a - \min(c, b)}{a + \min(c, b)},$$

по утверждению авторов работы [3], измеряющему сопряженность между видами.

На самом деле, авторами [3] проверяется другая гипотеза: встречаемость более распространенного вида на площадках, где встречается менее распространенный, равняется  $1/2$ . Это следует из того, что  $\text{ТКД} = 0$  тогда и только тогда, когда  $a = \min(b, c)$ . Остается неясным, почему проверяется именно эта гипотеза и почему она называется независимостью. Особенной логики в этом определении, по-видимому, нет, так как из него следует, например, что сопряженность между очень распространенным видом и малораспространенным при статистической независимости

$$a+c \gg b+d, ad=bc \Rightarrow d=bc/a,$$

$$a(1+c/a) \gg b(1+c/a), a \gg b, (a-b)/(a+b) \rightarrow 1$$

близка к единице просто в силу разницы во встречаемости.

Разумно определенный коэффициент сопряженности равен нулю, если  $\hat{p}_a = \hat{p}_1 \hat{p}_2$  ( $ad=bc$ ) (по крайней мере, если встречаемости не слишком велики или малы). Этому условию удовлетворяет обычный коэффициент Бравэ — Пирсона

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}.$$

Статистика  $r^2 N$  асимптотически распределена как  $\chi^2$  с одной степенью свободы и служит для оценки достоверности коэффициента.

По схеме коэффициента Бравэ — Пирсона можно построить коэффициент сопряженности, основанный на шенноновской информации. Величина

$$-2NI = 2N(H_1 + H_2 - H_{12}) = 2(a \ln a + b \ln b + c \ln c + d \ln d - (a+b) \ln(a+b) - (a+c) \ln(a+c) - (b+d) \ln(b+d) - (c+d) \ln(c+d)) + N \ln N \geq 0.$$

распределена асимптотически как  $\chi^2$  с одной степенью свободы [4]. Она равна нулю, если  $ad=bc$ . Определяя  $\rho = \sqrt{2NI/N} = \sqrt{2I}$  (так же, как  $r = \sqrt{\chi^2/N}$ ), получаем коэффициент, аналогичный коэффициенту Бравэ — Пирсона. Этот коэффициент при наличии таблиц  $n \times n$  [4] удобен для ручных вычислений, что, впрочем, при современном уровне развития вычислительной техники не имеет существенного значения. Оба коэффициента имеют лишь приближенный характер при слишком больших или слишком малых встречаемостях (информационный коэффициент, по-видимому, менее подвержен искажению из-за отсутствия малых частот в знаменателе дроби), что вынуждает вносить разнообразные поправки (например, поправки на непрерывность



Иейтса, рандомизация и т. д.). Полной ясности в этом вопросе все же еще нет.

Для иллюстрации поведения коэффициентов сопряженности при явной независимости приведем результаты пробного счета. Из таблицы случайных чисел [5] были взяты первые два столбца (100 групп по 4 цифры в каждой) и подсчитаны коэффициенты сопряженности между парами цифр: 0—1, 1—2, 2—3, 3—4, 4—5, 5—6, 6—7, 7—8, 8—9. Полученные значения приведены ниже:

	$\chi$	$\rho$	ТКД		$\chi$	$\rho$	ТКД
0—1	-0,05	-0,01	-0,42	5—6	-0,03	-0,03	-0,24
1—2	-0,02	-0,02	-0,29	6—7	-0,06	-0,06	-0,33
2—3	0,002	0,02	-0,26	7—8	-0,07	-0,07	-0,28
3—4	-0,21	-0,22	-0,63	8—9	0,06	0,06	-0,10
4—5	-0,13	-0,13	-0,41				

По критерию  $\chi^2$  для первых двух коэффициентов оказалась достоверной связь между цифрами 3 и 4. Ожидаемое число коэффициентов, по случайным причинам превышающее 5%-ный табличный уровень при девяти испытаниях, равно  $0,05 \times 9 = 0,45$ . Очевидно, что превышение одним из девяти коэффициентов стандартного табличного уровня может быть случайным.

Для трансформированного коэффициента Дайса все критерии  $\chi^2$ , кроме последнего, превышают 5%-ный табличный уровень. Объяснить это обстоятельство случайностью невозможно. Очевидно, что сам коэффициент не отвечает своему назначению.

Коэффициенты сопряженности, не учитывающие клетки  $d$ , предлагались: для измерения сопряженности при неравномерном обилии вида на исследуемой территории. Нужно сказать, что оценка сопряженности видов в этом случае представляет собой достаточно сложную задачу. Ее решение нужно искать, не отказываясь от имеющейся информации, а привлекая какую-то дополнительную, например характер размещения площадок, на которых обнаружен вид, или степень его обилия, или что-то еще в этом же роде. Отказ от имеющейся информации не может привести к цели даже в самом удобном для нас случае случайного размещения видов на исследуемой территории.

Институт почвоведения и агрохимии  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
13/III 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бейли Н. 1962. Статистические методы в биологии.
2. Василевич В. И. 1969. Статистические методы в геоботанике.
3. Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. 1972. Новый коэффициент межвидовой сопряженности, удобный для классификации пойменных лугов (трансформированный коэффициент Дайса, ТКД). Тезисы Всесоюз. конф. «Растительность речных пойм». Уфа.
4. Кульбак С. 1967. Теория информации и статистика.
5. Митропольский А. К. 1971. Техника статистических вычислений.

V. M. Efimov

#### ABOUT SOME COEFFICIENTS OF INTERSPECIES ASSOCIATION

Some measures of interspecies association are examined. Brave and Pirson coefficient and the coefficient based on the information theory give good results, but TCD coefficient is uncorrected.

Г. П. ГАМЗИКОВ, Н. Ф. КОЧЕГАРОВА

#### О ФОРМАХ АЗОТА В ЧЕРНОЗЕМАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Черноземы Западной Сибири характеризуются сравнительно высокими запасами азота, однако доступная для растений часть этих запасов невелика. Мобилизационная способность азотного фонда черноземов зависит от погодных и агротехнических условий, значительно определяющих обеспеченность растений подвижным азотом, а следовательно, и потребность их в азотных удобрениях.

Изыскание путей более полного использования растениями запасов азота черноземов — важнейшая практическая задача. К сожалению, в западносибирских почвах исследовались лишь режимы нитратного и аммонийного азота [1—4], хотя здесь присутствуют и иные формы этого элемента питания.

В настоящем сообщении изложены некоторые результаты изучения форм азота в черноземах Западной Сибири.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для изучения взяты почвы лесостепи (солонцеватый и обыкновенный карбонатный тяжелосуглинистые черноземы) и степи (обыкновенный и южный тяжелосуглинистые черноземы). Кроме того, в южной лесостепи — чернозем выщелоченный среднесуглинистого механического состава.

Учитывая мобильность соединений азота, в целях получения сопоставимых данных разрезы на черноземах закладывали в паровом поле в период максимальной биологической активности почвы (конец июля — начало августа).

Определение азота нитратов и обменного аммония проводили в свежих образцах, остальные формы (гидролизуемые, негидролизуемые, фиксированный аммоний) — в воздушно-сухих образцах.

За изменением соединений азота в зависимости от предшествующей культуры наблюдали в экспериментальных севооборотах опытно-производственных хозяйств «Омское» и «Новоуральское», а также в производственном севообороте совхоза «Боевой» Омской области. Трансформацию форм азота во времени при внесении органических и азотных удобрений учитывали в мелкоделяночном опыте, заложенном на черноземе выщелоченном.

Нитратный азот определяли в водной вытяжке, обменный аммоний — в вытяжке 2% KCl с последующим колориметрическим определением по Кудеярову, фиксированный аммоний — по Дариваллу и Стивенсону. Фракционный состав почвенного азота определяли по Воробьеву в модификации Шконде и Королевой, подвижные гидролизуемые формы азота — по Тюрину и Кононовой (0,5 н. H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>), по Корифилду (1,0 н. NaOH), по Крисджи и Меркли (30% NaOH+5% KMnO<sub>4</sub>).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В азотном фонде изучаемых черноземов преобладают органические соединения трудногидролизуемой и негидролизуемой фракций (табл. 1). В пахотном слое почв их содержание составляет 90—93%.

западносибирских черноземах, как и на его роль в питании полевых культур, пока неясны.

Большая часть минерального азота представлена фиксированным аммонием. Сравнительно высоко и постоянно содержание фиксированного аммония в пахотном горизонте (35,0—45,8 мг/кг). Абсолютное его содержание с глубиной по большинству разрезов снижается, а относительное увеличивается.

С целью определения подвижности почвенного азота, т. е. способности соединений к минерализации и усвоению высшими растениями, используются методы гидролиза почвы растворами кислот и щелочей [5, 8]. При гидролизе почвы 0,5 н.  $H_2SO_4$ , по мнению авторов метода [7], извлекается подвижный минеральный азот и азот легкогидролизуемых органических соединений (аминный и амидный). Щелочной гидролиз 0,1 н. раствором  $NaOH$  позволяет определить поглощенный аммоний, амидный азот, часть аминокислотного азота и азот аминокислот [8]. Судя по абсолютным величинам, в гидролизуемую по методу Крисджи и Меркли [9] часть азота в силу высокой агрессивности реагента входят наряду с минеральными и легкогидролизуемыми и трудногидролизуемыми формами.

В исследуемых черноземах не обнаружено заметных различий в содержании легкогидролизуемого азота между подтипами (табл. 3). Содержание азота при гидролизе 0,5 н.  $H_2SO_4$ , 0,1 н.  $NaOH$  и 40%  $NaOH+5\% KMnO_4$  зависит в большой степени от запасов общего азота и для каждой вытяжки довольно постоянно (соответственно 1,8—2,5%, 4,4—5,6% и 8,5—9,4%).

Снижение содержания легкогидролизуемого азота вниз по почвенному профилю черноземов связано также с распределением общего азота. Относительное количество азота, извлекаемого методами щелочного гидролиза, остается при этом на одном уровне или снижается, относительное же содержание азота при кислотном гидролизе возрастает.

Таблица 3

Легкогидролизуемые формы азота в черноземах

Почва	Горизонт	Глубина взятия образца, см	Вытяжки, применяемые при гидролизе					
			0,5 н. $H_2SO_4$			40% $NaOH+5\% KMnO_4$		
			1,0 н. $NaOH$	0,5 н. $H_2SO_4$	1,0 н. $NaOH$	0,5 н. $H_2SO_4$	1,0 н. $NaOH$	40% $NaOH+5\% KMnO_4$
мг/кг почвы			% от общего азота					
Чернозем выщелоченный, разрез 26	A	0—25	67,2	133,8	220,0	2,3	5,8	9,4
	B	30—45	52,8	61,5	130,0	3,3	3,9	8,2
	BC	60—85	30,8	21,8	50,0	4,0	2,8	6,4
	C	105—120	33,6	15,5	35,0	5,2	2,4	5,5
Чернозем обыкновенный солонцеватый, разрез 2	A	0—27	86,8	173,5	300,0	2,5	4,9	8,5
	B	30—40	61,6	122,5	177,5	2,9	5,8	8,4
	BC	55—65	32,2	68,5	117,5	2,5	5,4	9,2
	C	115—130	39,2	30,2	65,0	5,1	3,9	8,4
Чернозем обыкновенный карбонатный, разрез 5	A	0—26	84,0	182,0	345,0	2,3	4,9	9,4
	B	35—50	56,0	88,0	195,0	2,6	4,1	9,1
	BC	80—95	53,2	35,8	98,5	4,5	3,0	8,3
	C	140—150	40,4	34,2	77,5	4,7	4,0	9,0
Чернозем обыкновенный, разрез 25	A	0—24	50,4	122,5	250,0	1,8	4,4	9,1
	B	35—50	30,8	51,2	122,5	1,8	3,0	7,1
	BC	70—80	33,6	24,2	80,0	3,7	2,7	8,8
	C	115—130	33,6	15,5	47,5	4,5	2,1	6,3
Чернозем (южный, разрез 12)	A	0—19	74,2	126,0	244,2	2,6	4,4	8,5
	B	25—35	54,6	61,5	170,0	2,8	3,2	8,8
	BC	55—70	39,2	40,5	97,5	3,3	3,4	8,3

Соотношение между азотом, определяемым по Корифилду, и азотом, найденным по Тюрину и Кононовой, меняется от 1,7—2,4 в пахотном слое до 0,5—0,8 в нижних горизонтах. Эти различия в преобладании кислотного гидролизующихся соединений азота над щелочного гидролизующими в нижней части почвенного профиля черноземов позволяют убедиться в разнокачественном составе извлекаемых групп органического мобильного азота.

При оценке роли форм почвенного азота в питании растений важно изучение их режима. Степень мобильности той или иной формы под воздействием агротехнических факторов (парование, внесение удобрений) или растительного организма позволяет судить об ее участии в питании растений и проследить за превращением вносимого с удобрением элемента.

Наблюдения за изменением основных форм азота проводили в паровом поле (почва — выщелоченный чернозем). Удобрения вносили в виде сульфата аммония (90 кг N на 1 га), жидкого навоза (200 т/га) и пшеничной соломы (10 т/га). Почвенные образцы с глубины 0—25 см отбирали перед закладкой опыта, через 3 месяца парования (осень 1971 г.) и через 12 и 15 месяцев (весна и осень 1972 г.).

Общее содержание азота при длительном паровании на делянках с внесением минерального и органического удобрений повышалось незначительно в сравнении как с контролем по срокам взятия образцов, так и с исходным его содержанием. Это увеличение происходило преимущественно за счет негидролизуемой фракции (рис. 1). Содержание негидролизуемого азота почвы при внесении сульфата аммония возрастало (с 1836 до 2022 мг/кг почвы) в первый период и постепенно снижалось (до 1920 мг/кг) при дальнейшем паровании. Аналогичные изменения, но в несколько меньших размерах происходили при внесении навоза. В варианте с соломой содержание негидролизуемого азота нарастало только в первые 3 месяца.

Содержание азота трудно- и легкогидролизуемых фракций подвержено слабым изменениям. Лишь в процессе длительного парования в контрольном варианте отмечено уменьшение на 10—14% от исходного этих фракций азота за счет минерализации.

Парование почвы и внесение удобрений достоверно увеличивало содержание минерального азота. Под влиянием сульфата аммония и навоза в первый год парования количество нитратов и аммиака повышалось в 5—7 раз. При сильном увлажнении почвы (осень 1971 г.,

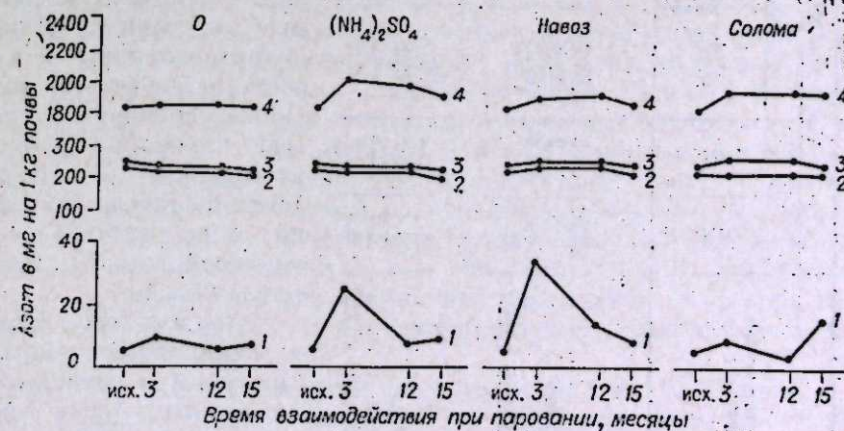


Рис. 1. Динамика органического и минерального азота при внесении удобрений в парующей почве.

1 — минеральный; 2 — гидролизуемый; 3 — трудногидролизуемый; 4 — негидролизуемый.

Содержание минерального и гидролизуемого азота в черноземах в зависимости от агрофона (мг/кг почвы)

Предшествующая культура	Чернозем выщелоченный				Чернозем обыкновенный				Чернозем обыкновенный карбонатный					
	гидролизующий азот		гидролизующий азот		гидролизующий азот		гидролизующий азот		гидролизующий азот		гидролизующий азот			
	ON-N	NN-N	0,5 н. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	1 н. NaOH	0,5 н. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	1 н. NaOH	0,5 н. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	1 н. NaOH	0,5 н. H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	1 н. NaOH	40% NaOH+5% KMnO <sub>4</sub>			
Пар	21,0	6,0	88,2	207,4	379,5	23,7	5,6	61,5	137,9	257,6	14,8	79,8	180,5	331,8
Кукуруза	7,5	14,2	43,4	198,8	380,0	15,5	10,4	49,7	129,5	270,2	12,6	16,7	172,2	268,8
Пшеница	4,3	16,4	67,2	203,7	367,5	10,7	11,0	49,0	128,8	260,4	8,1	61,6	158,2	284,2
Многолетние травы	—	—	—	—	—	7,0	5,4	46,9	135,8	305,2	5,0	62,2	—	—
Пар	18,1	5,5	92,4	244,3	337,2	23,0	15,5	70,0	132,3	268,8	6,8	67,9	190,4	393,4
Кукуруза	9,4	6,8	49,0	193,8	—	9,4	9,8	49,0	138,6	278,6	4,0	62,9	198,1	416,0
Пшеница	5,7	3,9	47,6	168,0	327,5	4,5	8,1	45,5	169,4	289,8	11,6	49,0	198,8	362,6
Многолетние травы	0,5	1,1	50,4	120,5	—	6,9	11,0	46,2	143,5	270,2	6,5	53,2	176,4	361,0

1971г.

весна и лето 1972 г.) наблюдалось промывание нитратного азота в нижние горизонты чернозема и обеднение пахотного слоя минеральным азотом.

Солома замедляет темпы накопления минерального азота из-за резкого нарушения соотношения между углеродом и азотом. Обильное внесение углеводов вызывает бурное развитие целлюлозоразлагающих и некоторых других видов бактерий, что приводит к закреплению минерального азота [10, 11].

Для черноземов Западной Сибири установлена четкая зависимость накопления нитратного азота и эффективности азотных удобрений от предшествующей культуры [12, 13]. Наблюдения, проведенные нами на выщелоченном и обыкновенных черноземах (табл. 4), подтверждают высокое накопление нитратов в паровом поле и в поле после пропашных культур. Количество нитратов после зерновых культур и многолетних трав низкое (<10 мг/кг почвы). Согласно шкале потребности в удобрениях, после этих предшественников практически всегда имеется необходимость внесения азотных туков под возделываемые растения. Динамика нитратного азота в течение вегетационного периода также своеобразна (рис. 2). При паровании происходит накопление N—NO<sub>3</sub>; под вегетирующими растениями по мере роста и развития содержание азота нитратов убывает.

Аналогичные изменения в содержании азота других форм в зависимости от агрофонов могут служить критерием оценки их подвижности, а также возможности использования в це-

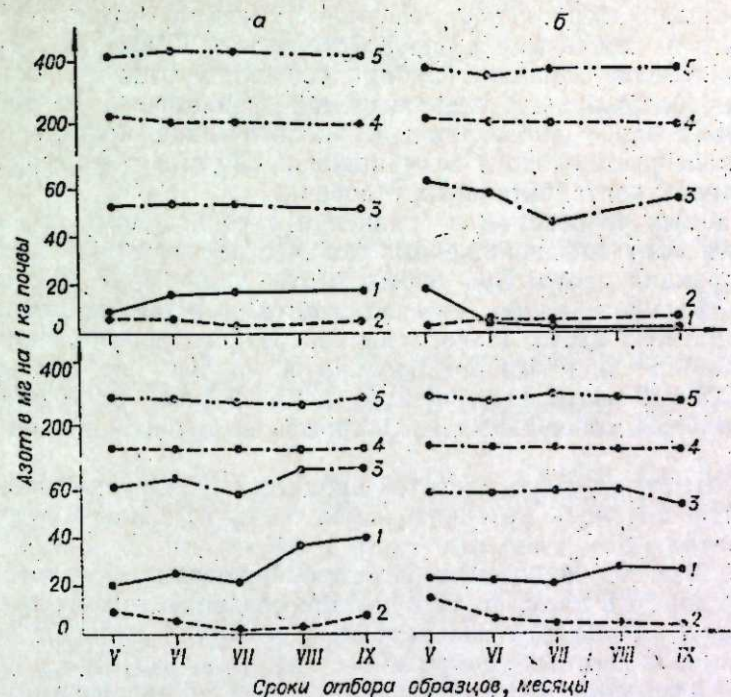


Рис. 2. Динамика минеральных и легкогидролизуемых форм азота в черноземах выщелоченном (I) и обыкновенном (II). а) в паре; б) под растениями пшеницы. 1 — N—NO<sub>3</sub>; 2 — N—NH<sub>4</sub>; 3 — 0,5 н. H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; 4 — 1,0 н. NaOH; 5 — 30% NaOH+5% KMnO<sub>4</sub>.

лях почвенной диагностики питания полевых культур и изучения режима азотистых соединений черноземных почв.

В отличие от нитратов накопление аммиака в почвах агротехническим фоном строго не определяется. Соотношение между N—NO<sub>3</sub>, N—NH<sub>4</sub> независимо от предшественника колеблется в широких пределах (0,3—4,2).

Легкогидролизуемый азот черноземов, извлекаемый при щелочном гидролизе, по-видимому, включает соединения, слабо поддающиеся минерализации. Так, при высоком абсолютном содержании азота, извлекаемого методами Корифильда и Крисджи—Меркли, содержание минеральной формы его невелико и не оказывает существенного влияния на трансформацию элемента в почве. В этой связи трудно согласиться с мнением исследователей [14, 15], широко рекомендующих эти методы для диагностики азотного питания полевых культур.

Азот, извлекаемый при кислотном гидролизе, несколько лучше отражает агрофоны и более динамичен под растениями в течение вегетации. Это происходит потому, что большую долю азота в этой вытяжке, при невысоком абсолютном содержании собственно гидролизуемых соединений, составляют минеральные формы. Накопление нитратов при паровании, вероятно, происходит в основном за счет кислотного гидролизомой фракции азотных соединений, поскольку ее содержание не меняется при паровании, но уменьшается под растениями соответственно выносу азота нитратов.

Данные о содержании форм азота в черноземах лесостепи и степи Омской области, по-видимому, можно распространить на черноземы других провинций Западной Сибири, так как свойства этих почв близки по количественному и качественному составу гумуса [16], режиму минерального азота и особенностям действия азотных удобрений [13, 17].

Полученный материал дает основание сравнить черноземы Западной Сибири с их аналогами в европейской части Союза [5, 18]. Своеобразие черноземов Западной Сибири состоит в том, что они имеют повышенное содержание негидролизуемой фракции, т. е. той части азота, которая слабо вовлекается в биологический круговорот. Значительная консервация азота в черноземах связана с формированием их в засушливых континентальных условиях.

В изучаемых черноземах в сравнении с черноземами европейской части страны отмечены пониженные количества трудно- и легкогидролизуемой фракций азота. Все формы азота, включая и легкогидролизуемую его фракцию, слабо минерализуются и образуют значительно меньше нитратного азота. Накопление нитратного азота в черноземах Западной Сибири при компостировании в паровом поле обычно не превышает 25—30 мг/кг [19, 20], что в 1,5—2 раза ниже максимума нитрификационной способности их аналогов из других районов страны [21, 22].

В силу отмеченных особенностей процессы мобилизации почвенного азота охватывают лишь незначительную часть от общего содержания элемента в почве.

Наши опыты на черноземах лесостепи показали, что азота нитратов, образованного в пару, достаточно для создания двух урожаев яровой пшеницы в 18—25 ц/га. Последующие культуры требуют дополнительного внесения азотных удобрений.

Азот минеральных и органических удобрений при взаимодействии с почвой в значительной степени закрепляется в гидролизующиеся и негидролизующиеся фракции. Такое закрепление, по-видимому, происходит вследствие перехода аммония удобрений в необменное состояние связывания азота в органические соединения, в разной степени устойчивые к гидролизу.

#### ВЫВОДЫ

1. Для исследованных черноземов Западной Сибири характерно высокое содержание негидролизуемой фракции азота при низком содержании трудногидролизуемой, гидролизующейся и минерального азота, что определяется провинциальными особенностями этих почв. Распределение всех фракций азота по почвенному профилю зависит от содержания общего азота и составляет относительно постоянные величины.

Содержание азота всех форм, кроме минеральной, слабо подвергается изменениям в течение вегетации под воздействием растений и парования.

2. Методы определения легкогидролизуемой формы азота, предлагаемой для учета резервных запасов азота, нельзя рекомендовать для диагностики азотного питания растений. Щелочной и щелочно-перманганатный гидролиз извлекают из черноземов соединения азота, слабо поддающиеся минерализации. Азот почвы, извлекаемый при кислотном гидролизе, несколько лучше отражает изменения в азотном режиме, чем при щелочном, но и этот метод не всегда позволяет уловить различия в обеспеченности растений элементом перед посевом.

3. Содержание фиксированного аммония в пахотном горизонте черноземов не превышает 1—2% от валового азота почвы и с глубиной увеличивается до 2—5%.

4. Минеральный азот составляет 0,4—1,3% от общего содержания азота в почве и представлен обменным аммонием и нитратами. Содержание аммонийного азота в отличие от нитратного не зависит от

агротехнических воздействий и выноса элементов из почвы. Нитратный азот хорошо отражает агрофоны и служит диагностическим показателем обеспеченности растений элементом.

Сибирский научно-исследовательский институт  
сельского хозяйства,  
Омск

Поступила в редакцию  
30/IX 1974

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Славина Т. П. 1949. Азот, фосфор и калий в лесостепных оподзоленных почвах Томской области. Томск. 197 с.
2. Кочергин А. Е., Остроумова О. А. 1957. Динамика аммонийного и нитратного азота в Прииртышском черноземе под посевами яровой пшеницы.— Почвоведение, 8, 86—92.
3. Возбуцкая А. Е. 1960. Роль почвенного поглощенного аммония в азотном питании растений.— Почвоведение, 2, 50—55.
4. Маслова И. Я. 1971. Агрохимическая характеристика выщелоченных черноземов.— В кн.: Плодородие почв Новосибирского Приобья. Новосибирск, «Наука», с. 5—56.
5. Шконде Э. И., Болотина Н. И., Королева И. Е. 1967. Валовые запасы и формы азота в почвах СССР.— В кн.: Д. И. Прянишников и вопросы химизации земледелия. М., с. 195—202.
6. Хилько А. Ф. 1969. Запасы и формы соединения азота в слабовыщелоченном черноземе при длительном внесении удобрений.— Агрохимия, 12, 10—16.
7. Тюрин И. В., Кононова М. М. 1934. О новом методе определения потребности почв в азоте.— Тр. Почвенного ин-та АН СССР, т. X, вып. 4, с. 49—56.
8. Шконде Э. И., Королева И. Е. 1964. О природе и подвижности почвенного азота.— Агрохимия, 10, 17—36.
9. Kege C. V., Merkle O. A. 1957. Study of the valadiaty of laboratory texhignees in appraising the available nitrogen.— Soil. Sci. Sos. Amerika proc., 21, 5, 516—520.
10. Клевенская И. Л., Наплекова Н. Н. 1968. Микробиологические факторы, стабилизирующие соотношения C:N в почве.— Доклады сиб. почвоведов к IX Международ. конгрессу почвоведов. Новосибирск, с. 111—120.
11. Мишустин Е. Н. 1971. Использование соломы в качестве удобрения.— Агрохимия, 8, с. 49—54.
12. Кочергин А. Е. 1966. Вопросы химизации земледелия в Западной Сибири.— Агрохимия, 6, с. 3—8.
13. Кочергин А. Е., Гамзиков Г. П. 1972. Эффективность азотных удобрений в черноземной зоне Западной Сибири.— Агрохимия, 6, 3—10.
14. Рыдалевская М. Д., Терешенкова И. А. 1965. Сравнительное изучение некоторых методов определения подвижных форм азота в почве.— Агрохимия, 8, 2—4.
15. Никитишен В. И. 1966. К методике определения доступных форм азота в почве.— Докл. ТСХА, вып. 119, с. 79.
16. Богданов Н. И. 1969. Некоторые провинциальные особенности черноземов Западной Сибири.— Научные труды ОмСХИ, Агрохимия и почвоведение, 73, 11—22.
17. Гамзиков Г. П. 1971. Особенности действия азотных удобрений по почвенно-климатическим зонам Западной Сибири.— Научные тр. Сибирского хоза, 2 (17), 58—67.
18. Адерихин П. Г., Щербатов А. П. 1974. Формы азота в почвах центрально-черноземных областей СССР.— Тр. X Междунар. конгресса почвоведов, IX, 83—89.
19. Пономарева Н. М. 1969. О приспособлении методики Штата Айова для определения нитрификационной способности черноземов Омской области.— Научные тр. ОмСХИ, 73, 42—50.
20. Кочергин А. Е., Орлова Л. М. 1970. Нитрификационная способность черноземных почв Западной Сибири и эффективность азотных удобрений.— Агрохимия, 4, 11—17.
21. Шмук А. А. 1950. Динамика режима питательных веществ в почве.— Тр. 1913—1945 гг., т. I. М. 370 с.
22. Болотина Н. И. 1968. Роль нитрификации в плодородии мощных типичных черноземов.— Агрохимия, 4, 16—18.

G. P. Gamzikov, N. F. Kochegarova

#### ON NITROGENOUS STRUCTURES OF CHERNOZEMS OF WESTERN SIBERIA

The chernozems of Western Siberia, as compared with the similar European soils, are characterised by the larger content of unhydrolysable nitrogenous fractions and smaller quantities of hardly — and hydrolysable fractions, and mineral nitrogen. The pre —

sowing amount of nitrate nitrogen shows quite perfectly the soil medium fertility and the intake of the element by the plants during the vegetation processes. Unlike  $N - NO_3$ , the amount of exchanging ammonium and hydrolysable nitrogen cannot serve as a criterion of nitrogenous feeding of plants in acidic, alkaline and alkalinepermanganate soil hydrolysis.

УДК 577.472.12

Л. А. ВЫХРИСТЮК, Ф. И. ЛАЗО

### ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ОСАДКАХ ПРИДЕЛЬТОВЫХ ПРОСТРАНСТВ (Селенгинское мелководье озера Байкал)

Цель настоящей работы — выяснение особенностей распределения и преобразования органического вещества в донных отложениях, формирующихся в области повышенных скоростей осадкообразования.

Основным материалом для решения данных задач послужили пробы донных отложений, собранные в летние экспедиционные периоды 1971—1972 гг. с т/х «Г. Ю. Верещагин» поршневой трубкой ( $d=65$  мм) и дночерпателем «Океан-50». В общей сложности собрано 70 проб поверхностного слоя осадков (рис. 1). В работе использованы также материалы сборов донных отложений Селенгинского мелководья 1960—1962 гг.

В отобранных образцах определены валовой органический углерод, азот, легкогидролизуемое органическое вещество и в ряде проб — гуминовые кислоты и растительные пигменты. Органический углерод определяли методом мокрого сжигания по Кюппу, азот — микрометодом Кьельдаля, лабильную часть органического вещества — методом кислотного гидролиза, гуминовые кислоты — по методу М. М. Кононовой. При выявлении растительных пигментов была принята в основном методика Г. Н. Годнева [1] — экстракция пигментов 80%-ным раствором ацетона; количество хлорофилла находилось на спектрофотометре СФ-4 без разделения или на ФЭК-М. В первом случае расчет велся по формуле Лоренцена [2]

$$C_{хл} = \frac{A \cdot K \cdot [(D^{666} \text{ до окисл.} - D^{666} \text{ после окисл.}) \cdot R]}{l}$$

где  $A=11$  (коэффициент абсорбции хлорофилла);  $K=2,43$  (фактор снижения абсорбции концентрации хлорофилла после окисления);  $D$  — оптическая плотность при 666;  $l$  — ширина кюветы (1 см);  $R = D \text{ до окисл.} / D \text{ после окисл.}$ ;

во втором случае — по таблицам, составленным Г. Н. Годневым.

Часть компонентов — гуминовые кислоты, растительные пигменты — исследовались впервые для осадков озера Байкал.

Донные отложения Селенгинского мелководья формируются в области относительно высоких темпов накопления осадков (5,2 м в 1000 лет [3]), что связано с деятельностью р. Селенги — главной водной артерии Байкала. По гранулометрическому составу нами выделено четыре типа осадков: пески, крупноалевритовые, мелкоалевритовые и глинистые илы. Пески (средний диаметр частиц осадка  $Md$  равен 0,14 мм) распространены до глубин 15—20 м, реже — 30—40 м; характеризуются высокой степенью сортированности (коэффициент сортировки осадка  $S_0$  равен 1,88). Песчаные осадки со средним диаметром 0,11 мм

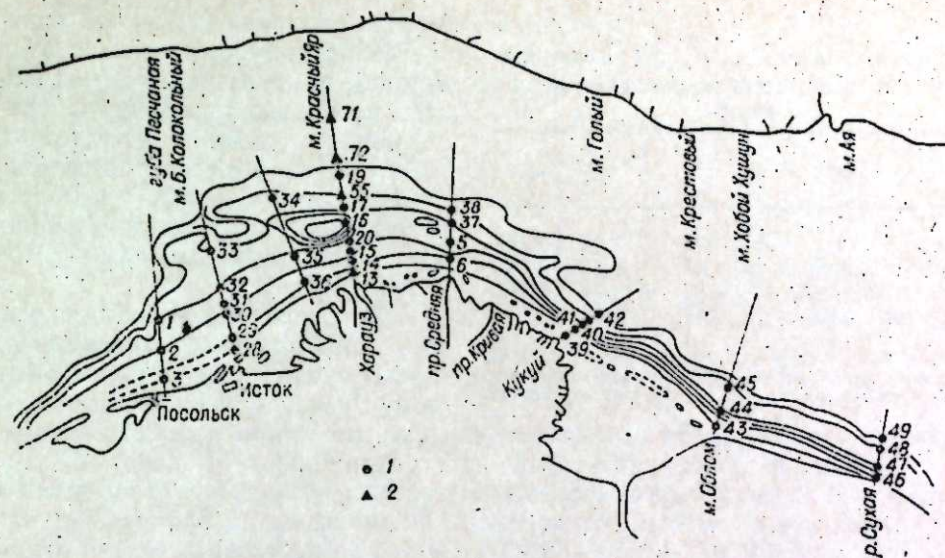


Рис. 1. Схема расположения станций.

1 — пробы, взятые дночерпателем «Океан»; 2 — пробы, взятые трубкой,  $d=6,5$  мм.

встречены также в 8 км от устья Харауза на так называемой «гриве» и отличаются от прибрежных наличием в их составе больших количеств мелкозернистых фракций — глинистых и алевритовых ( $S_0=2,63$ ). Пески сменяются полосой крупноалевритовых илов, узкой (до 0,3—0,7 км) в северо-восточной и более широкой (до 3 км) в юго-западной части мелководья ( $Md=0,075$ ;  $S_0=3,58$ ). В их составе в качестве примесей часто присутствуют растительные остатки, иногда они образуют прослой, особенно на участках против проток. В 3 км от устья Харауза среди крупноалевритовых осадков встречено поле мелких алевритов, которое биологи классифицируют как «продуктивное» пятно в связи с повышенными на этом участке дна значениями биомассы бентоса.

На глубинах от 50 до 100 м следует полоса мелких алевритов ( $Md=0,028$ ;  $S_0=3,13$ ), сменяющаяся глинистыми илами. На отдельных участках Селенгинского мелководья обнаружены грунты (мелкоалевритовые, реже глинистые), содержащие от 10 до 28% аутигенного кремнезема. Мы их относим к слабоднатомовым илам ( $Md=0,018$ ;  $S_0=2,88$ ).

#### ОРГАНИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД, АЗОТ, ИХ ЛЕГКОГИДРОЛИЗУЕМЫЕ ФОРМЫ

Слабая дифференциация терригенного материала, частая смена типов осадков, значительные темпы осадконакопления [4] — все эти особенности формирования донных отложений Селенгинского мелководья не могут не оказывать существенного влияния на распределение органического вещества и его качественный состав.

Содержание органического вещества в поверхностном слое донных отложений исследуемого района возрастает от прибрежных песков к крупно- и мелкоалевритовым илам, достигая своего максимума в глинистых илах, т. е. находится в обратной зависимости от среднего диаметра частиц (табл. 1, рис. 2).

Локальные увеличения («продуктивное» пятно) или уменьшения («грива») концентрации органического углерода и азота объясняются резкими изменениями условий осадконакопления и гранулометрического

Таблица 1  
Среднее содержание  $C_{орг}$  и  $N_{орг}$  (%) в поверхностном слое донных отложений Селенгинского района

Тип осадка	$C_{орг}$	$N_{орг}$	$Md$
Пески	0,73	0,06	0,14
Крупные алевриты	1,47	0,15	0,075
Мелкие алевриты	1,96	0,28	0,028
Глинистые илы	2,41	0,30	0,07

Примечание. Расчет процентного содержания компонентов органического вещества здесь и далее велся на воздушно-сухую навеску.

вещества из сферы его активного уничтожения микро- и макробентосом и тем самым благоприятствуют его сохранению. И действительно, кислотный гидролиз органического вещества показал, что относительное содержание его легкогидролизуемых форм выше в районе придельтового пространства (до 50—60%)\*, чем в глубоководных частях открытого Байкала (до 40%).

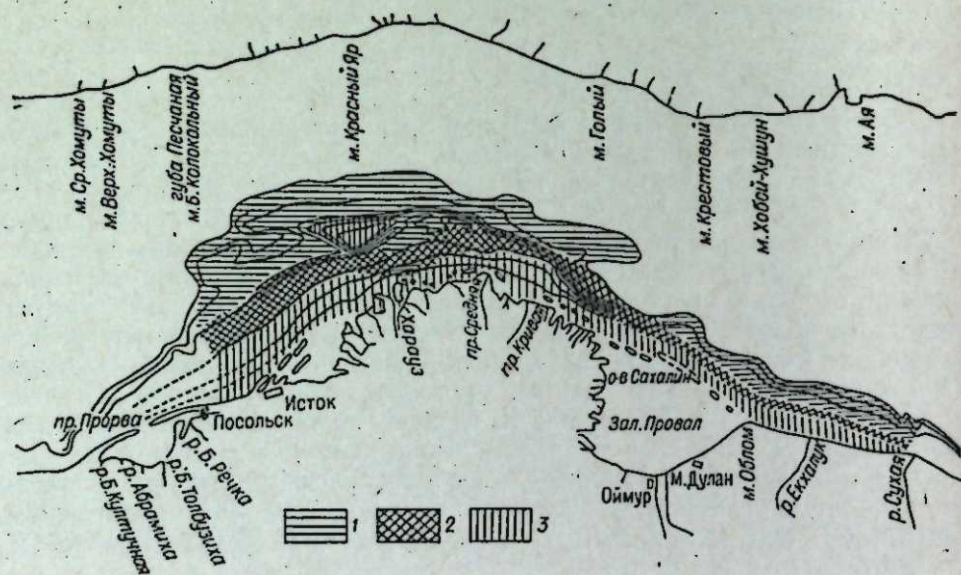


Рис. 2. Распределение общего органического углерода (%) в поверхностном слое осадков.  
1 — <math>< 1,0</math>; 2 — <math>1,0 \pm 2,0</math>; 3 — более 2,0.

Пространственное распределение абсолютных количеств лабильного вещества (процент от навески) подчинено той же закономерности, что и общего органического углерода: минимальные его количества (<math>< 0,5\%</math> для  $C_{орг}$  и <math>< 0,05\%</math> для  $N_{орг}$ ) характерны для узкой прибрежной полосы песков, большая же часть площади дна мелководья занята осадками, содержащими лабильный органический углерод в пределах от 0,6 до 1,0%, азот — от 0,05 до 0,10% (рис. 3). Особо выделяется «продуктивное» пятно. Концентрация легкоусвояемого  $C_{орг}$  достигает здесь 1,7%, азота — 0,30% (рис. 4). Относительная обогащенность донных осадков «продуктивного» пятна лабильным органическим веществом благоприятствует обильному развитию в них донной фауны (табл. 2).

\* Дается процент легкогидролизуемого органического углерода в составе общего  $C_{орг}$ .

состава отложений. В целом количество органического вещества в осадках придельтового пространства несколько ниже, чем в прилегающих районах открытого Байкала, что объясняется разбавлением органического вещества минеральным материалом, обильно поступающим с водами р. Селенги [5].

Относительно высокие скорости накопления минеральной массы осадка способствуют быстрому удалению органического

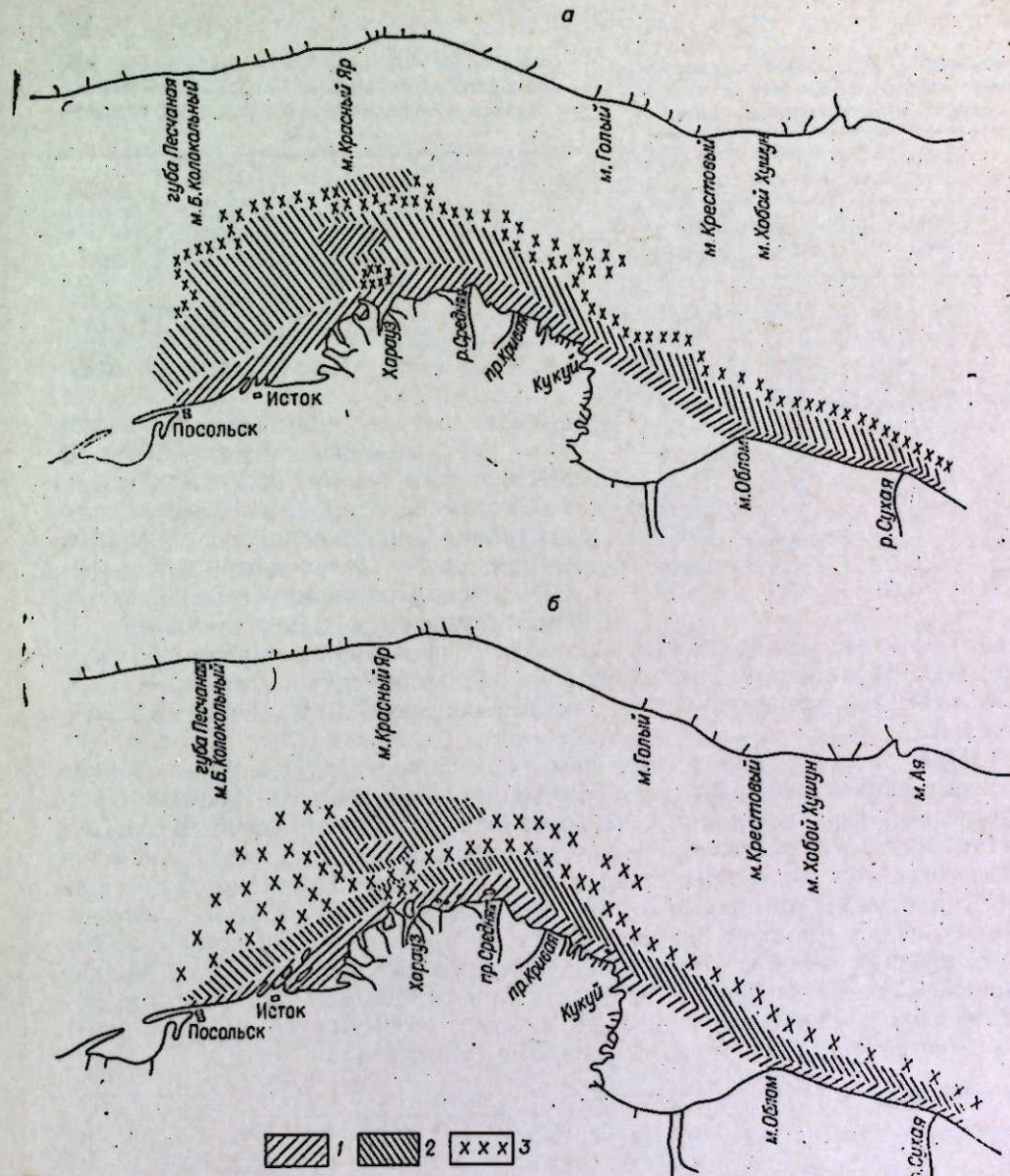


Рис. 3. Распределение легко гидролизуемого органического углерода (а) и азота (б) в поверхностном слое осадков (%).  
а) 1 — <math>< 0,5</math>; 2 — <math>0,5 \pm 1,0</math>; 3 — более 1,0; б) 1 — <math>< 0,05</math>; 2 — <math>0,05 \pm 0,10</math>; 3 — более 0,1.

Намечается прямая связь между концентрацией легкогидролизуемого органического вещества (относительные значения) и биомассой бентоса. Чем выше процент лабильного  $C_{орг}$  в общем количестве органического углерода, что говорит о его питательной ценности, тем выше биомасса бентоса.

Несмотря на повышенные величины легкогидролизуемого органического детрита в осадках Селенгинского мелководья и особенно на «продуктивном» пятне по сравнению с прилегающими участками, доля негидролизуемого остатка органического вещества в большинстве случаев выше его доли в первом гидролизате. По всей вероятности, это связано с наличием в составе органического вещества осадков Селенгинского мелководья значительных количеств органического детрита

Таблица 2

Содержание лабильного органического углерода и биомасса бентоса в осадках «продуктивного» пятна

Ст.	Сорг. легкогидролизуемый, %		Биомасса бентоса, г/м <sup>2</sup> (данные М. Ю. Бекман)
	абсолютные колич.	относительные колич.	
2	1,85	45,8	156,85
4	1,02	34,8	39,76
7	0,38	16,6	32,04
8	1,60	40,7	31,06
9	0,88	20,5	41,63
10	1,10	36,4	124,73
11	1,13	49,8	222,13
12	1,16	33,6	171,65
15	0,56	25,4	44,26
18	0,80	44,5	82,61
20	0,76	40,9	146,90
22	0,45	23,8	17,68
24	0,60	35,9	98,47

ского вещества, свидетельствуют в пользу высказанного предположения. На большей площади дна отношения C/N в поверхностном слое осадков выше 10, что характерно для высшей водной и наземной растительности [6].

При рассмотрении распределения в поверхностном слое осадков относительного содержания лабильного органического вещества качественная неравноценность его выделяется особенно четко. В составе органического вещества крупноалевритовых осадков процент его легкогидролизующих форм преобладает, т. е. оно более доступно для усвоения животными организмами. По мере удаления от дельты и измельчения осадка процент захороненного органического вещества падает, что влечет за собой и уменьшение биомассы бентоса (табл. 3). Низкие значения биомассы бентоса в песках при относительном богатстве лабильного органического вещества, видимо, объясняются неблагоприятным для жизни бентических организмов субстратом.

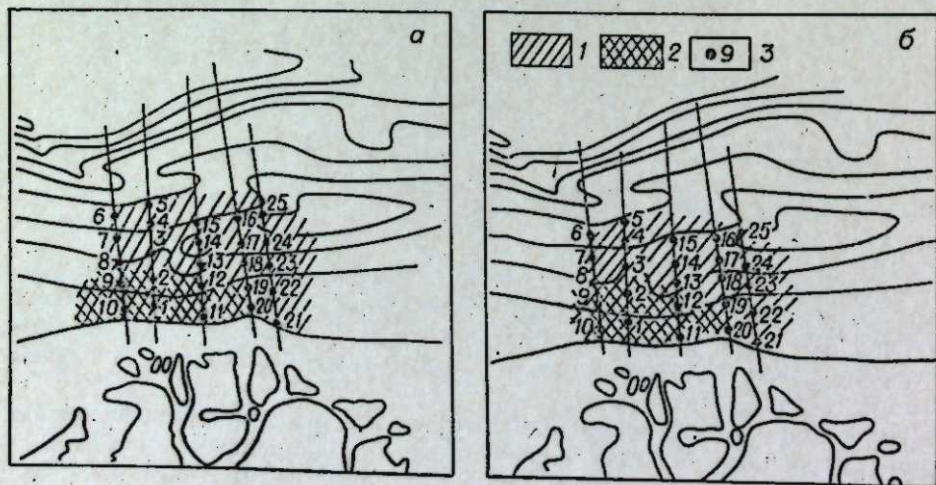


Рис. 4. Распределение легко гидролизующего органического углерода (а) и азота (б) в осадках «продуктивного» пятна (%).  
а) 1 — 0,5 ÷ 1,0; 2 — 1,0 ÷ 2,0; 3 — номера станций; б) 1 — 0,01 ÷ 0,1; 2 — 0,1 ÷ 0,2; 3 — номера станций.

Таблица 3

Изменение относительного содержания лабильного органического вещества и биомассы бентоса в зависимости от характера отложений

Тип осадка	Относит. содержание лабильного орг. вещества, %	Биомасса бентоса, г/м <sup>2</sup> [8]
Пески	53,1	10,9
Крупные алевриты	51,4	39,1
Мелкие алевриты	46,6	27,7
Глинистые илы	39,0	16,6

аллохтонного происхождения — наземного растительного органического вещества, которое, как известно, довольно стойко и содержит мало органики, доступной для усвоения его животным миром дна. Полученные отношения C/N, насколько можно считать их показателями происхождения органического

Указанная закономерность в распределении относительного содержания лабильного органического вещества определяется условиями захоронения и распада органических остатков в придельтовых пространствах [7].

### ГУМИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Содержание гуминовых веществ в поверхностном слое донных отложений Селенгинского мелководья составляет от 0,36 до 0,94%. Количество их тесно связано с концентрациями  $C_{орг}$ ; зависимость близка к линейной (рис. 5). Надо полагать, что площадное распределение гуминовых кислот имеет тот же характер, что и  $C_{орг}$ . По тем немногочисленным данным, которыми мы располагаем (12 проб), можно отметить, что наибольшие концентрации (0,94%) гуминовых кислот приурочены к глубоководным участкам мелководья, минимальные (0,36%) — к прибрежным.

Процент гуминовых кислот в составе органического вещества исследованных осадков, или гуминовый коэффициент ( $K_{гум}$ ), изменяется в пределах от 13,7 до 32,8%. Наиболее высокие значения  $K_{гум}$  обнаружены в осадках, очень тонких по своему механическому составу и, как правило, обогащенных  $C_{орг}$ .

Повышенные значения  $K_{гум}$  свидетельствуют о значительном разложении органического вещества, о преобладании в его составе стойких компонентов. И действительно, по мере удаления от берега, из зоны наиболее интенсивного влияния р. Селенги доля углерода гуминовых веществ увеличивается, количество же легкогидролизующих соединений падает. За пределами Селенгинского мелководья в глинистых илах гуминовый коэффициент достигает значительных величин — до 74% (в 20,5 км от пр. Харауз на разрезе пр. Харауз — м. Красный Яр).

### РАСТИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ

В связи с тем, что растительные пигменты «метят» органическое вещество и дают возможность восстановить его генезис в донных отложениях, в 1972 г. впервые для байкальских осадков были выполнены определения пигментов без их разделения. Качественный состав растительных пигментов на донном этапе не определялся.

Исследования ряда авторов [9, 10] показали, что в донные отложения водоемов поступает 1/2—1/20 часть первоначального хлорофилла, находящегося в водной толще. Причем захороняется в основном не сам хлорофилл, а продукты его окисления, в частности феопиттин. Поэтому под зелеными пигментами в донных осадках понимают не хлорофилл, а сумму остатков хлорофилла и феопиттина. В донных отложениях Селенгинского мелководья содержание феопиттина значительно превосходит количество неизменного хлорофилла. Содержание неизменного хлорофилла в поверхностном слое осадков колеблется от следов до 0,10 мг на 100 г сухого осадка, феопиттина — от 0,06 до 23 мг/100 г. Приведенные значения зеленых пигментов получены в результате фотометрирования ацетоновых вытяжек на спектрофотометре СФ-4. В дальнейшем из-за выхода из строя спектро-

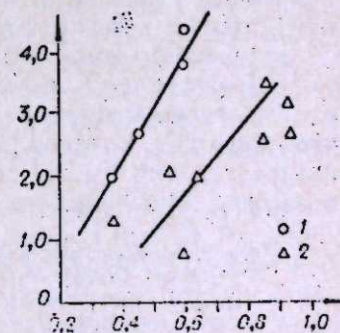


Рис. 5. Зависимость между содержанием в осадках гуминовых веществ и  $C_{орг}$ .

1 — осадки прибрежной мелководной полосы; 2 — осадки глубоководной части Селенгинского мелководья.

Таблица 4

Содержание растительных пигментов в осадках Селенгинского мелководья (мг/100 г сухого осадка, количество определений — 1)

Местоположение станции	Горизонт, см	Сорг. общес. %	Хлорофилл	Каротиноиды
В 3 км от пр. Харауз	поверх.	3,50	2,269	5,011
В 6 км от Истока	»	1,99	1,743	2,466
В 3 км от м. Облом	»	1,31	0,749	1,953
В 20,5 км от пр. Харауз	»	3,19	2,530	0,147
В 20,5 км от пр. Харауз	10—20	1,72	0,384	0,697
В 20,5 км от пр. Харауз	20—50	1,99	0,832	1,251
В 20,5 км от пр. Харауз	50—100	1,54	Нет опред.	Нет опред.
В 20,5 км от пр. Харауз	100—200	1,13	»	»
В 20,5 км от пр. Харауз	200—300	1,31	0,001	нет
В 20,5 км от пр. Харауз	300—400	1,04	0,039	0,064
В 20,5 км от пр. Харауз	400—500	0,74	0,001	0,054
В 20,5 км от пр. Харауз	500—600	0,87	0,039	0,112

фотометра определение пигментов велось по методу Г. Н. Годнева (табл. 4).

Из таблицы нетрудно заметить рост количества хлорофилла, каротиноидов в осадках с увеличением содержания общего  $S_{орг}$ . Количество их в составе органического вещества отложений Селенгинского мелководья невелико — 0,06—0,8%. Для сравнения отметим, что для донных отложений Берингова моря оно равно 0,1—1,0% [9], для Тихого океана — 0,07—1,26% [10]. Несколько меньший процент хлорофилла в составе органического вещества осадков Селенгинского мелководья по сравнению с указанными водоемами может быть отнесен за счет неблагоприятных условий сохранения хлорофиллосодержащих органических остатков.

### ВЫВОД

Относительно высокие скорости накопления осадков на Селенгинском мелководье способствуют накоплению в них органического вещества. Однако за счет обильного его разбавления минеральной частью взвесей, поступающих с водами р. Селенги, обнаруженные нами концентрации  $S_{орг}$  и  $N_{орг}$  несколько ниже по сравнению с осадками глубоководных районов открытого Байкала. Обогащение отдельных участков дна органическим веществом связано с резкими изменениями условий осадконакопления в них. В частности, повышенные количества органического вещества в отложениях «продуктивного» пятна в значительной степени объясняются условиями осадконакопления, в частности с увеличением доли нелигитовой фракции в составе осадков.

Вместе с тем высокие скорости накопления минеральной массы осадка способствуют быстрому захоронению органического вещества, что приводит к накоплению легкоусвояемых (гидролизующихся) компонентов, растительных пигментов и к уменьшению гуминовых кислот в составе органического вещества осадков.

Лимнологический институт  
СО АН СССР,  
пос. Лиственничное  
Иркутской обл.

Поступила в редакцию  
15/II 1974

### ЛИТЕРАТУРА

1. Годнев Г. Н. 1950. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. с. 187.
2. Logezzen C. J. 1967. Limnology and Oceanography, V. XII, N 2, 343—346.

3. Вотинцев К. К., Глазунов Н. В., Толмачев А. П. 1965. Гидрохимия рек бассейна оз. Байкал.— Тр. ЛИНА, т. 8. Изд-во АН СССР, с. 495.
4. Голдырев Г. С., Выхристюк Л. А., Лазо Ф. И. 1971. Донные отложения авандельты р. Селенги.— В кн.: Лимнология придельтовых пространств Байкала. «Наука», с. 43—64.
5. Выхристюк Л. А., Лазо Ф. И. 1972. Легкогидролизующее органическое вещество в донных отложениях озера Байкал.— «Изв. Сиб. отд. АН СССР», № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 59—64.
6. Скопинцев Б. А. 1950. Органическое вещество в природных водах.— Тр. ГОИНа, вып. 17 (28), 290.
7. Бордовский О. К. 1964. Накопление и преобразование органического вещества в морских осадках. «Недра», 125 с.
8. Бекман М. Ю., Мизандропцев И. Б. 1971. О связи между распределением бентоса и органического вещества в осадках.— Тр. ЛИНА т. 12. «Наука», с. 127—132.
9. Лиенци А. П. 1966. Процессы современного осадкообразования в Беринговом море. «Наука», 574 с.
10. Романкевич Е. А. 1962. Органическое вещество в поверхностном слое осадков западной части Тихого океана.— Океанологические исследования, № 5. Изд-во АН СССР.

L. A. Vichristyuk, F. J. Lazo

### THE PECULIARITIES OF DISTRIBUTIONS ORGANIC MATTER IN SEDIMENTS OF NEAR SELENGA DELTA SPACE IN LAKE BAIKAL (Selenga shoal of lake Balkal).

New data about qualitative components of organic matter are bringing. (humic acids, vegetable pigments, components of OB which are hydrolyzing lightly).

The peculiarities of distributions OB in the bottom sediments which are forming in conditions heightened rates of filling sediments for example. Selenga shoal are considering.

УДК 591.526.655

Л. И. МАЛЫШЕВ

### ГЕНЕЗИС ВЫСОКОГОРНЫХ ФЛОР СИБИРИ\*

Флора — это исторически обусловленная совокупность видов растений, свойственных конкретному району земной поверхности. Схематически исследовательскую работу флориста можно представить в виде трех этапов: 1) аккумулятивный — сбор и обобщение фактических данных о видовом составе растений, условиях их обитания и географическом распространении; 2) аналитический — изучение структуры флоры для выявления ее особенностей; 3) синтетический — расшифровка генезиса и тенденций в историческом становлении флоры.

Часто работа флориста ограничивается первым этапом. Результаты таких исследований — флористический список, конспект флоры, определитель растений или же обобщающая сводка (в традиционном понимании печатной «флоры»). При этом составление ключей для определения растений представляет одну из форм внедрения флористических данных в сферу общественно-производственной деятельности человека.

Высокий уровень квалификации требуется для анализа обобщенных в печатной «флоре» фактических данных. Еще больше эрудиции и здра-

\* Статья представляет содержание доклада на Научной сессии Сибирского отделения АН СССР (Новосибирск, 17 февраля 1976 г.).



вого смысла нужно для реконструкции эволюции флоры по современной структуре. Флорист имеет дело с живыми свидетелями биологической истории, поэтому легче расшифровываются более поздние этапы эволюции растительного покрова. Для выяснения ранних этапов необходимо широкое привлечение палеонтологических данных.

Названные этапы флористических исследований аналогичны отдельным периодам в развитии биогеографии. Вийёме [1] подразделяет историю зоогеографии на описательный, аналитический и предсказательный (предиктивный) периоды. В случае флористических исследований возможно совмещение в композиционном отношении аналитического и синтетического этапов.

Достигнутый за истекшие 20 лет прогресс в изучении высокогорных флор Сибири связан с интенсивным полевым обследованием обширных и труднодоступных районов. Лаборатория флоры и растительных ресурсов Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР обследовала Восточный Саян, хр. Хамар-Дабан, Становое нагорье, расположенное за Полярным кругом, плато Путорана и завершает изучение гор Северной Монголии в районе оз. Хубсугул [2—5 и др.]. Высокогорья Западного Саяна и отчасти Тувы изучены флористами Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР во главе с И. М. Красноровым [6]. Завершается изучение флоры и растительности высокогорий Кузнецкого Алатау (В. П. Седельников). Высокогорья Северо-Восточной Якутии, а также Чукотку многие годы подряд изучают флористы Ботанического института АН СССР (Ленинград) под руководством Б. А. Юрцева [7]. В результате объединения усилий специалистов из различных научных учреждений составлен атлас ареалов «Эндемичные высокогорные растения Северной Азии» [8].

Повышенный интерес к изучению высокогорных флор Сибири не вызван исключительным пристрастием полевых исследователей к заоблачным вершинам. Причины более серьезные. Высокогорья занимают в Сибири (особенно в восточной) значительную площадь. До недавнего времени большинство из них было мало изучено из-за трудной доступности местности и суровых природных условий. Счастливым исключением составлял Алтай — классическое место исследования высокогорных флор в пределах всей Северной Азии. Вероятно, по этой причине долго бытовало ошибочное мнение, что Алтай — это главный центр альпийского видообразования в Северной Азии. Только сравнительно недавно установлено, что не менее богатой флорой отличаются высокогорья Восточного Саяна. Более того, к настоящему времени высокогорная флора Алтая изучена менее детально, чем некоторых других горных систем Сибири. Растительность Алтая исследована обстоятельно благодаря усилиям А. В. Куминовой [9].

Прогресс в изучении высокогорных флор Сибири совпал с началом их интенсивного хозяйственного освоения. Флористические сводки — предпосылка рационального использования растительных ресурсов и научного решения вопросов по охране биосферы.

В методическом отношении высокогорные флоры обладают рядом преимуществ. Это их конечное положение в структуре поясности растительного покрова, изолированность высокогорий, принадлежащих отдельным горным хребтам и системам, сравнительная бедность видового состава растений, что позволяет эффективно выявить генезис высокогорных флор в связи с изучением эволюции растительного покрова с целью познания его современной структуры и тенденций в историческом становлении [10].

Расшифровать полноценно генезис высокогорных флор можно лишь при условии широкого эволюционного подхода к истории растительного покрова в целом, с учетом формирования рельефа местности и климатов прошлого. Но в силу обратной связи флорогенетические данные позво-

ляют познать относительный возраст горных поднятий, высокогорий, последовательность и характер климатических смен в отдаленные геологические эпохи и даже составить представление о масштабах и проявлениях былого оледенения земной поверхности. Поэтому выводы о генезисе высокогорных флор Сибири представляют интерес не только для биологов, но и для палеогеографов и геологов как руководящие рабочие гипотезы до подтверждения их специфическими для этих наук данными. В любом случае они имеют самостоятельное познавательное значение. Полученные данные открывают окно в прошлое. Без познания истории трудно ориентироваться в настоящем и тем более предвидеть будущее. Этого требуют мероприятия по охране и рациональному использованию растительного покрова. Мы должны иметь в виду не только прикладное значение понимания генезиса высокогорных флор, но и мировоззренческую возможность ретроспективного взгляда на эволюцию растительного покрова.

Прогресс в изучении высокогорных флор Сибири зависит не только от размаха экспедиционных исследований, но в значительной мере от использования усовершенствованных или новых методов сбора и камеральной обработки данных. По существу, об уровне развития флористики, как и любой другой отрасли естественных наук, можно косвенно судить по тем методам, которые она использует. С учетом этого нами были предприняты усилия по разработке и применению новых методов флористического исследования.

В полевой работе оказался перспективным метод конкретных флор, предполагающий тщательное обследование эталонных участков [11]. Этот метод опробован нами на Становом нагорье, затем последовательно применен на плато Путорана при участии его основоположника А. И. Толмачева. Метод конкретных флор делает более строгим сбор материала и позволяет получать данные, пригодные для сравнительного анализа.

Наряду с традиционным анализом таксономической структуры флоры и ареалогических данных, плодотворен дифференцированный анализ методом эколого-географических комплексов, т. е. по принадлежности растений к климатическим, поясным и зональным группам. В некоторых случаях дополнительные данные о флорогенезе могут быть получены на основе учета приуроченности представителей высокогорной флоры к карбонатным или кислым горным породам, к районам с альпийскими формами рельефа или, наоборот, к участкам древнего пенеппена.

При всем этом понадобилось максимально развить и использовать приемы количественного анализа флоры на основе математической обработки данных [12—17]. В ходе работы стало очевидным, что так называемая математизация ботанических данных — использование в повседневной работе счетной и вычислительной техники — представляет большие возможности. Будущее флористики во многом зависит от преодоления психологического барьера, который отделяет ее от математики и мешает ботанике стать точной наукой.

Флорист стремится в ходе теоретических исследований выявить особенности флоры и на этой основе расшифровать тенденции, имевшие место в ее историческом становлении. Но как избежать спекулятивности суждений, когда прямые палеонтологические свидетельства, как правило, скудные? Проверить экспериментально процесс флорогенеза нельзя. Можно экспериментировать лишь с отдельными видами растений, пытаясь выявить процесс видообразования, но нереально вовлечь в опыт весь набор видов растений, образующих флору. К тому же трудно ожидать, что экспериментальным путем можно воссоздать хронологию и пути миграции образующих флору видов растений.

Множественность флористических объектов затрудняет детальное обследование каждого вида в отдельности. Но, как это ни парадоксаль-

но, она оборачивается благом в руках исследователей, так как позволяет широко использовать статистическую обработку данных. Всякая флора может быть представлена в виде иерархической структуры, образованной различными более или менее однородными группами видов растений или комплексами видов в зависимости от их генетических или эколого-географических особенностей. Это позволяет в ряде случаев ограничиться при анализе рассмотрением флористических комплексов, а не отдельных видов.

Для расшифровки генезиса флоры полезным оказался также анализ количества хромосом у различных представителей флоры. Этот подход более свойствен классической генетике, а не флористике. Однако исследования, выполненные Р. Е. Крогулевым [18] и другими авторами, продемонстрировали перспективность изучения флоры на уровне клеточного ядра. Основное внимание было сосредоточено на выявлении роли полиплоидии в наследственном аппарате растений. Но главное внимание обращалось при этом не на механизм полиплоидии, а на ее проявления в различных флористических комплексах. Это позволило получить дополнительные данные, подтверждающие флорогенетические тенденции, выявленные на основе анализа видового состава растений.

Всякая высокогорная флора состоит из трех высотных комплексов: 1) собственно высокогорные виды; 2) общегорные, или монтанные, виды, свойственные нижним и верхним поясам гор; 3) придаточные для флоры высокогорий виды, поднимающиеся из нижних поясов гор (лесного или степного).

В процессе горообразования первоначально формируется основное ядро в комплексе монтанных видов. При подъеме гор выше верхнего предела древесной растительности, когда возникают высокогорья, начинается оформление комплекса собственно высокогорных видов растений. При этом имеют место две противоположные тенденции при занятии элементами флоры образовавшихся экологических ниш: местное альпийское видообразование на базе предшествующей флоры (автохтонная тенденция); иммиграция высокогорных растений из других районов (аллохтонная тенденция).

Мы вправе ожидать, что среди собственно высокогорных растений группа альпийских видов (свойственных исключительно высокогорьям) оформилась под преимущественным влиянием автохтонной тенденции, а группа арктоальпийских видов (характерных одновременно для высокогорий и Арктики) — под усиленным влиянием аллохтонной тенденции. Самым молодым в высокогорьях представляется комплекс придаточных видов, хотя образующие его виды растений не обязательно молодые.

Сравнение видового состава монтанных растений, свойственных различным горным системам или отдельным хребтам, позволяет определить центры в формировании монтанной флоры и тем самым установить относительный возраст отдельных горных поднятий. Аналогичный анализ в группе альпийских растений дает возможность определить центры альпийского видообразования и в связи с этим относительный возраст отдельных высокогорий. По корреляционным плеядам в группе арктоальпийских видов можно судить о миграционных путях высокогорных растений. Наконец, относительное обилие придаточных видов растений в высокогорьях на отдельных хребтах отражает темп современного горообразования, так как основная часть придаточных растений является в высокогорьях пережитком лесной или лесостепной растительности и оказалась там пассивной вследствие новейшего подъема гор.

Воссоздать климатическую обстановку на различных этапах флорогенеза помогает анализ требовательности к влажности климата представителей флоры. В зависимости от приуроченности к районам гор с влажным или сухим климатом виды растений можно отнести соответ-

ственно к гигридам или аридам; кроме того, выделяется комплекс мезидов — видов, относительно индифферентных к влажности климата. При этом принадлежность того или иного растения к климатической группе не сопряжена с режимом почвы, в котором он нуждается. По соотношению гумидов, мезидов и аридов в каждом из высотных флористических комплексов можно судить о сравнительной влажности климата в эпоху, когда происходило формирование основного ядра видов, образующих данный комплекс.

Мы довольно подробно осветили методическую часть работы, чтобы при отложении флорогенетических выводов не прибегать к перечням латинских названий растений и цифровым выкладкам. Используемые методы исследования в значительной части оригинальны, поэтому нельзя было ограничиться простой ссылкой на них. При анализе фактического материала применены единые принципы, но конкретные схемы различаются в зависимости от объекта исследования и специальных целей, которые при этом ставились. В результате разработаны четыре варианта аналитических схем: 1) для высокогорий Южной Сибири и Монголии [12]; 2) специально для высокогорий Восточного Саяна [3, 4]; 3) для высокогорий Станового нагорья [2]; 4) для высокогорий и лесного пояса плато Путорана [19].

К сожалению, до сих пор из-за недостаточной полевой изученности мало исходных фактических данных для Станового хребта (не Станового нагорья!) хр. Джугджур, некоторых высокогорий Приморского края и Амурской области.

В Сибири можно выделить, по крайней мере, три мощных самостоятельных очага альпийского видообразования: высокогорья Южной Сибири и Монголии; Становое нагорье (и, вероятно, высокогорья близ Охотского моря); Яно-Индибирское нагорье.

Высокогорная флора этих территорий оформилась в основном в ледниковом периоде (плейстоцене). В отношении видового состава растений высокогорные флоры Южной Сибири и Монголии находятся в сбалансированном равновесии друг с другом и в некоторых случаях составляют единство. Лишь высокогорная флора Хаингая является изолятой. Отдельные горные системы наиболее сходны по комплексу арктоальпийских видов и различны по альпийскому комплексу.

Комплекс монтанных, или общегорных, видов косвенно свидетельствует об относительной древности гор Восточного Саяна, Тувы, Русского Алтая, Прихубсугуля (в Северной Монголии) и Хэнтэя. Молодым поднятием представляется Монгольский Алтай, в меньшей мере — Западный Саян и Кузнецкий Алатау. Особенно интересна разновозрастность Русского и Монгольского Алтая\*.

Первичным очагом формирования альпийской флоры была, вероятно, цепь из Русского Алтая, гор Тувы и Восточного Саяна. Имеем как бы два центра формирования альпийской флоры — алтайский и восточно-саянский, отражающие сравнительную древность их высокогорий. При этом Хамар-Дабан и Прихубсугуль не обособлены флористически от Восточного Саяна.

По составу арктоальпийцев все районы находятся в полном равновесии с одним или несколькими ближайшими соседями и составляют в большинстве случаев единое целое. Следовательно, в период становления арктоальпийского флористического комплекса имелись условия для беспрепятственного обмена активными видами между горными системами

\* При обсуждении нашего доклада акад. А. Л. Яшин отметил, что новые геологические данные не подтверждают предположение о разновозрастности Русского и Монгольского Алтая. Он предположил, что на особенности комплекса монтанных видов Монгольского Алтая влияли специфические климатические условия. Поэтому вопрос представляется спорным. В будущем целесообразно проанализировать комплекс монтанных видов дифференцированно, в зависимости от их принадлежности к различным климатическим группам.

Южной Сибири и Монголии. Судя по взаимному положению горных систем с высокими показателями сходства, наиболее активно миграция арктоальпийских видов осуществлялась в направлении юго-запад — северо-восток. В связи с обширностью высокогорий и географическим положением Восточный Саян играл выдающуюся роль в плейстоценовых миграциях арктоальпийцев по великому транссибирскому горному пути, на одном конце которого находится высокогорья западной окраины Центральной Азии, на другом — высокогорья Северо-Восточной Азии.

Многие вопросы флорогенеза высокогорий Южной Сибири и Монголии конкретизированы на примере Восточного Саяна. Анализ флоры Станового нагорья в основном подтверждает главные флорогенетические тенденции, выявленные на материалах флоры гор Южной Сибири. Но судя по комплексу монтанных растений, период доальпийского видообразования отличался здесь более высокой сухостью климата, чем в горах Южной Сибири. Кроме того, на Становом нагорье значительно повышена роль арктоальпийских растений сравнительно с альпийскими.

На основании закономерностей в распространении растений можно заключить, что становление высокогорной флоры прошло две главные фазы — среднеплейстоценовую и верхнеплейстоценовую, совпавшие с оледенениями высокогорий и севера Азии. Иначе говоря, наиболее интенсивно высокогорная флора должна была формироваться во время плейстоценовых похолоданий климата, когда влажные эпохи предшествовали сухим при общем усилении сухости климата. Более мощное влияние на формирование комплекса высокогорных видов оказала эпоха (или эпохи) повышенной сухости климата. При этом пруппа альпийских видов оформилась главным образом в условиях сравнительно влажного климата, а группа арктоальпийцев, наоборот, при повышенной континентальности. Судя по значительной однородности состава арктоальпийских растений на различных хребтах, формирование его основного ядра произошло позже установления основного ядра в группе альпийских видов.

В Южной Сибири и на Становом нагорье высокогорная флора оформилась не позже середины плейстоцена. Первые высокогорья заселялись в основном представителями местной лесной флоры, существовавшей в горных условиях с конца третичного периода. Во вновь возникших высокогорьях синузий возможно было сохранение подлеска и травяного покрова, свойственных горным лесам и лесным опушкам. Из этой древней лугово-лесной флоры сохранились в высокогорьях золотистый рододендрон, или кашкара (*Rhododendron aureum*), бадан толстолистный (*Bergenia crassifolia*), весенник сибирский (*Schibateranthis sibirica*) и др. Это представители сравнительно мягкого влажного климата, которые относятся к числу монтанных растений. Но в местах с недостаточно высокой влажностью климата они встречаются теперь почти исключительно в высокогорьях, вне связи с лесом, и представляют здесь остаток растительности третичного периода. Сохранению их в субальпийском поясе благоприятствуют глубокий снежный покров и его раннее установление, предупреждающее губительное воздействие весенних и осенних заморозков.

Придаточные и монтанные растения не могли полностью освоить вновь возникшие высокогорья. Свободные экологические ниши в условиях высокогорий были мощным стимулом для альпийского видообразования, которое происходило на базе генофонда тепло- и влаголюбивой горной флоры конца третичного периода.

Основное ядро в группе альпийских видов сформировалось окончательно во время так называемого «первого» (самаровского, или максимального) оледенения. Тогда климат был влажнее, а в температурном отношении мягче, чем во время последнего оледенения. Понижение верхней границы лесного пояса способствовало миграциям на дальние

расстояния высокогорных растений даже при сравнительно небольшой высоте гор. Тогда был возможен обмен альпийскими видами из числа гибридов между горными системами Сибири и западной окраины Центральной Азии.

По перигляциальной (окололедниковой) зоне совершался также обмен высокогорными видами между Северной Азией и Европой при посредничестве арктической флоры. Это привело к образованию обширных ареалов, претерпевших затем разрыв, с обособлением эмигрантов в качестве особых видов. Загадочное исключение составляет камнеломка проломниковая (*Saxifraga androsacea*). Она имеет европейское происхождение и не выделилась в Сибири в качестве особого вида, при этом в современной арктической флоре полностью отсутствует.

В результате местного альпийского видообразования и интенсивных миграций альпийских растений в среднем плейстоцене оформился альпийско-луговой ландшафт в горах Южной Сибири, Монголии и на Становом нагорье. Примечательно, что альпийская флора Станового нагорья на этом этапе формировалась в тесной связи с флорой гор Южной Сибири и Монголии и лишь позднее усилились ее связи с горными флорами Северо-Восточной Азии.

Сложившееся относительно устойчивое равновесие было нарушено в последней четверти плейстоцена во время последнего (зырянско-сартанского) оледенения. Горы приобрели к тому времени почти современную конфигурацию. Судя по флористическим данным, оледенение происходило в обстановке сухого и холодного климата. Такой режим способствовал развитию открытых ландшафтов не только в горах, но и также на равнине и плоскогорьях вне перигляциальной зоны. Эти открытые ландшафты были благоприятны для миграций на дальние расстояния, особенно для широкого расселения аридов из числа альпийских и арктических по происхождению растений, что привело в итоге к формированию современного комплекса арктоальпийских видов, а также к преобладанию в высокогорных флорах южной и средней полосы Сибири аридов над гигридами. Это отразилось в замене в ряде мест альпийско-лугового ландшафта горно-тундровым.

Из-за ограниченности размеров позднеплейстоценовое оледенение не было катастрофическим для высокогорных флор Сибири, а скорее являлось преобразующим. Однако в отдельных горных районах отличающихся повышенной влажностью климата, оно достигало таких размеров что влияло на флору деструктивно. Так, оледенение нарушило флору на востоке хр. Удинского и в сопредельных частях Окинского хребта. Там образовался разрыв в распространении многих видов, не заполнившийся до настоящего времени. Ряд характерных растений отсутствует также в восточной части Тункинского хребта. Можно предполагать, что значительных размеров оледенение достигало и в Агульских белках.

На Средне-Сибирском плоскогорье господствовал тундровый и лесотундровый ландшафт, включавший в себя участки холодной степи. Как отражение этого на побережье Байкала в окружении лесостепной растительности до сих пор сохранились фрагменты тундры с участием дриады (*Dryas oxyodonta*, *D. octopetala* subsp. *incisa*). В свете этих данных становится понятным уклад позднепалеолитических охотников на мамонтов, жилища которых были изучены в Верхнем Приангарье М. М. Герасимовым (Мальтинская стоянка) и А. П. Окладниковым (Буретская стоянка). Как указывает А. П. Окладников [20], самая характерная и вместе с тем неожиданная особенность этой палеолитической культуры (она существовала 40—20 тыс. лет назад) — широкое и постоянное применение в качестве строительного материала костей животных, в первую очередь мамонта и носорога, а также рогов северного оленя. Такое явление может быть объяснено отсутствием деревьев для строительных нужд в районе, теперь таежном.

В эпоху голоценового ксеротермического максимума, т. е. эпоху с сухим и теплым климатом граница леса была повышена в горах по сравнению с современной не менее чем на 100 м. В результате высокогорная флора обогатилась придаточными растениями, в частности горно-степными видами на карбонатных горных породах в районе повышенной сухости климата.

Особое значение для познания генетических связей высокогорных флор Сибири и Арктикой имеет изучение субарктических высокогорий. В этом отношении представляет интерес флора изолированного горного массива Путорана, расположенного в зоне лесотундры и северной тайги. Автономность (самобытность) флоры Путорана в целом небольшая сравнительно с высокогорными флорами Южной Сибири или Станового нагорья, и значительно выше, чем в случае высокогорной флоры Восточного Саяна, которая как уже было отмечено, является составной частью высокогорной флоры Южной Сибири и Монголии. Низкий уровень автономии и слабо выраженный эндемизм красноречиво свидетельствуют о молодости флоры Путорана, что объясняется не иначе как юным геологическим возрастом плато.

В отношении родовой структуры флора Путорана лишь умеренно сходна с арктической, несмотря на северное положение. На формирование ее высокогорного и монтанного (или общегорного) комплексов растений большое влияние оказали горы южной и особенно средней полосы Сибири.

Как в лесном поясе, так и в высокогорьях более богаты конкретные флоры на западе и юго-западе плато. Эта часть гор, по-видимому, более древняя. Она была центром формирования высокогорной флоры и в то же время играла роль экрана в улавливании осадков, приносимых господствующими западными ветрами. Это способствовало сохранению здесь богатой лесной и лугово-лесной флоры.

Институт физиологии и биохимии растений  
СО АН СССР,  
Иркутск

Поступила в редакцию  
9/III 1976

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Vuilleumier F. 1975. Zoogeography.— In: Avian Biology. vol. N. Y. San Francisco, London, Academic Press, p. 421—496.
2. Высокогорная флора Станового нагорья. 1972. Новосибирск, «Наука». 270 с.
3. Малышев Л. И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.—Л., «Наука». 368 с.
4. Малышев Л. И. 1965. Проблема генезиса высокогорной флоры Восточного Саяна. (Научные чтения памяти М. Г. Попова, 8). Вост.-Сиб. кн. изд-во. 120 с.
5. Малышев Л. И. 1968. Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., «Наука». 284 с.
6. Красноборов И. М. 1976. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, «Наука». 380 с.
7. Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., «Наука». 160 с.
8. Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. 1974 («Ареал», вып. 2). Новосибирск, «Наука». 335 с.
9. Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд-во Сиб. отд. АН СССР. 451 с.
10. Толмачев А. И. 1948. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария.— Бот. ж., 33, № 2.
11. Толмачев А. И. 1941. О количественной характеристике флор и флористических областей.— Тр. Сев. базы АН СССР, вып. 8, 1—40. М.—Л., Изд-во АН СССР.
12. Малышев Л. И. 1968. Генетические связи высокогорных флор Южной Сибири и Монголии.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15. Сер. биол.-мед. наук, вып. 3, 23—41.
13. Малышев Л. И. 1969. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов.— Бот. ж., 54, № 8, 1137—1147.
14. Малышев Л. И. 1972. Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях.— Бот. ж., 57, № 2, 182—197.

15. Малышев Л. И. 1972. Флористические спектры Советского Союза.— В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., «Наука», с. 17—40.
16. Малышев Л. И. 1973. Флористическое районирование на основе количественных признаков.— Бот. ж., 58, № 11, 1581—1588.
17. Малышев Л. И. 1975. Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видовой богатства и репрезентативность участков обследования.— Бот. ж., 60, № 11, 1537—1550.
18. Крогулевич Р. Е. 1971. Роли полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья.— В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск, с. 115—214.
19. Малышев Л. И. 1976. Количественная характеристика флоры Путорана.— В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, «Наука» (в печати).
20. История Сибири. 1968. Т. 1. Л., «Наука». 454 с.

L. I. Malyshev

#### THE GENESIS OF THE ALPINE FLORAS OF SIBERIA

The last 20 years were marked by the progress in the study of alpine floras of Siberia. The ecological insight, mathematical assessment of data and cytological analysis of a flora are fruitful in the process of deciphering of the floral genesis. They permit the elucidation of trends in the historical formation of alpine floras in connection with the history of a relief and climates of the past. The main tendencies in the formation of the vegetation cover in the Siberian highlands during the Pleistocene and Holocene are retraced.

УДК 582.893.531.845:551.522.5

К. А. СОБОЛЕВСКАЯ, Е. В. ТЮРИНА, В. Ф. ИЗРАИЛЬСОН

#### АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА СИБИРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BUPLEURUM* L. В СВЯЗИ С ИНТРОДУКЦИЕЙ

Интродукция растений представляет собой систему приемов и методов познания сложной организации вида как синтеза в сложных условиях среды [1]. Приспособительная сущность растения проявляется во многих чертах его биоморфологической природы: в его строении и поведении, в реакции на новые условия существования. Это обстоятельство нередко определяет сам исход интродукции, окультуривания того или иного вида природной флоры. Именно поэтому методическим вопросам интродукции мы уделяли в последние годы много внимания, сосредоточивая его главным образом на экспериментальном познании специфики анатомо-морфологического строения репродуктивных и вегетативных органов объектов интродукции, на особенностях ритмов роста и развития, на синтезе тех или иных веществ и т. д. [2—3].

В настоящей работе исследуется анатомо-морфологическое строение листа рода *Bupleurum* L. сибирской флоры.

Представители рода володушки (*Bupleurum* L.) из семейства *Apiaceae* Lindl. (*Umbelliferae* Juss.) — перспективные лекарственные растения с высоким содержанием флавоновых веществ. Особенно высоко содержание их в растениях, произрастающих в суровых условиях Горного Алтая [4]. На основании анатомо-морфологических исследований растений из природных местообитаний выявлялась степень пластичности видов в целях успешного выращивания их в условиях культуры. Известно,

что лист самый пластичный орган растения. Сравнительное изучение анатомо-морфологического строения листовой пластинки сибирских представителей р. *Vupleurum* L. поможет выявить степень адаптации растений к определенным условиям среды.

В данном сообщении приводятся результаты анатомо-морфологического исследования листа 4 видов р. *Vupleurum* из естественных местобитаний. При выполнении анатомического исследования мы приняли за основу методики данные в работах [5—10]. Для анализа бралась средняя часть стеблевого листа среднего яруса с 10 хорошо развитых растений, находящихся в фазе полного цветения. Материал был предварительно зафиксирован в смеси спирта, воды и глицерина в равных объемах. Поперечные срезы листа приготавливали на микротоме с замораживающим устройством, толщина срезов 20—40 мк. Для определения степени одревеснения механических элементов и строения сосудисто-волокнистых пучков срезы листьев окрашивали флороглюцином с соляной кислотой, для выявления кутикулы и толщины ее — суданом III. Толщину листа, палисады, губчатой ткани, диаметр сосудов ксилемы и др. измеряли окулярмикрометром. Число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листовой пластинки высчитывалось как среднее из 10 подсчетов в поле зрения микроскопа на каждое растение. Сеть жилок фиксировалась рисовальным аппаратом РА-4 на просветленных участках листа. Для просветления брали 5%-ную КОН и спирт в равных объемах. Длину жилок измеряли курвиметром по 5 рисункам для каждого растения. Площадь эпидермальных клеток определяли планиметром по 3 рисункам для каждого растения (в каждом от 7 до 20 клеток без устьиц).

К роду *Vupleurum* L. относится не менее 150 видов, распространенных в субтропической и умеренной зонах северного полушария, причем наибольшее число видов известно из области Средиземноморья, около 20 видов приурочены к Гималаям и Китаю и небольшое число видов — к умеренным областям Евразии. Во флоре СССР произрастает 42 вида, причем 22 из них на Кавказе. Это в основном эндемичные колхидские виды — реликты, произрастающие в верхней части лесного и нижней части субальпийского поясов [11]. В условиях Сибири произрастает 10 видов. Мы исследовали более распространенные из них.

*Vupleurum aureum* Fisch. — володушка золотистая. Многолетнее поликарпическое растение высотой до 150 см. Растет в разреженных лесах, по лесным опушкам, на лесных лугах, по берегам рек в лесной и степной зонах и в нижней части высокогорного пояса. *V. aureum* — плейстоценовый реликт с дизъюнктивным европейским ареалом [12].

В Сибири этот вид распространен — от Западной Сибири и Восточно-Казахстанской области до Иркутской и Читинской областей, Монголии, Тарбагатая, Джунгарского Алатау и Тянь-Шаня. Это типичный мезофит, приуроченный к местам с достаточным увлажнением. В более мезофильных условиях он увеличивает высоту растений, количество листьев и их размеры [13]. В Юго-Восточном Алтае *V. aureum* изучалась в листовенничном лесу Курайского хребта на высоте 2000 м. над ур. м. (табл. 1).

Прикорневые листья и нижние стеблевые продолговато-обратно-яйцевидные цельнокрайние к основанию постепенно суженные в довольно узкий и длинный черешок, среднестеблевые — сидячие, продолговато-яйцевидные, туповато-заостренные, в основании с крупными ушками почти стеблеобъемлющие, верхние стеблевые — более мелкие, пронзенные, самые верхние — обычно желтоватые.

При анатомическом изучении поперечного среза листа отмечена тонкая листовая пластинка — 150—163 мк (табл. 2). Лист имеет центрическое строение, палисадная парехима отсутствует или намечается один слой вытянутых клеток, напоминающих палисаду. Мезофилл состоит из 7—9 рядов клеток (рис. 1, А). По краям листа пластинка тоньше (140—143 мк) и имеет колленхимные тяжи в 2—3 слоя. Эпидермис од-

Таблица 1

Величина надземных органов сибирских видов рода *Vupleurum*, произрастающих в Юго-Восточном Алтае

Показатели	<i>V. aureum</i> , Курайский хребет, лист- венничный лес	<i>V. multinerve</i> , Курайский хребет, лист- венничный лес	<i>V. bicaule</i> подножие Курайского хребта, ко- выльная степь	<i>V. pusillum</i> , отроги хребта Чихачева, опустыненный степной склон
Высота растений, см	71,0	41,9	28,0	9,0
Количество листьев	6,0	5,0	12,0	7,0
Длина листьев, мм	87,0	60,0	41,0	23,0
Ширина листьев, мм	30,0	10,0	3,0	2,0
Диаметр главного зонтика, мм	60,0	40,0	20,0	18,0
Диаметр зонтика I порядка, мм	34,0	30,0	13,0	8,0
Количество лучей главного зонтика, м	9,0	10,0	5,0	5,0
Количество лучей зонтика I порядка	5,0	6,0	4,0	3,0

нослойный, высота клеток верхнего (адаксального) и нижнего (абаксального) эпидермиса примерно одинаковая — 16—20 мк. Общий контур эпидермальных клеток неправильно-прямоугольной формы, антиклинальные оболочки слабо извилистые, более извилистые оболочки наблюдаются на нижнем эпидермисе.

Устьица расположены в одной плоскости на обеих поверхностях пластинки листа со значительным преобладанием на нижней стороне. В ме-

Таблица 2

Анатомическое строение листа сибирских видов рода *Vupleurum* L.

Анатомические показатели	<i>V. aureum</i> , Курайский хребет, лис- твенничный лес	<i>V. multi- nerve</i> , Курайский хребет, лис- твенничный лес	<i>V. bicaule</i> , подножие Ку- райского хре- бта, ковыльная степь	<i>V. pusillum</i> , нижнее тече- ние р. Тархат, опустыненный степной склон
Толщина листовой пластинки, мк	160,2	164,0	225,0	246,0
Толщина палисады, мк	—	53,3	132,0	156,6
Палисадность, %	—	47,0	73,3	78,2
Длина жилок, мм/см <sup>2</sup>	370	750	900	980
Число центральных сосудов ксилемы в проводящих пучках	27	27	27	23
Число боковых сосудов ксилемы в проводящих пучках	10	7	11	15
Диаметр центральных эфирномасличных вместилищ, мк	20,5	26,6	48,7	45,1
Эпидермис				
верхний:				
толщина наружной оболочки, мк	4,1	4,1	6,9	8,2
толщина эпидермальных клеток, мк	16,4	14,7	8,2	9,0
число эпидермальных клеток на 1 мм <sup>2</sup>	1670	2000	2273	2380
число устьиц на 1 мм <sup>2</sup>	66	85	320	337
длина замыкающих клеток устьиц, мк	22,5	21,7	18,5	21,7
нижний:				
толщина наружной оболочки, мк	4,1	4,1	6,1	8,2
толщина эпидермальных клеток, мк	16,0	11,0	10,2	9,0
число эпидермальных клеток на 1 мм <sup>2</sup>	1670	2500	3340	3330
число устьиц на 1 мм <sup>2</sup>	152	191	66	225
длина замыкающих клеток устьиц, мк	23,4	20,5	18,5	20,4

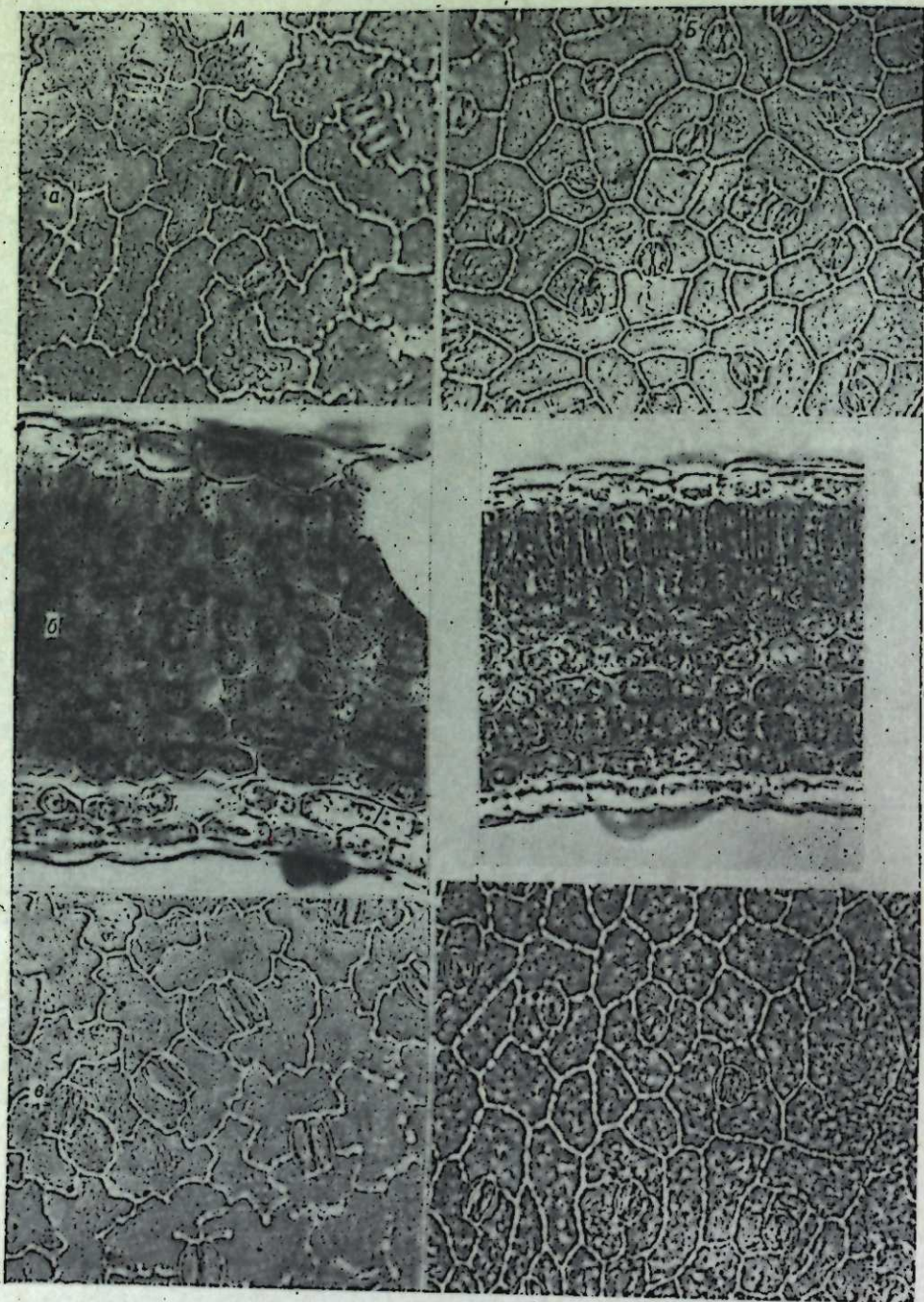
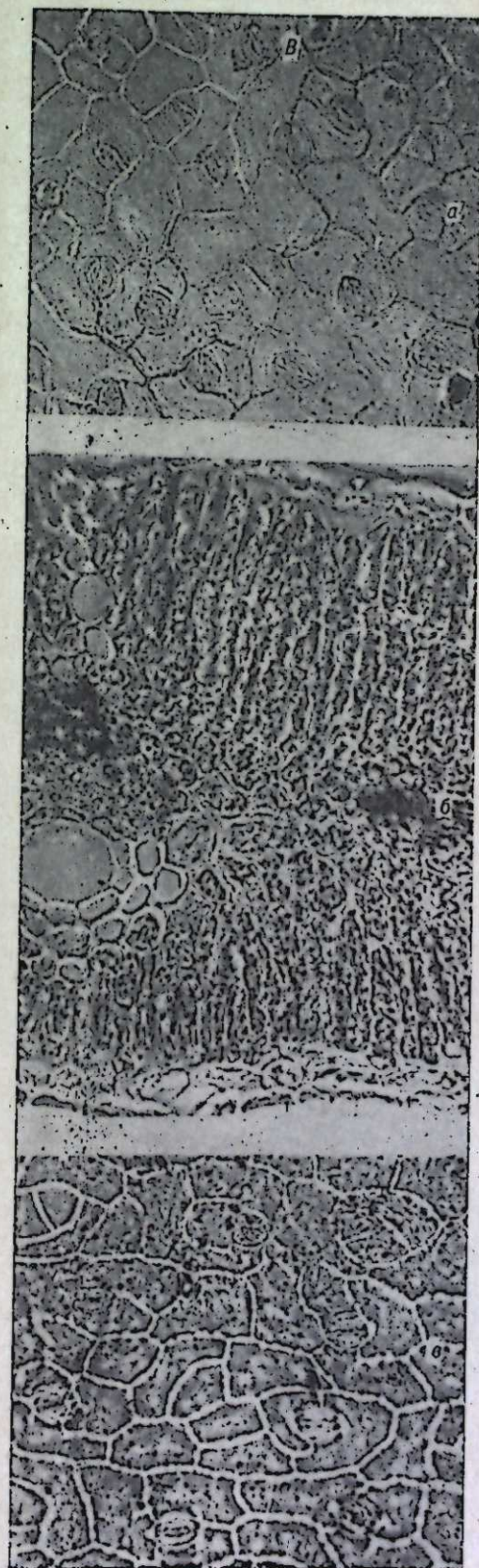


Рис. 1. Анатомическое строение листа.

А — *Bupleurum aureum*; Б — *B. multinerve*; В — *B. pusillum*; а — верхний эпидермис, б — поперечный срез листа, в — нижний эпидермис.

стах, где проходят жилки, лист резко утолщается, особенно над центральной жилкой, которая у крупных срединных листьев состоит из трех сосудисто-волокнистых пучков [14]. Проводящий пучок типично коллатеральный, сосуды ксилемы слабо одревесневшие, в количестве 20—29, диаметр 4—8 мк. Проводящий пучок имеет обкладку из одного слоя небольших тонкостенных клеток, лишенных хлорофилла. Клетки обклад-



ки с обеих сторон подходят к эпидермису, имеют характерные для колленхимы утолщения и расположены в один-два слоя. В обкладке и среди клеток мезофилла около сосудисто-волокнистых пучков имеются небольшие эфирномасляные вместилища. Кристаллов нет. Лист *B. aureum* имеет типичную мезоморфную структуру.

*Bupleurum multinerve* DC. — володушка многожилчатая. Многолетнее поликарпическое растение. Растет на возвышенных, сухих, чаще степных лугах, на степных склонах, реже на окраинах лиственных лесов, встречается у нижнего предела альпийского пояса, на альпийских лугах и в высокогорной тундре. Этот вид в пределах СССР имеет три изолированных ареала — европейский, уральский и сибирский, заходит на Дальний Восток и в горы Средней Азии. Имеет евразийский тип ареала.

И. М. Крашенинников [12] относит *B. multinerve* к реликтам «плейстоценового флористического комплекса». Это дает основание причислить данный вид к видам лабильным, обладающим широкой экологической амплитудой и надежным материалом для отбора в культуру. В Юго-Восточном Алтае вид изучался на Курайском хребте, окрестностях с. Курай, в лиственном лесу, на склоне южной экспозиции на высоте 2100 м над ур. м. *B. multinerve* имеет значительно меньшую высоту растений по сравнению с *B. aureum* и очень узкий лист — 4 мм (см. табл. 1).

Листья прикорневые и нижние стеблевые ланцетные или линейно-ланцетные, к основанию постепенно суженные в длинный 1—6 см черешок. Средние и верхние стеблевые листья в 2—4 раза короче нижних, ланцетные и длинно-заостренные, сидячие.

На поперечном срезе толщина пластинки листа 161—165 мк. Мезофилл дорзивентрального строения. Палисадная паренхима составляет 45—48% от мезофилла

листа и расположена сверху в один или два слоя (рис. 1, Б). Длина клеток верхнего слоя палисады 35—37 мк, ширина 9—10 мк. Отношение длины палисадных клеток к их ширине 3:1. Второй слой палисадной паренхимы состоит из менее вытянутых клеток длиной 20—22 мк, шириной 10—12 мк, в связи с этим переход к губчатой паренхиме не резкий. Губчатая паренхима состоит из 5—6 слоев, вытянутых параллельно поверхности листа, плотно сомкнутых клеток без межклетников. По краю листа проходит тяж колленхимной ткани и имеется маленький сосудисто-волокнистый пучок со смоляным ходом. У некоторых растений в высокогорных районах Алтая образуется в середине мезофилла листа один слой водоносной ткани, лишенной хлоропластов. Наружные оболочки эпидермальных клеток утолщены и покрыты сплошным слоем кутикулы. Общий контур эпидермальных клеток имеет 4—6-угольную форму, оболочки их утолщены. Антиклинальные стенки почти прямые, слабо извилистые наблюдаются на нижнем эпидермисе. На 1 мм<sup>2</sup> верхнего эпидермиса расположено в среднем 2000 клеток, на нижнем эпидермисе клетки мельче.

Устьица расположены в одной плоскости с клетками эпидермиса, в беспорядке — аномоцитный тип. На верхнем эпидермисе количество устьиц меньше, чем на нижнем.

Длина замыкающих клеток устьиц 19—22,0 мк. У некоторых устьиц нижних листьев замыкающие клетки имеют своеобразные выросты в виде прямостоячих фожек [14].

Центральная жилка состоит из одного проводящего пучка, расположенного в центре мезофилла листа. Проводящий пучок коллатеральный. Сосуды ксилемы хорошо одревесневшие в количестве 20—30 с диаметром 4,0—8,0 мк. Проводящий пучок имеет обкладку из одного-двух слоев паренхимных клеток, лишенных хлоропластов. Тяжи клеток, сходных с клетками обкладки пучков, тянутся от обкладки к обоим эпидермисам и имеют характерные для колленхимы утолщения. Под эпидермисом в участках, расположенных над крупными жилками и по краю пластинки листа, находится в 2—3 слоя колленхима. В клетках обкладки проводящих пучков расположены эфирномасличные вместилища. Кристаллов нет. Ксеромезофит.

*Bupleurum bicaule* Helm.— володушка двустебельная. Многолетнее поликарпическое растение. Произрастает на каменистых и щебнистых склонах, на скалах, иногда на степных лугах и степях, в Западной и Восточной Сибири и Монголии. Этот вид имеет центрально-азиатский ареал. В Юго-Восточном Алтае *B. bicaule* исследовалась у подножья Курайского хребта на высоте 1480 м над ур. м. в разнотравно-ковыльной степи по склону юго-западной экспозиции. Листья линейные, жесткие, острые с 3—5 жилками, обычно сложенные вдоль или свернутые. Стеблевые листья полустеблеобъемлющие, более мелкие (см. табл. 1).

При изучении поперечного среза листа, установлено дальнейшее утолщение листовой пластинки по сравнению с предыдущими видами (225,0 мк), толщина мезофилла 190—195 мк. Палисадная паренхима расположена по обеим сторонам листа. К верхнему эпидермису прилегает палисадная паренхима, состоящая из 2—3 слоев плотно сомкнутых клеток. Длина клеток первого слоя 25—30 мк, ширина клеток 9—10 мк. Клетки второго, иногда третьего слоя имеют примерно такую же длину. На нижней стороне листа палисадная паренхима расположена в один-два слоя, длина клеток первого слоя 49—50 мк, второй слой не всегда выражен по всей длине листа. В центре листа находится 3—4 слоя губчатой паренхимы, составляющей всего 40—45 мк. Процент палисадности очень высокий — 73,3. Структура листа приближается к изопалисадной. Наружные оболочки эпидермальных клеток покрыты толстым слоем кутикулы, оболочки утолщены, в связи с этим сами эпи-

дермальные клетки меньших размеров. Устьица расположены в основном на верхнем эпидермисе.

Таким образом, анатомическое строение листа *B. bicaule* свидетельствует о его ксероморфной структуре.

*Bupleurum pusillum* Kruyl.— володушка карликовая. Многолетнее поликарпическое растение. Произрастает на открытых склонах и в пустынно-степных долинах Западной и Восточной Сибири и Монголии. Имеет центральноазиатский ареал. *B. pusillum* изучалась в Юго-Восточном Алтае (нижнее течение р. Тархатта) на высоте 2100 м над ур. моря на каменисто-опуштенном степном склоне юго-западной экспозиции. Этот вид имеет наименьшую высоту растений и самый мелкий лист (см. табл. 1).

При изучении поперечного среза листа установлена самая толстая листовая пластинка среди изученных сибирских видов рода *Bupleurum* (240—250 мк). Палисадная паренхима расположена по обеим сторонам листа (рис. 1, В). Структура приближается к изопалисадной.

Анатомическое строение листа *B. pusillum* свидетельствует также о его ксероморфной структуре.

*B. aureum* реликтовое растение, приуроченное в настоящее время к влажным лесным ценозам, имеет тонкую листовую пластинку до 160 мк с центрическим строением мезофилла, палисада отсутствует, мезофилл состоит из 8—10 слоев губчатой ткани с небольшим количеством устьиц на верхнем эпидермисе, т. е. это типичный мезофит. Второй вид — *B. multinerve* — ксеромезофит В. В. Ревердатто [15] относит его к перигляциально-степным реликтам. Этот вид входит во флору нагорных ксерофитов, в составе которых по своей изначальной экологической природе многие виды являются мезофитами, прошедшими глубокую перестройку в плейстоцене и голоцене в сторону ксерофитизации и криофитизации. В современную эпоху эти виды сочетают в себе признаки мезофитов и ксерофитов и, обладая двойственной экологической природой, имеют широкую экологическую приспособленность в различных условиях произрастания.

И, наконец, яркие черты ксероморфизма отмечаются у видов *B. bicaule* и *B. pusillum*, имеющих азиатский и центрально-азиатский ареалы

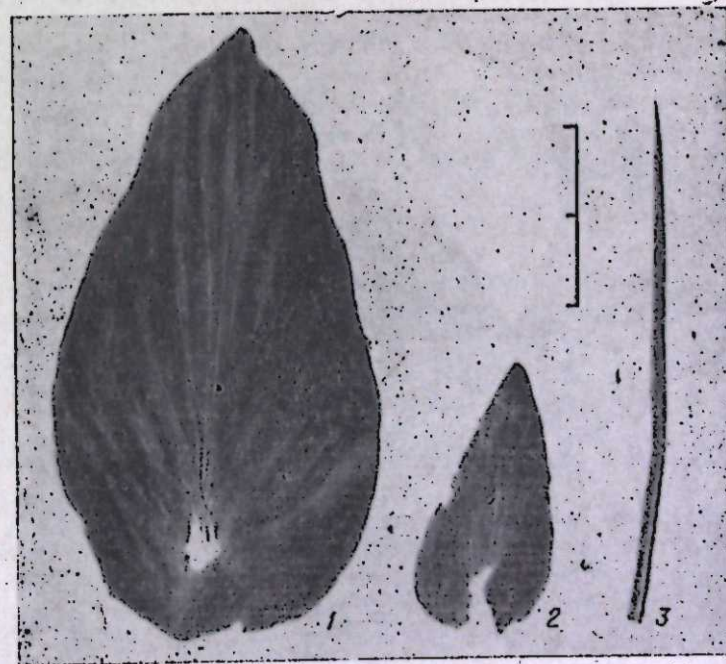


Рис. 2. Изменение листа у представителей рода *Bupleurum*.  
1 — *B. aureum*, 2 — *B. multinerve*, 3 — *B. pusillum*.

и приуроченные к каменистым, щебнистым опустыненным склонам гор. В отличие от предыдущих видов они имеют утолщенную пластинку листа, с изопалисадным строением мезофилла, большое количество устьиц, главным образом на верхнем эпидермисе, мелкие эпидермальные клетки, т. е. признаки, которые характеризуют высокую степень ксероморфизма.

В процессе ксероморфогенеза растения значительно сокращается листовая поверхность и уменьшается их габитус. Так, мезофит *B. aureum* имеет цельный эллиптический лист до 9 см длины и 3 см ширины, у ксеромезофита *B. multinerve* — ланцетные или линейно-ланцетные, к основанию постепенно суженные листья, длиной до 6 см, шириной до 1,0—1,5 см. Ксерофиты *B. bicaule* и *B. pusillum* имеют листья линейные, жесткие, обычно свернутые вдоль — шиловидные до 5 см длины и до 3 мм ширины (рис. 2). Также уменьшается и высота растений с 70—100 см у *B. aureum* до 50—40 у *B. multinerve* и 10—15 см у *B. pusillum*.

Как и следовало ожидать, в условиях культуры у мезофита *B. aureum* и ксеромезофита *B. multinerve* увеличивается высота растений, количество лучей в зонтике и семенная продуктивность. Ксерофиты *B. bicaule* и *B. pusillum* при попытке вырастить их в условиях культуры не дали положительных результатов [13].

### ВЫВОДЫ

Анатомо-морфологическая диагностика — один из надежных критериев прогнозирования исхода интродукции видов растений различной физической природы.

Анатомические и морфологические особенности строения листовой пластинки сибирских видов рода *Bupleurum* определены всем ходом экологической эволюции и современными условиями произрастания видов.

В анатомической структуре листовой пластинки *B. multinerve* сочетаются мезофитные и ксерофитные признаки. Этот вид с двойственной экологической природой как и типичный мезофит *B. aureum* сравнительно легко вводится в культуру и обладает высокой биологической продуктивностью.

Ксерофиты *B. bicaule* и *B. pusillum* не дали положительных результатов при выращивании их в культуре в качестве видов узкоспециализированных, не обладающих широким диапазоном пластичности.

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
27/VI 1975

### ЛИТЕРАТУРА

1. Культивасов М. В. 1953. Эколого-исторический метод в интродукции растений. — Вюлл. ГБС АН СССР, в 16, с. 24—39.
2. Соболевская К. А. 1971. Экспериментальное обоснование эколого-исторического метода интродукции растений природной флоры. — Вюлл. ГБС АН СССР, в 1, с. 51—59.
3. Туркина Е. В. 1971. Сибирские представители рода *Reinschidium* L. и перспектива их интродукции. — В юж. Растительные богатства Сибири, Новосибирск, «Наука», с. 82—99.
4. Соболевская К. А., Минаева В. Г. 1961. К изучению флоры Алтая, как источника флавоновых веществ. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 4, с. 69—72.
5. Алексеев В. Г. 1966. Анатомия растений, М., «Высшая школа», 428 с.
6. Браун П. А. 1926. Материалы к анатомии горных растений. — Вюлл. Средисиб. гос. ун-та, в. с. 1—40.
7. Васильевская В. К. 1954. Формирование листа засухоустойчивых растений. Апшхавд. Изд-во АН Туркменской ССР, 181 с.
8. Мокеева Е. А. 1946. Методика изучения анатомии листа. — Изв. АН УзССР, № 1, с. 18—25.

9. Пролина М. И. 1960. Ботаническая микротехника, М., «Высшая школа», 200 с.
10. Эсау К. 1969. Анатомия растений М., «Мир», 329 с.
11. Дивчакский П. А. 1950. Род *Bupleurum* L. — колодушка. — Флора СССР, 16, М., в. с. 275—319.
12. Крашенинникова И. М. 1937. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Евразии. — Сов. бот., № 67, с. 67—99.
13. Пэрнакеев В. Ф. 1970. Эколого-морфологические особенности некоторых сибирских видов колодушки (*Bupleurum* L.). — В кн.: Эколого-морфологические и биохимические особенности полезных растений дикорастущей флоры Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 101—116.
14. Карташова Н. Н. 1946. Сравнительное анатомо-морфологическое исследование некоторых желчегонных видов рода *Bupleurum*. — В кн.: Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты, вып. 2. Томск, Изд-во ЗС ФАН СССР, с. 92—101.
15. Ревертатто В. В. 1949. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. — Сов. бот., № 2, с. 48—64.

К. А. Соболевская, Г. В. Туркина, В. Р. Исраилсон

### ANATOMO-MORPHOLOGICAL LEAF STRUCTURE OF THE SIBERIAN *BUPLEURUM* L. SPECIES WITH THE AIM OF THEIR INTRODUCTION

In this article are given some data on the anatomo-morphological leaf structure of five Siberian *Bupleurum* species — *B. aureum*, *B. multinerve*, *B. scorzonifolium*, *B. pusillum*, *B. bicaule*. Anatomical and morphological peculiarities of the leaf plate structure of the Siberian *Bupleurum* species are determined by the whole process of the ecological evolution and modern species growth conditions. In the anatomical structure of the *B. multinerve* leaf plate mesophytic and xerophytic characters are combined. This species can be comparatively easily introduced into cultivation and is characterised by high biological productivity. *B. bicaule*, *B. pusillum* — are xerophytes and being narrow specialised didn't give any positive results in the process of cultivation.

УДК 691.681.55

А. В. РОНГИНСКАЯ

### КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ВТОРИЧНЫХ СООБЩЕСТВ В ЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАИГИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

(нижнее Приангарье)

Динамичность естественных растительных сообществ — основное свойство, обеспечивающее возможность существования их в постоянно изменяющихся условиях среды в связи с сезонными и погодными различиями и антропогенным влиянием. Каждое сообщество обладает своими пределами динамичности, в которых возможно сохранение его структуры. Количественный анализ структурной динамики сообществ по годам и поведению отдельных доминирующих видов позволит вскрыть сущность происходящих в них изменений.

Наше 10-летнее стационарное исследование проводилось в Тасовском районе Красноярского края. В естественно-историческом отношении это северная окраина Канско-Усольской впадины (наиболее пониженный участок Средне-Сибирского плоскогорья) с пологоводным равнинным рельефом и абсолютными высотами от 200 до 500 м над ур. м. Для этого района характерны резкие сезонные и суточные колеба-



ния температур воздуха, неравномерное поступление осадков, суровая зима и жаркое лето с довольно поздним оттаиванием почвы и сравнительно низкими ее температурами в вегетационный период. Из 10 лет 7 были засушливыми в весеннее, летнее и осеннее время. В растительном покрове господствуют сосновые и лиственнично-сосновые травяные леса в сочетании с производными формациями лиственничных лесов и лугов.

На вырубках травяных сосновых лесов с мало нарушенным травостоем широко представлены луговые сообщества, основу которых составляют лугово-лесные виды, характерные и для исходных лесных формаций. Наиболее представительными здесь полидоминантные лесные луга с *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. и разнотравно-вейниковые с *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. Оба типа этих лугов после прекращения сенокосного использования скоро зарастают березой, иногда с небольшой примесью осины и сосны. Так формируются березовые травяные леса, подобные тем, на которых мы проводили стационарные наблюдения.

Исследуемые сообщества располагались на почвах одного генетического ряда. Экологические условия их местообитаний не имели больших различий. Напряженность основных абиотических факторов была примерно одинаковой. Небольшие различия в содержании гумуса и азота в почве, в распределении выпадающих осадков, в скорости разложения мертвого органического вещества и другие связаны с жизнедеятельностью сообществ, их структурой.

Березовый лес с подростом из шиповника и коротконожково-вейниковым травостоем расположен на вершине водораздельного увала между речья Усолка—Сутяга на серой лесной среднеоподзоленной почве с повышенным вскипанием, подстилаемой красно-бурой и зеленой глиной.

Древостой одноярусный с сомкнутостью крон 0,8, возраст 80 лет, средняя высота 25 м, средний диаметр 24 см. Производительность соответствует II классу бонитета. В травяном покрове насчитывается 61 вид высших растений на 100 м<sup>2</sup>; доминируют *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.

Березовый лес с разнотравно-орляковым травостоем размещается на северо-западном и западном склонах этого же междуречного увала на серой лесной среднеоподзоленной почве, подстилаемой карбонатными мергелистыми сланцами.

Древостой сложен березой с одиночной примесью сосны. Сомкнутость полога 0,6, возраст 70—75 лет, средняя высота 23 м, средний диаметр 24 см, производительность соответствует II классу бонитета. Подросток отсутствует, а мощно развитый травяной покров насчитывает 66 видов высших растений на площади 100 м<sup>2</sup>.

Полидоминантный лесной луг с *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. занимает выровненное подножье этого же увала с темно-серой слегка оподзоленной почвой. Травостой его более разнообразен по сравнению с лесами. На 100 м<sup>2</sup> насчитывается 109 видов высших растений, причем 37 видов — общие для этих трех сообществ. Общие виды в травостое березовых лесов и на лесном лугу играют довольно существенную роль. В 1962 г. на лугу они составляли 89,21% общей массы травостоя, в березовом лесу с шиповником — 94,99, с орляком — 40,72 и с папоротником-орляком — 58,82%. Однако существует специфика перераспределения этих видов по обилию в каждом из рассмотренных сообществ. Только устойчивостью травяного покрова к антропогенным воздействиям можно объяснить такой высокий процент общности видов. На лесном лугу эта группа общих с лесными ценозами видов служит основным строителем сообщества, определяет его структуру и особенности функционирования. От ее фитоценотической устойчивости зависит существование этого лугового сообщества. В березовом

Таблица I

Количественные показатели флюктуационных изменений (R) в травостое двух типов березовых лесов и лесного луга при разных режимах использования

Варианты	Коэффициент сходства (расстояния)																		
	1962-1963	1963-1964	1964-1965	1965-1966	1966-1967	1967-1968	1968-1969	1969-1970	1970-1971	Среднее	1962-1963	1962-1964	1962-1965	1962-1966	1962-1967	1962-1968	1962-1969	1962-1970	1962-1971
Березовый лес с орляком	7,43	7,98	12,22	9,48	9,63	12,80	12,52	6,25	12,02	10,04	10,08	12,33	13,23	10,84	18,17	10,06	12,45	14,64	
Березовый лес с шиповником	14,99	10,82	12,51	19,54	22,39	34,16	23,49	7,14	18,49	18,17	14,20	10,70	20,28	20,69	13,46	15,43	18,54	13,45	
Полидоминантный лесной луг космый	18,40	19,80	24,80		16,80	19,30		10,10	12,30		11,60	21,00	12,90	22,10		14,20	19,10	16,00	
заповедный	19,20	20,50	16,40	15,90	16,90	22,50	10,50	11,00	13,20	16,40	13,90	10,40	19,00	31,00	17,50	29,10	21,50	32,80	
Космый и удобренный				9,20	12,20	12,10	17,90	25,30	20,50	16,20	Сравнение	19,65 г.	с	16,10	20,10	29,90	17,70	27,50	
Космый — заповедный				17,73	15,97	17,69	20,05	28,84	29,01	29,20									
Космый — космый с удобр.				13,74	14,21	20,61	27,33	27,33	29,42	30,60									
Заповедный — космый с удобр.				17,57	17,60	30,31	39,70	39,70	40,62	42,50									

Примечание. 1962—1963 и т. д. — сравнимые годы.

лесу с подлеском из шиповника эта группа видов выступает как доминант подчиненного яруса, а в березовом лесу с орляком и в подчиненном ярусе она испытывает влияние фитоценотически мощного подъяруса, образованного папоротником-орляком.

Мы пытались определить количественную меру флюктуационных изменений в морфологии травяного покрова трех указанных выше вторичных сообществ и зависимость размаха этих изменений от режима использования травостоя. В качестве показателя изменений структуры использовали среднее расстояние, определяемое по степени векового участия отдельных видов растений [1, 2].

Учет изменений в травостоях проводили путем ежегодного разбора укосов по видам, срезавшимся с 30—60 площадок по 0,25 м<sup>2</sup> в каждом лесном сообществе. На лугу в первые годы учетных площадок было 7—9 по 1 м<sup>2</sup>, а в последующие годы 30—60 по 0,25 м<sup>2</sup>. На луговом участке проведены сравнительные наблюдения за изменениями травостоя при ежегодном сенокосении, заповедовании с 1962 г. и ежегодном внесении минеральных удобрений в дозе N<sub>120</sub>P<sub>100</sub>K<sub>60</sub> действующего вещества на 1 га и сенокосном использовании травостоя.

Данные о продуктивности каждого вида (г/м<sup>2</sup> воздушно-сухого вещества) переведены в проценты участия вида в создании общей продукции травяного покрова. При 30- и 50-кратной повторности определения продуктивности видов и при условии регулярной выборки укосов с пробных площадей средние величины процентного участия видов в составе травостоя за эти годы оказались достаточно надежными. Для 5—6 доминирующих видов они статистически достоверны при уровне значимости не ниже 10%, для видов с небольшим обилием это среднеарифметическая величина.

О размахе флюктуационных изменений морфологии сообществ и соотношения видов можно судить по данным табл. 1.

Коэффициенты сходства структур (или расстояний) травостоя за 10-летний период наблюдений свидетельствует о том, что рассматриваемые сообщества как биологические системы обладают разной устойчивостью. Вариабельность расстояний между разными годами для травяного покрова в березовом лесу с папоротником-орляком минимальная по сравнению с двумя другими сообществами. Следовательно, морфологическая структура травостоя здесь более стабильна и меньше изменяется под влиянием погодных условий.

В березовом лесу с подлеском из шиповника размах разногодичных изменений структуры травостоя всегда выше, чем в орляковом лесу, и более неравномерен. Максимальный размах характерен для наиболее контрастных по погодным условиям годов (1967—1968, 1968—1969). К тому же, очевидно, на морфологическую изменчивость структуры травяного покрова влияет не только продолжительность сухого периода, но и его сезонная приуроченность (весна, лето или осень). О том, что размах изменений структуры связан с погодными колебаниями вегетационных сезонов и не имеет строгой направленности, говорит невысокий итоговый коэффициент за десятилетие (он даже немного ниже, чем в березовом лесу с орляком).

Лесной луг — еще более динамичное сообщество по сравнению с травяным покровом березовых лесов. Размах ежегодных флюктуационных изменений травостоя при сенокосном, заповедном режимах и сенокосении с удобрением участков колеблется в одинаковых пределах (в среднем от 16,2 до 16,9). В отдельные годы отклонения этих величин от средней довольно существенны и объяснить их только контрастностью погодных условий сравниваемых годов невозможно. Максимальные коэффициенты сходства структур не совпадают на луговых участках разного режима использования с максимумами для травостоя березовых лесов. Остается предположить, что в динамике лес-

ного луга большую роль играют внутренние режимы, связанные с жизнедеятельностью этих сообществ. Несомненно, изменения травостоя на луговых участках заповедного режима и косимом участке с ежегодным внесением удобрений имели сукцессионную направленность, тогда как при ежегодном сенокосном использовании травостоя лесного луга изменения в структуре не были столь значительными. Доказательством сказанного служат высокие итоговые коэффициенты сходства структур травостоя за 10-летний период наблюдений при заповедном режиме и за семилетие при сенокосении с удобрениями. На участке же с обычным сенокосным использованием в травостое структурные изменения за десятилетие не носили направленного характера. Отсюда и итоговый коэффициент равен среднему размаху ежегодных изменений. Сравнительные итоговые коэффициенты изменений морфологии травостоя лесного луга при разных режимах использования, приходим к выводу, что ежегодное внесение минеральных удобрений — более мощный фактор изменения травостоя, чем заповедный режим.

При введении заповедного режима на лесном лугу и при внесении минеральных удобрений в травостое происходят постепенные с каждым годом все нарастающие изменения, обусловленные действием только этого организованного фактора. Об этом говорят коэффициенты сходства структуры травостоя контрольного и опытного при ежегодном их сравнении. Этот метод анализа позволил исключить действие погодных условий, поскольку сравнение проводится в один и тот же вегетационный период. Кроме того, из этих же количественных показателей динамики травостоя лесного луга при разных режимах его использования видно, что изменения носили явно разнонаправленный характер, так как косимый луговой травостой за 10-летний период наблюдений так же отличается от заповедного и удобренного, как последние различаются между собой по структуре.

Обратимся к анализу изменений видового состава травостоя исследуемых сообществ.

На сенокосном луговом участке с ежегодным внесением минеральных удобрений наряду с резким увеличением массы надземных органов (от 33 до 180% в отдельные годы) усиливаются сукцессионные тенденции сообщества. В первый же год из числа доминирующих видов выпала *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., на второй год — *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch., *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., через 4 года — *Iris ruthenica* Ker. — Gavl. и *Pulmonaria mollissima* A. Kerner. Увеличивается роль луговых злаков: *Festuca pratensis* Huds., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Roegneria angustiglumis* Nevski. Через 5 лет *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. не попадает даже в число наиболее продуктивных видов. В итоге 7-летнего ежегодного удобрения лугового сенокосного участка травостой стал разнотравно-злаковым. Доминанты его — не лесные, а луговые злаки.

С прекращением сенокосения на второй год увеличивается количество *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., и это увеличение прогрессирует с каждым годом. К концу срока наблюдения *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. составила около 1/3 части всего травостоя. Через 5 лет заповедного режима из числа доминантов выпала *Geranium silvaticum* L., а через 7 лет — *Iris ruthenica* Ker. — Gavl. На шестой год луг стал разнотравно-коротконожковым; не сохранилось той полидоминантной структуры, которая характерна для сенокосного участка.

За период наблюдений нам не удалось обнаружить четкой направленности структурных изменений травостоя лугового сенокосного участка. Однако детально-маршрутные исследования в районе стационара убеждают нас в том, что на сенокосах длительного пользования формируются чаще всего овсянищевые луга с доминированием *Festuca*

Коэффициенты автокорреляции для некоторых видов травостоя в лесных и луговых сообществах южной тайги

Вид	Луг космый				Луг заповедный				Березовый лес с орляком				Березовый лес с шиповником			
	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>	r <sub>1</sub>	r <sub>2</sub>	r <sub>3</sub>	r <sub>4</sub>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-0,80	-0,39	-0,12	-0,04	+0,57	+0,62	+0,16	-0,18	+0,54	+0,06	-0,72	-0,37	-0,22	-0,19	+0,57	-0,39
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	-0,06	-0,38	-0,45	+0,31	+0,36	-0,01	+0,32	+0,32	+0,23	-0,21	+0,08	-0,16	-0,44	+0,35	-0,17	-0,20
<i>Lathyrus gmelinii</i>	-0,46	-0,19	+0,42	+0,62	+0,20	+0,32	+0,15	+0,13	+0,44	-0,04	-0,39	-0,23	-0,45	+0,16	-0,40	+0,54
<i>Iris ruthenica</i>	-0,23	+0,61	-0,10	+0,14	+0,40	+0,45	+0,24	-0,26	-0,11	-0,47	+0,60	-0,24	-0,24	-0,49	+0,86	-0,19
<i>Crepis sibirica</i>	-0,61	+0,68	-0,31	+0,01	+0,13	+0,03	+0,19	-0,18	-0,16	+0,03	-0,79	+0,07	+0,23	+0,02	-0,40	-0,49
<i>Rubus saxatilis</i>	+0,32	-0,21	-0,43	+0,42	+0,31	-0,18	-0,67	-0,44	-0,14	+0,39	+0,16	-0,41	+0,26	+0,09	-0,46	-0,21
<i>Poa sibirica</i>	+0,54	+0,13	-0,15	+0,02	+0,22	-0,20	-0,23	-0,16	-0,11	-0,20	-0,23	-0,16	-0,11	-0,20	-0,23	-0,16
<i>Carex macroura</i>	+0,15	-0,34	-0,44	-0,07	-0,11	-0,50	+0,07	+0,36	-0,09	+0,21	-0,24	-0,43	-0,09	-0,21	-0,24	-0,43
<i>Lathyrus vernus</i>	-0,31	+0,51	-0,26	+0,35	+0,64	+0,21	-0,24	+0,49	+0,23	+0,23	+0,23	+0,49	+0,23	+0,23	+0,49	+0,23
<i>Trollius asiaticus</i>	-0,37	-0,01	-0,10	-0,28	+0,25	+0,10	+0,67	+0,02	+0,02	+0,10	+0,67	+0,02	+0,02	+0,10	+0,67	+0,02
<i>Ranunculus polyanthemus</i>	+0,61	+0,29	-0,01	+0,18	+0,60	+0,36	+0,33	-0,16	+0,36	+0,36	+0,33	-0,16	+0,36	+0,36	+0,33	-0,16
<i>Geranium silvaticum</i>	-0,08	-0,39	+0,16	+0,25	+0,08	-0,92	-0,18	+0,62	+0,51	-0,07	-0,64	-0,09	+0,51	-0,07	-0,64	-0,09
<i>Equisetum pratense</i>	+0,09	+0,06	+0,20	-0,47	+0,94	+0,51	-0,18	+0,07	-0,09	-0,03	-0,03	-0,03	-0,09	-0,03	-0,03	-0,09
<i>Majanthemum bifolium</i>	+0,37	+0,05	+0,46	-0,33	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11
<i>Heracleum dissectum</i>	-0,34	-0,38	-0,60	+0,44	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11	-0,05	-0,09	-0,03	-0,11

*pratensis* Huds. и участием многих сорных и луговых видов растений. По весовому составу групп лесных и луговых видов можно судить о возрасте лугового участка и интенсивности его использования. Усиление луговой флоры на сенокосах мы рассматривали как направленность сукцессионного процесса, вызванного сенокосением.

Каков характер флюктуационных изменений доминирующих видов в рассматриваемых фитоценозах. Однако ли ведет себя вид в разных сообществах при разных режимах использования? Для анализа рядов динамики нескольких доминирующих видов мы воспользовались методом автокорреляции, предложенным В. И. Василевичем [3]. Данные приведены в табл. 2.

Коэффициенты автокорреляции показывают, что на косимом участке луга 10 видов из 14 имеют осцилляторный тип изменения обилия. Отрицательные коэффициенты автокорреляции между смежными годами — несомненный показатель этого. Особенно наглядно осцилляции проявляются у *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. и *Trollius asiaticus* L., не имеющих положительных коэффициентов через 2, 3 и 4 года. Осцилляции характерны для *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Iris ruthenica* Ker.—Gawl., *Crepis sibirica* L., *Heracleum dissectum* Ledeb. Эти виды имеют общую реакцию на сенокосное использование. Все они то быстро, то медленно деградируют под влиянием сенокосения. Только 4 вида из 14 в травостое косимого лугового участка имеют четко выраженную цикличность с продолжительностью циклов более 4 лет. Для *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt. характерна нерегулярная цикличность, для остальных регулярная. Виды с

циклическими изменениями обилия более стойкие к сенокосению благодаря разным биологическим особенностям. *Poa sibirica* Roshev., *Carex macroura* Meinsh. и *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., имеющие массу приземных побегов, мало повреждаются при сенокосении. *Ranunculus polyanthemus* L. из-за ежегодного успешного семенного возобновления быстро восстанавливает свою численность.

На участке этого луга без сенокосения те же виды ведут себя по-другому. Осцилляции проявляются только у *Heracleum dissectum* Ledeb. и *Carex macroura* Meinsh. Остальные 12 видов травостоя имеют четко выраженную регулярную и нерегулярную цикличность. Двухлетние циклы характерны для *Ranunculus polyanthemus* L., у *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. они составляют около 4 лет, у *Poa sibirica* Roshev., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. и *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch., *Iris ruthenica* Ker.—Gawl., *Trollius asiaticus* L., *Geranium silvaticum* L. и *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt. они более положительные, а у *Crepis sibirica* L. и *Equisetum pratense* Ehrh. нерегулярны.

Таким образом, осцилляторный тип изменения обилия видов более характерен для лугов сенокосного использования. Очевидно, подобный тип кратковременных и ненаправленных изменений в обилии доминирующих видов травостоя свидетельствует о ослабленной саморегуляции в ценозе, о значительном размахе разногодичных колебаний участия этих видов и о их резкой реакции на погодные изменения. При отсутствии сенокосения на лесных лугах восстанавливаются процессы саморегуляции.

В травяном покрове березовых лесов некоторые из этих общих видов ведут себя по-разному. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. и *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch. в березовом лесу с орляком обнаруживают цикличность изменения обилия, тогда в березовом лесу с шиповником изменения носят осцилляторный характер. Однако *Crepis sibirica* L. и *Rubus saxatilis* L. имеют циклический тип изменений в шиповниковом лесу и осцилляции в орляковом.

Только *Iris ruthenica* Ker.—Gawl. сохраняет осцилляции в обоих лесных сообществах. Таким образом, в поведении этих видов нашла отражение их экологическая индивидуальность в приспособлении к существованию в разных сообществах.

Характер разногодичных изменений некоторых видов может быть показателем устойчивости их в сообществе. Так, осцилляторный тип изменений *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. на лугу сенокосного использования приводит к постепенному вытеснению ее из травостоя, а циклические изменения — к усилению ее доминантной роли.

Количественный анализ за десятилетие в двух лесных и луговом сообществах при разных режимах использования показал, что вторичные сообщества южной тайги динамичны (особенно луговые). Характер изменения доминирующих видов в травостое во многом зависит от режима хозяйственного использования сообществ.

Особенности поведения доминирующих видов трав в луговых и лесных сообществах не находят отражения в размахе их флюктуационных изменений в смежные годы. (Показателем последних мы считаем коэффициент сходства структур, см. табл. 1.) Однако поведение доминирующих видов определяет скорость сукцессионных процессов сообщества. Так за десятилетие участок луга сенокосного использования с осцилляторным типом изменения обилия доминирующих видов существенно не изменил своей структуры, в то время как луговой участок заповедного режима, для которого более характерен циклический тип изменения обилия доминирующих видов, обнаруживает четко вы-

раженные сукцессионные перестройки в структуре. В березовых же лесах, где осцилляции и циклы в равной мере представлены, существенных изменений в структуре за десятилетие не наблюдалось.

Центральный Сибирский ботанический сад  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21/1 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Василевич В. И. 1962. О количественной мере сходства между фитоценозами.— Проблемы ботаники, т. VI, 83—94.
2. Работнов Т. А. 1965. О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов.— Бот. ж., 50, вып. 10, 1396—1408.
3. Василевич В. И. 1970. Метод автокорреляции при изучении динамики растительности.— В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. «Наука», с. 17—23.

A. V. Ronginskaja

#### A QUANTITATIVE ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF SECONDARY FOREST TYPES IN THE TAIGA ZONE OF THE SOUTH MIDDLE SIBERIA

It was conducted the quantitative analysis the change of structure grass cover and the conduct some dominant species in two types birch forest and the forest meadow by different rigime of the utilization (Hay — making, fertilization, reservation).

We used the metod of middle distance and autocorrelation.

It was established that the type of the change abundance of dominant species on the forest meadow determines the rate of succession.

УДК 591.145 : 591.3 : 591.40

Э. А. ЕЛУМЕЕВ

#### ТРЕХДОМНОСТЬ И ПОЛОВОЙ ТРИМОРФИЗМ СВОБОДНОГОДНИКА КОЛЮЧЕГО

Свободногодник колючий — *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim., — известный также под названием элеутерококка колючего; широко распространенный на Дальнем Востоке кустарник из семейства аралиевых (*Araliaceae*), получивший в последние годы признание как полноценный заменитель женьшеня и средство для повышения продуктивности сельскохозяйственных животных [1].

Экспериментальные исследования проводились в 1961—1968 гг. в окрестностях г. Комсомольска-на-Амуре, в сохранившемся участке хвойно-широколиственного леса с сомкнутостью древесного полога до 0,7, на остаточнопойменных почвах [2]. Целью работы было изучение морфологии генеративных органов и цветения свободногодника и исследование полового триморфизма растения. В 1961—1965 гг., в период цветения проводилась полевая лаборатория; в 1966—1968 гг. — путем выездов в лес.

Учет бутонов в соцветиях проводился на 10 мужских, 10 женских и одном гермафродитном экземплярах. Для наблюдений за распусканием и цветением цветков на растениях разного пола выделялось не менее, чем по 50 бутонов; наблюдения велись на

протяжении всего светлого периода суток с использованием 7-кратной и бинокулярной призматической наложной луп, в ряде случаев телескопического микроскопа.

Размеры цветков определялись с помощью 8-кратной лупы со шкалой при 30-кратной повторности измерений; размеры пыльцевых зерен — на глицерин-желатиновых препаратах, приготовленных по методу Вудхауза [3], с помощью окулярного винтового микрометра при 100-кратной повторности измерений. Жизнеспособность пыльцы, свежесобранной и хранившейся, определялась по степени активности сукциндегидразы [4, 5], восприимчивость рылец к пыльце — методом стигматохромины [6]. При установлении размеров вегетативных органов и соцветий измерения проводились в 50-кратной повторности, зародышей и анатомических структур — в 30-кратной. Данные всех измерений обрабатывались методом вариационной статистики. Фенологические наблюдения велись на протяжении 3 лет.

Материал для исследований фиксировался и хранился в фиксаторе Чемберлена [5]. Срезы готовились бритвой от руки и использовались для получения временных и постоянных препаратов.

Общее описание соцветий и цветков свободногодника колючего приводится во «Флоре СССР» [7] и «Деревьях и кустарниках СССР» [8]. Отмечается, что соцветия представляют собой простые рыхлые зонтики, расположенные на концах побегов по одному, чаще по 3—4. Зонтики несут 5-членные цветки с двойным околоцветником. Завязь нижняя, 5-гнездовая, столбики сросшиеся в колонку с 5 короткими рыльцами.

В ходе исследований было подтверждено наличие у свободногодника трех форм цветков: тычиночных, пестичных и обоеполых, установлена их приуроченность не к двум [7], а к трем половым типам растений — мужским, женским и гермафродитным. Оказалось, что тычиночные и пестичные цветки морфологически обоеполые, однако стерильность гинецея в первых и андроея во вторых превращает их в функционально однополые цветки [9, 10].

В окрестностях г. Комсомольска-на-Амуре популяции свободногодника неоднородны по своему составу. Мужские особи в них встречаются в двух формах, названных нами мелкоцветковой (цветки не более 6,0 мм в диаметре) и крупноцветковой (цветки 7,1—8,85 мм в диаметре), женские — в трех: желтолепестной, фиолетоволепестной и пурпурнолепестной, различающихся размерами цветков и их частей; самые мелкие цветки (3,8—4,7 мм) характерны для пурпурнолепестной формы. Среди женских растений желтолепестной формы встречаются и мелкоцветковые, и крупноцветковые экземпляры; у первых диаметр венчика 4,2—5,1 мм, у вторых 4,7—6,2 мм\*. В районе исследований преобладают особи мужской крупноцветковой и женской желтолепестной форм. Гермафродитные растения представлены одним многопобеговым экземпляром. Исключительная редкость гермафродитных особей свободногодника наводит на мысль о постепенном переходе от трехдомного к двудомному разделению полов.

Каждой половой форме цветков свободногодника присущи определенные морфологические, биологические, физиологические и анатомические особенности, которые мы имеем основание рассматривать как проявление полового триморфизма (табл. 1).

Как видно из табл. 1, наличие мелкоцветковых и крупноцветковых форм среди мужских и женских растений свободногодника в какой-то мере сглаживает различия между особями разного пола по размерам частей цветка (лепестки, пыльники, столбик и завязь). Некоторые показатели обоеполых цветков близки к показателям тычиночных и пестичных. И несмотря на это, растения разных сексуальных типов в период цветения легко различимы по цветкам.

Половой триморфизм у свободногодника колючего проявляется также в биологии особей разного пола и в строении вегетативных органов (табл. 2).

При диагностике пола растений свободногодника до их цветения наиболее надежным признаком может служить число проводящих пучков в черешках листьев 1-го яруса, легко различимых на черешках, пе-

\* Далее приведены размеры частей цветка только для особей пурпурнолепестной и желтолепестной с крупными цветками форм.

## Признаки цветков разных половых форм свободноплодного колодежного

Показатели	Половые формы цветков		обесполье
	тычиночные	пестичные	
Особенности распускания и цветения	Неодновремен. отдел. и отгибание лепестков в течение не более 2 ч	Оч. медленное (1—2 суток и дольше) раскрывание «звездочкой»	
Начало выделения нектара	При загнутых к завязи лепестках, в 1-й день цветения	При опадении или после опадения лепестков, на 5-й (4-й или 6-й) день цветения	При закрученных к завязи лепестках, на 2-й (3-й) день цветения
Чашечка:	0,21	0,25	0,13
высота, мм;	0,30	0,06	0,14
длина зубцов, мм			
Тычинки:	(3,00—3,85)3,25	(0,85—1,10)1,00	(3,00—4,50)3,73
длина, мм	(4,30—5,90)5,30	(0,90—1,30)1,28	
Пыльнички:	(0,80—1,30)1,18	(0,70—0,85)0,70	(0,80—1,40)1,16
длина, мм	(1,40—1,75)1,55	(0,70—1,10)0,84	
Лепестки:	(1,90—2,20)2,00	(1,40—2,20)1,70	(1,70—2,00)1,83
длина, мм	(2,20—2,90)2,85	(1,70—2,20)1,95	
Соотношение длины тычинок и лепестков	В 1,6 и 2,0 раза длиннее лепестков	В 1,6 и 1,7 раза короче лепестков	В 2,0 раза длиннее лепестков
Столбик с рыльцами длина, мм:			
в начале цветения	(0,40—0,60)0,54	(0,30—0,70)0,44	(0,60—0,80)0,70
в конце цветения	(0,75—1,00)0,83	(0,50—0,90)0,67	(0,62—0,85)0,72
Отношение длины столбика с рыльцами к длине тычинок	6,0 : 1 6,4 : 1	1,2 : 1 1,0 : 1,2	5,2 : 1
Рыльца в период опадения лепестков: длина, мм	(0,10—0,17)0,12	(0,30—1,00)0,60	(0,05—0,15)0,10
диаметр, мм	(0,35—0,55)0,46	(0,90—1,35)1,14	(0,45—0,65)0,49
Цвет рылец при опадении лепестков	Зеленоватый	Белесый	Фиолетовый
Завязь:			
длина, мм	(1,30—1,50)1,42	(0,70—1,70)1,22	(1,00—1,70)1,50
диаметр, мм	(1,00—1,90)1,50	(1,60—2,20)1,98	(1,10—1,50)1,40
диаметр, мм	(1,10—1,60)1,42	(1,10—1,90)1,51	
диаметр, мм	(1,30—1,60)1,41	(1,40—2,00)1,79	
Фиброзный слой в пыльниках	Имеется	Отсутствует	Имеется
Длина сопочков рылец при опадении лепестков, мк	(20,5—39,3)28,2	(34,3—81,4)66,3	(16,2—30,9)22,9
Размеры пыльцевых зерен, мк			
по полярной оси	(18,8—26,6)23,42		(21,8—33,4)25,74
по экваториальной оси	(20,0—28,6)24,85		(20,8—33,0)23,78
Жизнеспособн. пыльцы цветков термини. зонтиков, %			
свежей	87,0		42,6
после 5 суток хранения	15,5		1,6
Клетки эпидермиса подстолбня, мк:			
длина	(16,2—21,6)19,1	(16,4—33,7)25,2	(12,1—23,3)20,3
ширина	(14,0—20,1)16,9	(14,0—32,0)21,4	(14,2—20,5)16,7
Клетки паренхимы подстолбня, мк:			
длина	(29,8—46,7)39,2	(16,0—27,4)20,1	(23,1—30,7)21,0
ширина	(18,6—30,5)24,4	(9,7—15,3)12,7	(13,6—23,1)19,1
Фунгикулярный обтуратор фертильных семязпочек	Занимает не более 1/2 длины фунгикула	По всей длине фунгикула	По всей длине фунгикула
Длина зародыша в свежесобранных семенах, мм	(0,075—0,250) 0,140 (0,050—0,250) 0,152	(0,125—0,250) 0,171 (0,150—0,375) 0,226	(0,075—1,150) 0,120

Таблица 2

Признаки растений разного пола свободнойгодника колючего

Показатели	Пол растений		
	мужской	женский	гермафродитный
Репродуктивные побеги, %	(25,0—44,7)34,6	(52,6—85,0)72,3	80,0
Число проводящих пучков в ср. части черешков листьев 1-го яруса годовых репродукт. побегов	9	7—11	
Почечные чешуи цветочных почек, шт.	(2)3	(1)2	(2)3
Колич. боковых зонтиков в соцветиях	(1—4)3	(0—3)1	(0—3)2
Длина ножек терминальных зонтиков, мм	(38,0—190,0)97,0:	(35,0—112,0)60,0:	(24,0—58,0)38,0
Колич. бутонов в зонтиках: терминальных боковых	(43—96)69 (4—54)29	(20—68)49 (5—34)20	(7—106)57 (20—40)15
Вступают в фазу бутонизации	Первыми	Первыми	Спустя 7—9 дней
Продолжит. бутонизации, дней	38, 47, 41	33, 45, 35	31, 42, 32
Растения зацветают.	Спустя 4—6 дней после женских	Первыми	Последними
Начало роста завязи			На 4—5 дней позднее женских
Начало созревания плодов			На 5—8 дней позднее женских
Начинают сбрасывать листья	Первыми	Спустя 1—2 дня после мужских	Спустя 2—4 дня после женских
Ножки терминальных зонтиков	Опадают после цветения	Сохраняются до весны с частью плодов	

резанных в средней части поперек с помощью 8-кратной лупы. Для анализа достаточно двух десятков листьев. Метод проверен на листьях 850 годовых репродуктивных побегов мужских и женских особей.

Комсомольский-на-Амуре  
государственный педагогический институт

Поступила в редакцию  
3/11 1975

## ЛИТЕРАТУРА

1. Брехман И. И. 1968. Элеутерококк. Л., «Наука».
2. Иванов Г. И. 1966. Классификация почв равнин Приморья и Приамурья. Владивосток. Дальневосточное кн. изд-во.
3. Wodehouse R. P. 1935. Pollen grains. N. Y.—London.
4. Дякону П. 1962. Определение жизнеспособности пыльцы полевых культур с применением трифенилтетразолия хлорида.— Селекция и семеновод., № 3.
5. Руководство к практическим занятиям по селекции и семеноводству полевых культур. 1963. Под ред. А. П. Горина. М., Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов.
6. Robinson J. Die Färbungsreaktion des Narde, Stigmatochromie. als morphobiologische Blütenuntersuchungsmethode.— Sitzungsberichte Akad. Wiss. in Wien. Math. naturwiss. Klasse, Abt. I, No 133.
7. Пояркова А. И. 1950. Аралиевые — *Araliaceae* Vent.— В кн.: Флора СССР, XVI. М.—Л., Изд-во АН СССР.
8. Полятико О. М. 1960. Аралиевые — *Araliaceae* Vent.— В кн.: Деревья и кустарники СССР, V. М.—Л., Изд-во АН СССР.
9. Елумеев Э. А. 1966. Некоторые данные о цветении и плодоношении свободнойгодника колючего.— В кн.: Совещ. по проблемам апомиксиса. Саратов, Изд-во Саратовск. ун-та.
10. Елумеев Э. А. 1968. Цветение свободнойгодника колючего.— Уч. зап. Хабаровского гос. пед. ин-та, сер. хим.-биол., 13. Хабаровск.

E. A. Elumeev

THE THREE — HOME AND SEXUAL THREEMORPHISM  
OF THE THRONY FREE BERRY — FIELD

The *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim) Maxim. is determined to be a three — home plant. Its stamen, pistillate and monoecious flowers as well as the individuals of different sexes have quite definite morphological biological physiological and anatomical peculiarities, which display sexual threemorphism.

The diagnostics of plant sex is possible during the whole year long: before flowering according to the texture of leaf — cuttings; during the flowering according to the sharp distinguishing flowers of different sexual forms and in the leafless state when the male specimen have and female specimen have no umbellate stalks; and according to the fruit which is preserved till next year spring.

УДК 582.478

К. И. ОСИПОВ, О. И. РЕЗАНОВА, Ц. А. НАЙДАКОВА,  
Г. Г. НИКОЛАЕВА, Т. А. СНЕГИРЕВА, В. К. КУЗЬМИН

К ИЗУЧЕНИЮ  
ПРОДУКТИВНОСТИ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА  
*STELLERA CHAMAEJASMAE L*

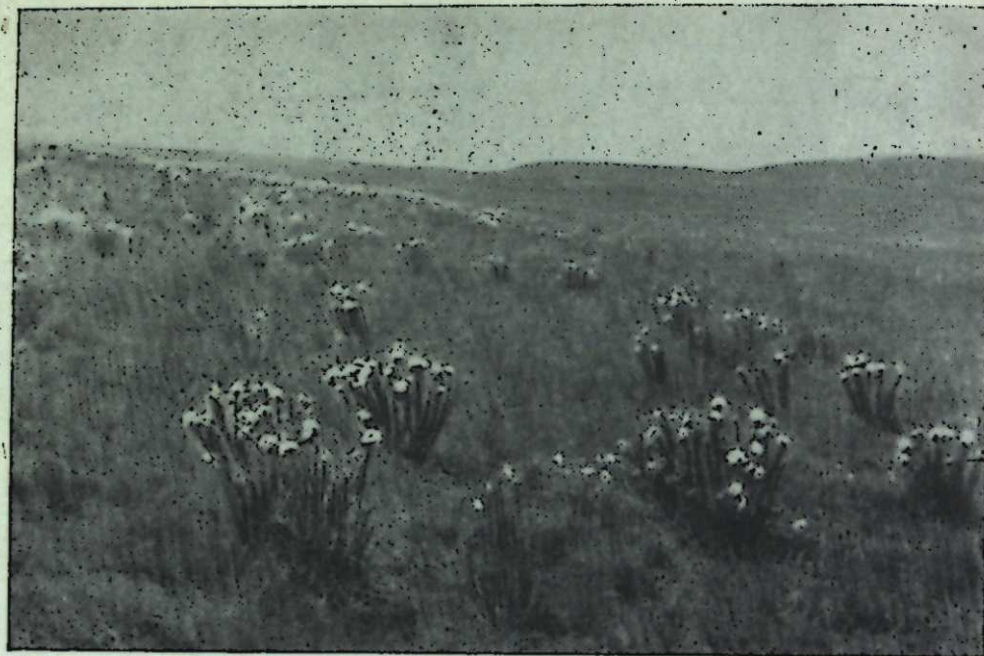
Стеллера карликовая — лекарственное растение, используемое в народной и тибетской медицине при опухолях, лихорадке, задержке последа, а также как слабительное, глистогонное и кровоостанавливающее средство [1, 2]. Запасы этого растения и его химический состав не изучены. Известно лишь, что в листьях и корнях содержатся ядовитые высокомолекулярные органические кислоты и смолы вещества неизвестного строения и предполагается наличие антрагликозидов [1, 3, 4]. При клиническом испытании препаратов из стеллеры было установлено [5], что инфуз из листьев и корней обладает слабительным действием при запорах атонического и спастического характера. По механизму действия он подобен препаратам, содержащим производные антрацена.

Учитывая недостаточную изученность стеллеры, широко распространенной в степях Забайкалья, мы провели дополнительные ее исследования.

Биологию и запасы стеллеры изучали в Боргойской степи Бурятской АССР (Юго-Западное Забайкалье) с учетом общепринятых геоботанических и ресурсоведческих методик [6, 7].

Стеллера карликовая — *Stellera chamaejasmae L.*, относящаяся к семейству волчниковых — *Thymelaeaceae*, имеет головчатое, окруженное листьями соцветие на вершине простых неветвистых побегов. Цветет в июне. Количество цветков в одном соцветии достигает 42, в среднем 25—30. Цветки белые. В верхнем членике околоцветника в два ряда расположены 10 тычинок. Плод односемянный грушевидный, бурый орешек, заключенный в остающийся нижний членик сухого околоцветника. В июле плоды созревают и сразу опадают. Подземная часть растения состоит из вертикального корневища (длина и диаметр его 4—5 см), главного и боковых корней, проникающих в почву до глубины 60—90 см.

Ареал стеллеры охватывает центральную и восточную части азиатского материка: Монголию, Китай, Японию. В СССР это растение



*Stellera chamaejasma* L. на степных пастбищах Бурятии (июнь 1971 г.).

широко распространено среди Забайкальских степей (Бурятская АССР и Читинская обл.) и единично отмечается в Амурской обл. (окрестности с. Климоусы, с. Ново-Воскресеновки) [8].

Стеллера предпочитает щебнисто-каменистые почвы среди типчаковых (с *Festuca lenensis* Drob.) и пижмовых (с *Tanacetum sibiricum* L.) степей. В Юго-Западном Забайкалье она занимает склоны в основном южной экспозиции и частично шлейфы небольших хребтов, сопок, бровки ложины (см. рисунок).

Изучали запасы стеллеры из коренных растительных сообществ (разнотравно-типчаковых со стеллерой) типчаковой формации и из вторичных сообществ (типчаково-стеллерово-полынное) антропогенного происхождения.

Хорошо выраженного различия в размерах отдельных растений стеллеры среди разных сообществ не отмечается. Поэтому для биометрического изучения растения отбирали на типчаковых и полынных пастбищах. Средний вес корневища с корнем составляет 63,4 г, а зеленой части растения — 6,7 г (табл. 1). Общий вес одного модельного растения стеллеры 70,1 г. Отношение корня к зеленой части равно 9,5. В августе и начале сентября содержание подвижной воды в корнях стеллеры составляет 57,6%, а в надземной части в фазе бутонизации — 75,5%, в фазе цветения — 66,1%. Одно растение состоит в сред-

Таблица 1  
Продуктивность стеллеры карликовой (вес в граммах в воздушно-сухом состоянии)

Объект изучения	$M \pm m$	$\sigma$	$P, \%$
Вес корневища с корнями, $n = 20$	$63,36 \pm 4,73$	20,8—97,4	7,46
Вес надземной части одного растения, $n = 30$	$6,67 \pm 0,57$	2,0—14,05	8,54
Количество побегов в одном растении, $n = 60$	$25,8 \pm 1,86$	9—67	7,21

Примечание.  $\sigma$  — предел колебаний,  $P$  — показатель точности исследования,  $n$  — число наблюдений.

Таблица 2

Численность растений стеллеры на учетных площадках (10 м<sup>2</sup>) разных сообществ ( $n = 10$ )

Сообщество	$M \pm m$	$\sigma$	$P, \%$
Типчаково-стеллерово-полынное . . . . .	$39,2 \pm 4,28$	19—58	10,9
Стеллерово-типчаково-полынное (пл. 1) . . . . .	$34,0 \pm 3,78$	17—50	11,2
Стеллерово-типчаково-полынное (пл. 2) . . . . .	$31,0 \pm 3,4$	16—48	10,9
Разнотравно-типчаковое со стеллерой (пл. 1) . . . . .	$15,0 \pm 2,18$	5—27	14,5
Разнотравно-типчаковое со стеллерой (пл. 2) . . . . .	$5,0 \pm 0,58$	2—8	11,6

нем из 26 побегов. Вес одного побега 0,2565 г. Побеги густо олиственные.

Запасы сырья стеллеры сравнительно высокие, особенно среди сообществ, подвергнутых постбищной дигрессии (табл. 2).

Стеллера имеет неприятный запах, считается ядовитым растением и домашними животными не поедается. В единичных случаях это растение скучивают овцы. Однако, по нашим наблюдениям, по опросу чабанов и согласно литературным источникам, отравления животных стеллерой не зарегистрировано. Дикие животные из отряда зайцеобразных и грызунов ее поедают. Мы отмечали, что на биотопах пищухи — *Ochota dahuricum* Pall. в стожках травы, заготовленной этим зверьком, всегда есть стеллера. Стеллеру использует в пищу также стадная полевка — *Stenocranius gregalis* Pall. Аналогичные данные приводят и другие авторы [9].

Поскольку стеллера размножается только семенами, пастба способствует возобновлению растения. При нерегулируемой интенсивной пастбе обилие стеллеры увеличивается от отметок sol, sp. до сор. Численность ее на типчаково-стеллерово-полынных и стеллерово-типчаково-полынных пастбищах с интенсивным использованием достигает 31000—39200 шт/га, а на разнотравно-типчаковых пастбищах, где ведется умеренный выпас, 1500—5000 шт/га.

Согласно расчетам, на 1 га типчаково-стеллерово-полынного пастбища биологическая продуктивность корней стеллеры составляет 24,8 ц/га, а зеленой массы — 2,6 ц/га, на стеллеро-типчаково-полынных — соответственно 19,6—21,5 и 2,1—2,6 ц/га, на разнотравно-типчаковых со стеллерой — 3,2—9,5 и 0,3—1,0 ц/га. Площадей с высокой продуктивностью стеллеры (22—27 ц/га) немного. В районе нашего стационара они занимают 12% (54 га) от общей площади пастбищ, на которых растет стеллера (450 га).

Для изучения химического состава надземную часть растения заготавливали в период цветения — в июне, а корни — в августе. Усредненные образцы, высушенные до воздушно-сухого состояния, анализировали на содержание физиологически активных веществ.

Для определения количественного содержания дубильных веществ использовали метод [10]. Качественный состав дубильных веществ устанавливали хроматографически [11]. Природу сапонинов определяли по реакции пенообразования [12], а их количественное содержание (сумму неочищенных сапонинов) — методом [13]. Кумарины обнаруживали методом хроматографии на бумаге в системах: I — петролейный эфир — формамид [14], II — хлороформ — формамид [15] и реакцией диазосочетания. Количественно кумарины определяли весовым методом Г. К. Никонова [16].

Органические кислоты определяли титрометрически [17]. Флавоноиды — с помощью цианидиновой реакции [18]. Их содержание устанавливали фотоколориметрическим методом [19]. Наличие алкалоидов определяли с диагностическими реактивами [20], сердечных гликозидов — реакциями Раймонда [21], Келлер — Килиани и Легалья [20], антраценпроизводных — качественными цветными реакциями [10] и хроматографически на бумаге и в тонком слое сорбента [22]. Содержание витамина С находили по методу Тильманса, а каротина — по Мурри [23]. Озеление растений и исследование минерального состава проводили по методике [24].

Таблица 3

Результаты фитохимического анализа стеллеры карликовой

Физиологически активные вещества	Содержание веществ, %	
	надземная часть	корни
Сердечные гликозиды	*)	—
Алкалоиды	—	—
Сапонины	20	21
Кумарины	0,33	0,31
Флавоноиды	1,63	0,35
Дубильные вещества	3,06	1,20
Антрагликозиды	—	—
Эфирные масла	—	—
Витамины С*	Не исслед.	7,44
Каротин*	14,7	—
Органические кислоты (в пересчете на лимонную кислоту):		
водный экстракт	0,65	0,57
спиртовый	1,10	1,10

Примечание. Прочерк означает, что исследуемые вещества не обнаружены; звездочка — содержание витамина С и каротина приведено в мг %.

Хроматографическое поведение (значения  $R_f$  — 0,58 и 0,68 в системе I и 0,64 в системе II), характер свечения пятен на хроматограммах в УФ-свете позволяют предварительно отнести кумарины к оксикумаринам.

Качественные реакции и хроматографирование спиртового экстракта на бумаге и в тонком слое сорбента на пластинках Silufol в 4 системах растворителей с проявлением 5%-ным раствором едкого натра и парами аммиака показали отсутствие антраценпроизводных. В растении также не найдено алкалоидов и гликозидов карденолидной группы.

Нами исследован минеральный состав растения. Содержание золы в корне составило 5,4%. В ее составе найдено: меди — 2,66 мг%, железа — 8,73, марганца — 6,92 мг%.

## ВЫВОДЫ

1. *Stellera chamaejasmae* L. содержит ценные физиологически активные вещества и имеет высокую продуктивность. Это позволяет считать ее растением перспективным для химического и фармакологического изучения и делает необходимым более полное выявление ее запасов в Забайкалье.

2. В корнях и надземной части растения впервые обнаружены сапонины, флавоноиды, кумарины. Алкалоидов, сердечных гликозидов и антраценпроизводных в растении нет.

3. На основании химических исследований можно полагать, что слабительное действие стеллеры обусловлено не антраценпроизводными, как считалось ранее, а другими группами физиологически активных веществ.

Бурятский филиал  
СО АН СССР,  
Улан-Удэ

Поступила в редакцию  
3/VI 1974

## ЛИТЕРАТУРА

- Блинова К. Ф., Куваев В. Б. 1965. Лекарственные растения тибетской медицины Забайкалья.— Тр. ЛХФИ. Вопросы фармакогнозии, 19, вып. 3, Л., с. 163—178.
- Чжуд-ши (кит. изд. на монгольском яз.). 1959; 1. Пекин, с. 588—589.
- Атлас лекарственных растений СССР. 1966. М., Гос. изд. мед. лит., с. 536—537.
- Энциклопедический словарь лекарственных, эфирно-масличных, ядовитых растений. 1951. М., «Сельхозгиз», 375 с.
- Адамов С. А. 1946. Стеллера (*Stellera chamaejasmae*) как новое слабительное средство.— В кн.: Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты, вып. 2. Томск, с. 114.
- Работнов Т. А. 1960. Методы изучения семенного размножения травянистых растений.— В кн.: Полевая геоботаника, 2. М.—Л., «Наука», с. 20—39.
- Крылова И. Л., Шретер А. И. 1971. Методические указания по изучению запасов дикорастущих лекарственных растений. М. 22 с. (Ротант ВИЛР).
- Побединова Е. Г. 1948. Семейство *Thymelaeaceae* Adans. Флора СССР, 15. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 502.
- Никипелов П. В. 1964. Распространение позвоночных животных по биокомплексам.— В кн.: Алкучанский Говин. М.—Л., «Наука», с. 63—70.
- Государственная фармакопея СССР. 1967, т. 1. М., «Медицина», с. 816—818.
- Бузнашвили И. Ш., Комиссаренко Н. Ф., Колесников Л. Г. 1972. Содержание полифенольных соединений в листьях *Rhus coriaria* L. и *Colinus cogugria* Scop.— Раст. рес., 8, вып. 2, 237—240.
- Fontan-Candela J. L. 1954. Estudios Sobre saponinas. Metodo analitico diferencial de saponinas esteroidicas y tryterpenticas.— An. Real. soc. espanola fis y quim., 50, (B), № 4, 441—444.
- Захаров А. И., Пакали Д. А., Захарова О. И., Боряев К. И. 1974. Содержание тритерпеновых гликозидов в некоторых видах семян *Primulaceae*, флоры Средней Азии и Кавказа.— Раст. рес., 10, вып. 3, 375—379.
- Колесников Д. Г., Комиссаренко Н. Ф., Чернобай В. Г. 1961. Кумарины борщевика сибирского (*Heracleum sibiricum* L.).— Мед. пром., № 6, 32—35.
- Макарова В. А., Прокопенко А. П., Жуков Г. А., Ладыгина Е. Я. 1973. Кумарины *Cicuta virosa*.— ХПС., № 1, 112—113.
- Пименов М. Г. 1965. Обследование дальневосточных видов порядка *Umbelliflorae* на содержание кумаринов.— Тр. БИН им. Комарова, сер. V. Растительное сырье, вып. 12. «Наука», с. 71—75.
- Церевитинов Ф. В. 1930. Химия и товароведение свежих плодов и овощей М., с. 113—115.
- Гейсман Т. 1960. Антоцианы, халконы, ауроны, флавоны и родственные им водорастворимые растительные пигменты.— В кн.: Биохимические методы анализа растений. М. 453 с.
- Гусева А. Р., Настюк М. И. 1953. К методике определения флавоновых веществ в растениях.— Биохимия, 18, вып. 4, 480—483.
- Лазурьевский Г. В., Терентьева И. В., Шамшурин А. А. 1966. Практические работы по химии природных соединений. М., «Высшая школа», с. 321—322.
- Абубакиров Н. К., Генкина Г. Л. 1960. Фотометрическое определение сердечных гликозидов группы строфантинина при помощи 3,5-динитробензойной кислоты.— Узб. хим. ж. № 6, 63—72.
- Hauschild L., Steiner M., Zlombitra K. W. 1971. Quantitative Bestimmung der Antrachinone einiger Flechten.— Planta med. 20, № 1, 1—7.
- Луковникова Г. А., Ярош Н. П. 1972. Определение витаминов и других биологически активных веществ.— В кн.: Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос», с. 88—92 и 107—111.
- Султанов К. Л., Узишевская Л. Ш., Халматов Х. Х. 1966. Содержание кобальта, марганца, меди, железа и калия в некоторых лекарственных растениях Узбекистана.— Тр. Ташкентского фарм. ин-та, 4, 130—135.
- Bryant E. T. 1950. A note on the differentiation between flavonoid glycosides and their aglicones.— J. Am. chem. Soc. Sci., 39, 8, 480—481.

K. I. Osipov, O. I. Rezanova, Ts. A. Naidakova,  
G. G. Nikolaeva, T. A. Snigireva, V. K. Koozmin

CONCRENING PRODUCTIVITY AND CHEMICAL COMPOSITION OF *STELLERA CHAMAEJASMUE* L.

In this article the results of investigation of containing physiologically active substances *Stellera chamaejasmae* L. are carried out and its biological resources are determined in Buryat, Borgoyaskay Steppe.



А. И. ФЕДОРОВА, А. П. ГАГУЛАЕВА

### СВЯЗЬ УСТОЙЧИВОСТИ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ К ЗЕЛЕНОМУ ПИЛИЛЬЩИКУ С ЕЕ РОСТОМ И СОДЕРЖАНИЕМ ФЕНОЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Среди сельскохозяйственных растений существуют сорта, устойчивые к ржавчине, шведской мухе, хлопковой совке, рисовому долгоноску [1, 2]. Н. И. Вавилов [2] считает, что отбор и гибридизация устойчивых форм и сортов — одно из перспективных направлений повышения иммунитета растений. По его мнению, иммунитет определяется тремя категориями: наследственными особенностями растений; избирательной способностью, или специализацией, паразитов; условиями внешней среды.

Среди лесных деревьев не существует сортов, так как селекция древесных на тот или иной хозяйственно ценный признак — дело трудное и очень длительное. Основой для селекции служит индивидуальная изменчивость организмов, существующая в природе. Изменчивость, связанная с поражением вредителями, характерна и для естественных популяций древесных, и для искусственных посадок. П. М. Раффес [3] отмечает, что в очагах массового размножения листогрызущих вредителей всегда встречаются особи деревьев, не повреждающиеся насекомыми вследствие их индивидуальной устойчивости.

Лиственница поражается хвоегрызущими вредителями. Среди них пилильщики, которые объедают молодую хвою, повреждают ауксбласты и этим ослабляют насаждения (рисунок). Вспышка размножения пилильщика наблюдалась нами в 1971 г. в посадках лиственницы сибирской (*Larix sibirica* L.), произрастающей на экспериментальной базе Института леса и древесины СО АН СССР в 43 км на север от Красноярска. Наблюдения продолжались в 1972—1974 гг. Насаждения представляют собой 8-летние культуры лиственницы, выращенные из семян, собранных в Хакасии. Размещение 1,5×2,0 м.

При обследовании очага мы обратили внимание на то, что нападение пилильщика на разные экземпляры лиственниц неодинаково. Среди деревьев встречались особи, которые вообще не поражались этим вредителем или поражались очень незначительно, т. е. в очаге массового размножения пилильщика встречались иммунные и относительно устойчивые экземпляры. Определение, проведенное Ю. П. Конда-



ковым, показало, что вредитель — зеленый лиственничный пилильщик (*Pristiphora wesmaeli* Tischb).

Зеленый лиственничный пилильщик обычно откладывает яйца в основании молодых хвоннок ауксбластов. В 1971 г. лёт этого вредителя на юге Красноярского края отмечался в начале июня, массовое появление личинок — в конце июня. А. С. Рожков [4] наблюдал на одном дереве лиственницы 6—11 штук личинок второго и третьего класса возраста. Б. Н. Вержуцкий с соавт. [5] отмечают, что «дефолиация» подраста в иркутских очагах размножения достигла 80%; личинки повреждали прежде всего подрост лиственницы, объедая хвою сначала на ауксбластах, а затем на брахибластах. По-видимому, в этом процессе участвовало большее количество личинок. Нами отмечалось до 40 шт. личинок на растении высотой 2,5—3,0 м. Чаще всего личинки объедали хвою на ауксбластах верхушечного и боковых побегов в верхней части кроны. Это приводило к болезненному состоянию побегов и их усыханию. В меньшей степени повреждалась хвоя на брахибластах. Вторичного восстановления хвон до конца вегетационного периода не отмечалось, что подтверждается и наблюдениями Б. Н. Вержуцкого [5].

Наблюдения показали, что среди посадок лиственницы можно выделить 4 основных типа особей: 1) иммунные к пилильщику; 2) относительно устойчивые; 3) промежуточные; 4) неустойчивые. Исходя из этого, во время вспышки размножения зеленого пилильщика в 1971 г. были отобраны и помечены экземпляры деревьев всех типов. Наблюдения продолжались и в 1972—1974 гг., когда отмечался спад численности вредителя и очаг постепенно затухал. Это позволило сделать не только морфологическое описание экземпляров лиственниц, различающихся по устойчивости к поражению пилильщиком (табл. 1), но и дать физиологическую характеристику деревьев, различающихся устойчивостью в период их нормальной жизнедеятельности без вмешательства вредителей. Работы подобного рода известны нам только по травянистым растениям, вовлеченным в сельскохозяйственное пользование. В большинстве же исследований рассматривается не собственно устойчивость растений, а патологические изменения, возникшие в них в ответ на поражение. Б. Н. Вержуцкий [5] отмечает, что у пораженных зеленым

Таблица 1

Морфологические признаки лиственниц различной степени устойчивости (осень 1971 г.)

Показатели	Неустойчивые (быстрорастущие)	Относительно устойчивые (медленнорастущие)	Устойчивые (иммунные)
Высота, см	316	157	250
Диаметр у корневой шейки, см	5,9	2,8	3,9
Ширина кроны, м	1,5	0,8	1,2
Прирост верхушечного побега, см	48—60	30—38	35—50
Толщина верхушечного побега, мм	2,7	2,1	2,0
<i>Хвоя на брахибластах</i>			
Длина, мм	28,2	20,0	32,5
Ширина, мм	0,85	0,84	0,52
Число хвоннок в пучке	32,9	23,1	31,0
<i>Хвоя на ауксбластах</i>			
Длина, мм	28,2	17,3	29,0
Ширина, мм	1,2	1,1	1,37

пилильщиком лиственниц наблюдалось понижение в хвое хлорофилла, общего азота, повышение количества фосфора, обеднение углеводами и смолами по сравнению с неповрежденными экземплярами.

Устойчивость лиственницы сибирской к зеленому пилильщику определяется, по-видимому, комплексом факторов. У однородной группы деревьев это качество связано с быстротой роста экземпляров: неустойчивые и относительно устойчивые формы — одновременно быстрорастущие и медленнорастущие (см. табл. 1).

Во время отложения яиц самки зеленого пилильщика предпочитают быстрорастущие особи деревьев. Видимо, это вызвано большей мягкостью их вегетативных органов, а может быть, связано с более ранним распусканием первой группы лиственниц (разница 2—3 дня) или выделением у второй группы каких-то веществ, оказывающих отпугивающее действие.

Учеты показали, что в период массового размножения вредителя в конце июня 1971 г. на быстрорастущих лиственницах найдено до 30—40 вредителей на растение, на медленнорастущих 20—22, в период спада очага в 1972 г. 12 и 1 соответственно. Количество обьединенных веточек в 1971 г. у первой группы 28, у второй — 8—10. Быстрорастущие особи по ряду морфологических признаков (длине хвои, числу хвоинок в пучке на брахибластах, толщине побегов) значительно отличаются от медленнорастущих (см. табл. 1). По-видимому, быстрорастущие экземпляры — более благоприятная кормовая база для питания пилильщика, чем медленнорастущие, которые имеют грубые и менее обводненные ткани. Изучаемые группы деревьев имеют разное содержание воды в тканях (табл. 2).

Известно, что личинки лиственничного пилильщика объедают преимущественно верхушки побегов. Выявлено, что именно эти части сильно различаются по влажности у быстрорастущих и медленнорастущих экземпляров. Нижние части и хвоя различаются мало. Чтобы устано-

Таблица 2

Влажность побегов и хвои лиственницы (% от сырого веса)

Орган	Срок опред.	Неустойчивые (быстрорастущие)			Относительно устойчивые (медленнорастущие)			Досто-верн. различия
		M±m	y	P	M±m	y	P	
1971 г.								
Побеги								
верх	8/VI	87,2		Не опр.	78,3		Не опр.	
низ		75,0		»	74,1		»	
Побеги								
верх	29/VI	76,0		»	74,0		»	
низ		69,2		»	68,0		»	
Хвоя на брахи-бластах	14/VI	71,5		»	72,0		»	
Хвоя на аукси-бластах	4/VII	76,0		»	75,0		»	
1972 г.								
Побеги								
верх	27/VI	72,4±0,1	3,8	1,6	70,3±0,7	2,2	1,0	6,7
»	9/VII	57,2±0,2	7,0	4,0	49,6±1,1	2,6	1,8	3,1
»	3/IX	57,0±0,2	7,6	1,0	52,7±1,3	5,9	2,0	4,0

вить достоверность различия по содержанию влаги в верхушках побегов, мы в 1972 г. провели специальные сборы для статистической оценки. В каждый срок проводились 15—20 определений на группу. Статистическая обработка показала, что различия по влажности у верхушек побегов быстрорастущих и медленнорастущих экземпляров достоверны на протяжении всего вегетационного периода (см. табл. 2), что обусловлено их более интенсивным ростом и более медленным одревеснением.

В связи с большей увлажненностью и мягкостью тканей повреждение молодых побегов у быстрорастущих экземпляров наблюдалось по всей кроне, у медленнорастущих, которые менее обводнены, только в ее верхней части. Питание личинок на быстрорастущих лиственницах длилось на 1—2 недели дольше (до половины июля), чем на медленнорастущих. Это в какой-то мере связано с прекращением роста хвои и побегов у медленнорастущих экземпляров и их начавшимся одревеснением. По нашим наблюдениям, медленнорастущие лиственницы вступают в покой на 7—10 дней раньше, чем быстрорастущие.

Особую категорию составляют лиственницы, иммунные к нападению зеленого пилильщика (см. табл. 1). Во время массового развития вредителя они не повреждались вообще. Эти особи характеризуются умеренными высотой, ростом в толщину, развитием кроны, толщиной побегов. Однако по внешнему виду они резко отличаются от всей остальной массы лиственниц длинной и тонкой хвоей, покрытой особым глянцем, и повышенной гибкостью ветвей. Обмеры показали, что длина их хвои на брахибластах, в среднем на 0,43 см больше, чем у быстрорастущих экземпляров, и на 1,25 см больше чем у медленнорастущих. На ауксибластах это превышение составляло 0,08 и 1,13 см. Ширина хвои на 0,32—0,33 мм меньше, чем у противоположных групп, которые по этому признаку не различаются (см. табл. 1). Влажность побегов в начале июня равна 85%, что несколько приближает их к быстрорастущим экземплярам. Более тщательное визуальное обследование показало, что иммунные лиственницы обладают сильным запахом и повышенным количеством смол в хвое и побегах. Во время роста верхушечного побега у иммунных особей хвоинки на ауксибластах долгое время не отходят от основной оси и как бы приклеены к ней выделяющейся смолой. Это, по-видимому, и придает им особый глянцевый вид. Повышенное количество смолы у этих лиственниц не благоприятствует откладке яиц пилильщиком летом (отпугивающее действие), а также возможности добраться до молодого вновь нарастающего побега из-за прилипших хвоинок. Однако и для живых личинок иммунные особи — неподходящий корм. Мы попытались подсадить молодые личинки пилильщика на ауксибласты иммунных форм. Через сутки эти личинки были обнаружены на земле в полуживом состоянии.

Б. Н. Вержуцкий с соавт. [5] считают, что для питания пилильщика большое значение имеют питательные качества корма. Особое внимание он обращает на терпены и фенольные вещества. Некоторые из них при испытаниях на личинках пилильщиков оказались весьма токсичными. Это выражалось в повышенной смертности личинок при поедании хвои, смоченной, например, фенолами дигидрохверцетином и кверцетином. Смесь же терпенов, полученная из древесины лиственницы, оказалась для зеленого пилильщика менее токсичной, чем для других видов пилильщиков.

Учитывая это, мы определили фенольные вещества в органах лиственницы различной степени устойчивости в сроки, совпадающие со временем нападения и развития личинок вредителя, в годы развития очага, его затухания и отсутствия. Фенольные соединения определялись количественно по методу Левенталя в интерпретации М. Н. Запрометова [6] и качественно путем хроматографической разгонки эфирного

Таблица 3

Содержание фенольных веществ (мг/г сухого веса) в органах иммунных и неустойчивых форм лиственниц

Сроки	Хвоя на брахибластах		Хвоя на ауксибластах		Ауксибласты	
	неустойчивые	иммунные	неустойчивые	иммунные	неустойчивые	иммунные
29/VI 1971		Не опр.		Не опр.	4,42	4,82
8/VI 1972	2,33	4,66			1,92	3,58
29/VI 1973	2,87	4,90	2,12	2,99	1,33	3,8
18/VII 1973	1,95	2,20	1,54	4,99	1,33	2,0

элюата из хвои в системе бутанол : уксусная кислота : вода в соотношении 40:12:28. Повторность 2—3-кратная (табл. 3).

Представлялось интересным сравнить две крайние группы, различающиеся по устойчивости. Определение суммы фенольных веществ в период заселения вредителя показало, что в побегах, хвое брахибластов и ауксибластов иммунных форм фенолов содержится значительно больше (в отдельные годы вдвое). Согласно статистической обработке среднее количество водорастворимых фенолов за три года наблюдений у иммунных особей составило  $3,77 \pm 0,39$  мг/г сухого веса и у неустойчивых  $2,2 \pm 0,32$ . Точность опыта 10%, коэффициент вариации 30%. Достоверность различия между вариантами равна 3, 1, т. е. различия по количеству фенолов у противоположных групп достоверны. При хроматографической разгонке образцов, собранных в июне, установлено, что у обеих групп лиственниц имеется по 7 компонентов эфирорастворимых фенольных веществ, качественно не различающихся у иммунных и неустойчивых особей.

Нами отмечена корреляция между количеством фенольных веществ у лиственницы и ее устойчивостью к зеленому пилильщику при отсутствии качественных различий. При анализе двух других групп (например, различающихся по скорости роста столь прямой корреляции, не обнаружено. Наши фрагментарные определения показали, что в июне фенольных веществ у быстрорастущих лиственниц может быть даже больше, (1,50—2,42 мг/г одного веса), чем у медленно растущих (0,75—2,25 мг/г сухого веса). Это, по-видимому, обусловлено участием фенолов в процессах внутреннего метаболизма у растений с разной скоростью роста. Однако обе группы (неустойчивые и относительно устойчивые) имеют значительно меньше фенольных веществ в своих органах, чем иммунные особи.

Некоторая противоречивость полученных данных вполне объяснима с точки зрения современных представлений об устойчивости растений. Б. А. Рубин [7] считает, что устойчивость растения к внедрению паразита не всегда объясняется наличием или повышенным количеством какого-либо одного химического вещества. Он считает, что иммунитет растения необходимо рассматривать как динамическое физиологическое свойство. В какой-то мере это применимо и в отношении устойчивости растений к насекомым. Можно предположить, что кроме фенольных веществ, участвующих в кормовых связях растение — паразит, определенную, или даже решающую роль играют смолы, повышенное количество которых отмечено у иммунных форм при сборе образцов. Вместе с тем, установлена связь устойчивости лиственницы к зеленому пилильщику с скоростью роста отдельных экземпляров. Понижение устойчивости у быстрорастущих особей по сравнению с медленно растущими обусловлено большей влажностью побегов (связанной с интенсивным ростом и значительным поступлением в их органы метаболитов), более ранним началом роста и, по-видимому, с большей мягкостью клеточных стенок в их тканях. У быстрорастущих экземпляров в начальные периоды их роста содержится больше индольных ауксинов [8].

Считается, что под влиянием ауксинов увеличивается пластичность клеточных стенок, их проницаемость для воды и растворенных веществ [9]. Ауксин также увеличивает активность ферментов разрушения клеточных стенок — глюканазы и целлюлазы [9]. Этим, вероятно, объясняется большая обводненность тканей и мягкость их у быстрорастущих неустойчивых к пилильщику лиственниц.

Таким образом, устойчивость отдельных особей к поражению вредителем есть многофакторная система, которая зависит от внутренних и внешних причин. Непоражаемость отдельных особей лиственницы зеленым пилильщиком связана с накоплением фенолов и, очевидно, смол. Меньшая повреждаемость других экземпляров имеет прямую связь с быстротой роста, содержанием воды в тканях и, по-видимому, с другими причинами.

Институт леса и древесины  
СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
8/IV 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Горленко Н. В. 1973. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. М., «Высшая школа», 365 с.
2. Вавилов Н. И. 1935. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к запросам селекции), М.—Л., с. 100.
3. Рафес П. В. 1968. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 233 с.
4. Рожков А. С. 1966. Вредители лиственницы сибирской. М. 326 с.
5. Вержуцкий Б. Н., Докийчук Т. А., Животова М. М. 1971. Биохимические изменения в хвое лиственничного подростка, поврежденного пилильщиком *Pristiphora wesmaeli* Tischb. и значение этих изменений для хвоегрызущих насекомых. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 88—93.
6. Запрометов М. Н. 1971. Фенольные соединения и методы их исследования.— Биохимические методы в физиологии растений. М., «Наука», 190 с.
7. Рубин Б. А. 1971. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 649 с.
8. Федорова А. И. 1974. Индольные фитогормоны в побегах лиственницы сибирской разной интенсивности роста.— «Лесоведение», № 3, с. 49—58.
9. Гамбург К. З. 1970. Фитогормоны и клетки. М., «Наука», 72 с.

A. I. Fedorova, A. P. Gagulaeva

#### RELATION OF LARIX SIBIRICA PRISTIPHORA WESMAELI RESISTENCE TO ITS GROWTH AND PHENOL CONTENT

The article shows that *Pristiphora wesmaeli* immunity in single individuals of larch is related to phenol material and resin content. More less damagability of other specimen is due to the quick growth. The quickgrowing specimen which are more watered and contain more indole auxins are damaged by pest most greatly.

УДК 576.8.77

Т. К. КАЛЬВИШ

#### ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ ВРЕДИТЕЛЕЙ ЗАЩИТНЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛОС КУЛУНДИНСКОЙ СТЕПИ

В 1970—1974 гг. в защитных лесополосах Кулундинской степи (Алтайский край) наблюдалось сопряженное массовое размножение ольхового пилильщика-ткача (*Pamphilus vifer* L.), пилильщика *Nematus*

сп., лунки серебристой (*Phalera bucephala* L.), златогузки туркестанской (*Euproctis karghalica* Moore) и хвойной углокрылой пяденицы (*Semiothisa liturata* Cl.).

Эта группа насекомых относится к дендрофильным видам, личинки которых питаются листьями и хвоей. В годы массового размножения они объедают кроны деревьев на 80—100%.

При изучении агентов естественного контроля данной группы насекомых было обращено внимание на грибные болезни. Цель настоящей работы — изучение микофлоры погибших особей этих вредителей и выявление патогенных форм грибов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран в очагах массового размножения вредителей в защитных лесных полосах на территории Ключевского и Волчихинского районов Алтайского края (Кулундинская степь) Л. Н. Литвинчук.

Микологическому анализу подвергнуто 234 эонимфы пилильщика *Nematus* sp., 92 эонимфы ольхового пилильщика-ткача, 23 куколки хвойной углокрылой пяденицы, 9 гусениц лунки серебристой и 8 предкуколок златогузки туркестанской. Грибы из трупов насекомых выделяли по общепринятым методикам и идентифицировали их до вида.

Для выявления патогенных форм грибов были поставлены биопробы (в условиях, приближенных к естественным). В качестве тест-насекомых использованы пилильщик *Nematus* sp., ольховый пилильщик-ткач, боярышница (*Aporia crataegi* L.), капустная белянка (*Pieris brassicae* L.), непарный шелкопряд (*Ocnaria dispar* L.), пчелиная огневка (*Galleria melonella* L.). Для каждого варианта опыта и контроля брали 30 личинок. Продолжительность опыта 12—15 дней.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 366 исследованных экземпляров насекомых выделено 215 штаммов грибов, относящихся к 9 родам, большей частью из класса *Deuteromycetes* (табл. 1).

Следует отметить наличие таких широко распространенных энтомопатогенов, как *Beauveria bassiana* (на всех исследованных видах насекомых), *B. tenella* (на лунке серебристой и хвойной углокрылой пяденице) и *Paecilomyces farinosus* (на златогузке туркестанской и хвойной углокрылой пяденице). Эти виды грибов являются возбудителями белой мускардины широкого круга насекомых на территории Сибири [1—7].

В микофлоре погибших пилильщников как в видовом, так и в количественном отношении доминируют представители рода *Fusarium*. Среди них первое место принадлежит *F. oxysporum* и его разновидности *F. oxysporum* var. *orthoceras*. Ранее они (особенно *F. oxysporum* var. *orthoceras*) неоднократно выделялись нами из разных насекомых, собранных в различных районах Сибири [1, 3, 4]. Многие виды этого рода довольно часто встречаются на насекомых [8]. Некоторые из них отмечены как энтомопатогены [9].

Значительное количество выделенных штаммов приходится на представителей рода *Penicillium*. Последние обычно поселяются на мертвых насекомых, используя их как субстрат. Особенно часто выделялись нами *P. raistrickii* и *P. thomii* [1, 2, 4, 10].

Из обоих видов пилильщников выделено 17 штаммов *Gliocladium roseum*. Этот вид впервые изолирован нами из погибших эонимф рыжего соснового пилильщика (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) [10].

Таблица 1

Видовой состав грибов, выделенных из погибших насекомых

Вид гриба	Количество выделенных штаммов				
	<i>Nematus</i> sp.	<i>Pamphilius</i> vafer	<i>Semiothisa</i> liturata	<i>Phalera</i> bucephala	<i>Euproctis</i> karghalica
<i>Phycomycetes</i>					
<i>Mucor ramannianus</i> Moell.			2		
<i>Mucor</i> spp.	4	6			
<i>Deuteromycetes</i>					
<i>Alternaria tenuis</i> Nees ex Fr.	5		1		
<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi				1	2
<i>A. wentii</i> Wehmer	5				
<i>Beauveria bassiana</i> (Balsamo) Vuill.	3	5	3	2	2
<i>B. tenella</i> (Del.) Siem.			1	1	
<i>Fusarium gibbosum</i> App. et Wr. em. Bilai	2				
<i>F. gibbosum</i> App. et Wr. em. Bilai					
var. <i>bullatum</i> (Sherb.) Bilai	1				
<i>F. javanicum</i> Koord.	2				
<i>F. oxysporum</i> Schlecht. em. Snyder et Hans.	20	8			
<i>F. oxysporum</i> Schlecht. em. Snyder et Hans. var. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai	41	5			
<i>F. sambucinum</i> Fuck. var. <i>minus</i> Wr.	2	3			
<i>F. semitectum</i> Berk. et Rav.	8	9			
<i>Gliocladium roseum</i> (Lk.) Bainier					
<i>Paecilomyces farinosus</i> (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith			3		3
<i>Penicillium raistrickii</i> Smith	21				
<i>P. spp.</i>	29	2		5	1
<i>P. thomii</i> Maire	4				
<i>Trichothecium roseum</i> Lk. ex Fr.	3				
Всего . . . . .	150	38	10	9	8

Виды *Alternaria tenuis*, *Aspergillus versicolor*, *A. wentii*, *Trichothecium roseum* выделялись спорадически из одного — двух видов вредителей. Из класса фикомицетов были отмечены лишь представители рода *Mucor*, которые обычно поселяются на погибших насекомых.

Для выявления патогенных форм было испытано 12 видов и разновидностей грибов (33 штамма). Все проявили патогенность к тест-насекомым, хотя и в разной степени (табл. 2). Из 11 испытанных штаммов *B. bassiana* 8 оказались высоковирулентными с широким спектром действия. Из двух штаммов *B. tenella* один показал высокую вирулентность по отношению к трем из четырех видов тест-насекомых. Из 6 штаммов *P. farinosus* один штамм вызывал гибель 4 видов вредителей в пределах 60,0—96,6% (6,7—20,0% в контроле), 3 штамма оказались менее вирулентными и два — слабовирулентными по отношению к использованному тест-насекомому (см. табл. 2).

Представляло интерес выявить отношение к насекомым таких грибов, как *Aspergillus wentii*, *Gliocladium roseum*, *Trichothecium roseum*, а также выделенных нами видов рода *Fusarium*. Опыты показали, что все они обладают энтомопатогенными свойствами и проявляют различия в отношении вирулентности к разным видам насекомых. Полученные результаты подтверждают литературные данные о существовании в природе энтомопатогенных штаммов *Trichothecium* и некоторых видов рода *Fusarium* [9, 11—14]. Все исследованные виды могут быть возбудителями микозов

Таблица 2

Гибель тест-насекомых при заражении их различными видами грибов

Варианты опыта	Насекомое, из которого выделен штамм	Гибель насекомых, %					
		<i>Nematus</i> sp.	<i>Pamphilius vafer</i>	<i>Aporia crataegi</i>	<i>Pteris brassicae</i>	<i>Ocnaria dispar</i>	<i>Galleria melonella</i>
<i>Beauveria bassiana</i> шт. 134—71	<i>Phalera bucephala</i>	—	—	23,3	—	0,0	0,0
шт. 135—71	То же	—	—	10,0	—	3,3	0,0
шт. 2—72	<i>Euproctis karghalica</i>	—	—	100,0	96,7	90,0	70,0
шт. 3—72	То же	—	—	70,0	33,3	36,7	0,0
шт. 93—73	<i>Semiothisa liturata</i>	100,0	100,0	100,0	100,0	—	—
шт. 94—73	То же	96,6	100,0	100,0	90,0	—	—
шт. 105—73	»	—	100,0	100,0	100,0	—	—
шт. 99—73	<i>Pamphilius vafer</i>	100,0	96,7	100,0	100,0	—	—
шт. 100—73	То же	100,0	100,0	100,0	100,0	—	—
шт. 101—73	»	100,0	86,7	80,0	90,0	—	—
шт. 102—73	»	100,0	100,0	100,0	70,0	—	—
<i>B. tenella</i> шт. 139—71	<i>Ph. bucephala</i>	—	—	16,7	—	10,0	0,0
шт. 92—73	<i>S. liturata</i>	93,3	100,0	36,6	100,0	—	—
<i>Paecilomyces farinosus</i> шт. 1—72	<i>E. karghalica</i>	—	—	86,7	—	10,0	3,3
шт. 4—72	То же	—	—	46,7	—	23,3	3,3
шт. 5—72	»	—	—	76,7	30,0	26,7	3,3
шт. 6—72	»	—	—	33,3	—	13,3	3,3
шт. 96—73	<i>S. liturata</i>	—	70,0	90,0	40,0	—	—
шт. 97—73	То же	93,3	96,6	93,3	60,0	—	—
<i>Aspergillus wentii</i> шт. 18—74	<i>Nematus</i> sp.	93,3	—	90,0	70,0	—	—
<i>Gliocladium roseum</i> шт. 21—73	То же	80,0	—	3,3	—	6,7	—
шт. 46—74	»	86,7	70,0	50,0	50,0	—	—
шт. 6—73	<i>P. vafer</i>	—	90,0	30,0	—	23,3	—
шт. 31—73	То же	—	86,7	3,3	—	0,0	—
<i>Fusarium gibbosum</i> var. <i>bullatum</i> шт. 93—74	<i>Nematus</i> sp.	43,4	—	—	50,0	—	—
<i>F. javanicum</i> шт. 34—74	То же	46,7	—	—	20,0	—	—
<i>F. oxysporum</i> шт. 9—74	»	40,0	—	56,6	40,0	—	—
шт. 30—73	<i>P. vafer</i>	—	60,0	16,7	—	13,3	—
<i>F. oxysporum</i> var. <i>orthoceras</i> шт. 24—73	То же	—	56,7	6,7	—	6,7	—
шт. 92—74	<i>Nematus</i> sp.	50,0	—	20,0	50,0	—	—
<i>F. sambucinum</i> var. <i>minus</i> шт. 27—73	<i>P. vafer</i>	—	46,7	20,0	—	16,7	—
<i>F. semitectum</i> шт. 32—74	<i>Nematus</i> sp.	70,0	—	26,6	100,0	—	—
<i>Trichothecium roseum</i> шт. 126—74	То же	83,4	—	70,0	—	—	—
Контроль		6,7	16,7	10,0	20,0	0,0	0,0

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из 366 погибших особей *Nematus* sp., *Pamphilius vafer*, *Semiothisa liturata*, *Phalera bucephala*, *Euproctis karghalica* выделено 215 штаммов грибов, относящихся к 9 родам. Виды *Beauveria bassiana*, *B. tenella*, *Paecilomyces farinosus*, *Aspergillus wentii*, *Gliocladium roseum*, *Fusarium gibbosum* var. *bullatum*, *F. javanicum*, *F. oxysporum*, *F. oxysporum*,

var. *orthoceras*, *R. sambucinum* var. *minus*, *F. semitectum* и *Trichothecium roseum* вызывали гибель тест-насекомых. Все виды грибов обнаружены впервые на указанных вредителях.

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
30/11 1975

## ЛИТЕРАТУРА

1. Томоюнова Н. П., Кальвиш Т. К. 1971. Биология и грибные болезни куколок *Oedemagena tarandi* L. и *Cephenemyia trompe* Madeer в условиях Чукотки.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, с. 93—102.
2. Кальвиш Т. К. 1970. Микозы сибирского шелкопряда (*Dendrolimus sibiricus* Tshito.) и сравнительная оценка вирулентности их возбудителей.— В кн.: Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. «Наука», с. 191—194.
3. Кальвиш Т. К. 1970. Возбудители микозов некоторых полезных и вредных насекомых Сибири. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, с. 93—98.
4. Кальвиш Т. К. 1973. Энтмопатогенные грибы вредных насекомых Сибири и Казахстана.— В кн.: Итоги исследований живой природы Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 254—263.
5. Коваль Э. З. 1963. К изучению флоры грибов заповедника Кедровая падь (Приморский край).— Бот. ж., № 11, 48, с. 1701—1705.
6. Плешанова Г. И. 1970. Энтмопатогенный гриб *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Fr.) Brown et Smith и возможности использования его против вредителей леса.— Автореф. канд. дис. Иркутск.
7. Тюльпанова В. А., Тюльпанов В. Г. 1972. Сибирские штаммы мускардиновых грибов.— В кн.: Патогенные микроорганизмы вредителей растений. Рига, «Зинатис», с. 33—35.
8. Коваль Э. З. 1974. Определитель энтомофильных грибов СССР. Киев, «Наукова думка».
9. Евлахова А. А. 1974. Энтмопатогенные грибы. Л. «Наука».
10. Кальвиш Т. К., Живеркин В. Н. 1974. Влияние грибной и вирусной инфекции на популяции рыжего соснового пилильщика в очаге его массового размножения.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 66—70.
11. Суздальская М. В. 1958. Белая мускардина вредной черепашки.— Тр. ВИЗР, вып. 9, с. 341—368.
12. Черепанова Н. П. 1964. Грибы, встречающиеся на клещах.— Бот. ж., № 5, т. 49, 696—699.
13. Евлахова А. А., Швецова О. И. 1965. Болезни вредных насекомых. М., «Колос».
14. Kilpatrick R. A. 1961. Fungi associated with larvae of *Sitona* spp.— Phytopath., No 9, 51, 640—641.

T. K. Kalvish

ENTOMOPHILOUS FUNGI  
OF PESTS FROM PROTECTIVE FOREST-BELTS  
OF KULUNDA-STEPPE

215 strains of fungi relating to 9 genera were isolated from dead insects of *Nematus* sp., *Pamphilius vafer* L., *Semiothisa liturata* Cl., *Phalera bucephala* L., *Euproctis karghalica* Moore, which are the mass pests of Kulunda forest-belts. With the help of bioassays the pathogenicity of 12 species and varieties was established. All species of fungi were isolated on the said pests for the first time.

А. И. МАШАНОВ, А. Б. ГУКАСЯН, В. Ф. КОБЗАРЬ,  
С. А. ОЛЕХ, В. Л. СЕРГЕЕВА

## АВИАЦИОННО-БАКТЕРИОЛОГИЧЕСКАЯ БОРЬБА С СИБИРСКИМ ШЕЛКОПРЯДОМ В ГОРНЫХ ЛЕСАХ ТУВЫ

Сибирский шелкопряд (*Dendrolimus sibiricus* Tschetv.) — опаснейший вредитель темно- и светлохвойных лесов Сибири. Одна гусеница его съедает в день 185 хвоинок кедра, 250 хвоинок ели или 380 хвоинок пихты [1]. Спелые хвойные насаждения при 100%-ном объединении хвои погибают при наличии на одно дерево 300 гусениц сибирского шелкопряда [2].

Массовое размножение сибирского шелкопряда в лиственничных лесах Тувинской АССР наблюдается с 1943 г. Одна из вспышек отмечалась в 1945—1947 гг. и продолжалась затем до 1952 г. [3]. В последующие годы массовое размножение сибирского шелкопряда происходило ежегодно в различных районах Тувы.

Предотвратить повреждения леса, снизить влияние вредного насекомого на рост и развитие дроздов можно с помощью химических и биологических средств защиты. На огромных массивах тайги для борьбы с этим вредителем наиболее целесообразно применение авиационно-химического метода борьбы. Однако ядохимикаты отрицательно воздействуют на полезную энтомофауну, животных, птиц, кроме того, вызывают появление устойчивости к ним более чем у 200 видов насекомых [2]. Некоторые хлорорганические инсектициды способны длительное время сохранять токсические остатки в среде, накапливаться в организме животных, птиц, человека.

Наиболее перспективным направлением в борьбе с вредителем являются авиационно-бактериологический и химико-биологический методы с использованием специализированных бактерий, а также бактериальных препаратов с сублетальными дозами инсектицидов.

При проведении защитных мероприятий против сибирского шелкопряда следует считаться со специфическими условиями обитания вредителя, циклом развития, возрастными особенностями.

Многие исследователи [4—7] отмечают высокую резистентность гусениц III—IV возрастов сибирского шелкопряда к бактериальным препаратам в межлетний год. Указывают на более низкую резистентность гусениц младших и старших возрастов. По данным Е. В. Талалаева [4], резистентность гусениц имеет решающее значение и в биологическом, и в экономическом отношениях. Гусеницы сибирского шелкопряда I—VI возрастов, зараженные *Bac. dendrolimus* Tal. или *Bac. insectus* Guk., уходят на зимовку, а ко времени окукливания у них проявляются все признаки заболевания септицемией и они в массе своей погибают. В горных условиях Тувы в очагах сибирского шелкопряда популяция вредителя чаще всего смешанная.

Учитывая, что вредитель наносит огромный вред во всех стадиях развития, с целью ограничения его численности приходится проводить обработки не только в межлетние годы. Необходимо проведение защитных мероприятий против гусениц младших возрастов, пока вредитель еще не нанес значительного вреда растению. Кроме того, гусеницы сибирского шелкопряда младшего возраста менее устойчивы к действию бактериальных препаратов [8, 9]. В экстренных случаях требуются неотложные меры лесозащиты с использованием бактериальных препаратов в сочетании с сублетальными дозами инсектицидов. Применение

биологического метода борьбы в сочетании с инсектицидами против вредных насекомых отражено в работах [10—12]. По мнению авторов этих работ, патогены в сочетании с сублетальными дозами пестицидов более эффективны, чем каждый компонент в отдельности, даже взятый в двойной концентрации. Инсектициды, вызывая физиологическое ослабление насекомых, способствуют размножению находящихся в организме паготенных микроорганизмов.

С целью выяснения влияния хлорофоса в сублетальной концентрации на выживаемость и способность роста и развития бактериальной культуры *Bac. insectus* мы испытали водные растворы хлорофоса в различной концентрации: 10, 5, 2, 1, 0,1, 0,05 и 0,01%. Установлено, что хлорофос при концентрации 0,1—0,01% не оказывает заметного влияния на рост и развитие бактерий. В сублетальных дозах он не обладает антибактериальным свойством по отношению к кристаллоносным бактериям. Процесс споро- и кристаллообразования в клетках *Bac. insectus* при сублетальных дозах происходил как и в среде без инсектицида.

Необходимость использования водно-масляной суспензии бактериального препарата была обусловлена тем, что водные суспензии бактериальных препаратов быстро смываются при выпадении атмосферных осадков, капли препарата относительно слабо удерживаются на хвое и листьях, а мощные горизонтальные и вертикальные потоки воздуха сносят их с обрабатываемых участков. В результате снижается качество инфицирования. Указанные недостатки можно устранить при использовании бактериальных препаратов в сочетании с маслами [13]. Исследованиями А. Б. Гукасяна и др. [13] было установлено, что соляровое масло не оказывает отрицательного действия на *Bac. insectus* Guk.

В наших исследованиях большой интерес представляло изучение влияния бактериального препарата инсектина, разработанного в Институте леса и древесины СО АН СССР, на гусениц сибирского шелкопряда в смешанной популяции, в смеси с сублетальными дозами хлорорганического инсектицида хлорофоса с различными эмульгаторами, так как вопрос снижения норм расхода бактериального препарата с одновременным увеличением его эффективности представляет интерес.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Опыты по инфицированию очагов сибирского шелкопряда проводили в лиственничных лесах Тувы.

Лесопатологическое обследование очага сибирского шелкопряда, обнаруженного в Бай-Хаакском лесничестве в 1970 г., показало, что в кварталах 8, 10, 11 наблюдается массовое размножение вредителя, охватывающее площадь более 2000 га леса. Очаг расположен на хорошо прогреваемых склонах гор северо-восточного хребта Тайну-ола.

Для определения численности вредителя использовали метод околоты и повала деревьев.

Популяция сибирского шелкопряда в обрабатываемых очагах была представлена гусеницами межлетнего кокона, численность гусениц старших возрастов была незначительной.

Для проведения авиационно-бактериологической обработки очага подобраны 4 участка с высокой плотностью заселения общей площадью 1206 га.

Инфицирование очагов проводили с самолета АН-2. Норму расхода суспензии 40 л/га обеспечивали установкой сопла инжектора выходного отверстия 12 мм. Скорость самолета при авиаобработках 180 км/ч, ширина рабочего захвата — 40 м.

Рельеф местности на выбранных участках был сложный и представлял собой нижние части склона горных хребтов, разбитых падами. Инфицирование проводили с высоты 50—60 м над кронами деревьев. Исходя из этого, расход рабочей жидкости был взят в количестве 40 л/га.

Сигнализацию в этих условиях осуществляли с помощью сигнальщиков по краям гона. Связь с сигнальщиками и корректировщиком поддерживали с помощью УКВ радиостанции Р855-УМ. Ракеты сигнальщики выпускали по команде корректировщика. Аэродром и заправочная площадка находились на расстоянии 25—40 км от обрабатываемых участков.

Рабочую суспензию бактериального препарата инсектина готовили за 1—2 ч до обработки. Для этого необходимое количество порошка инсектина засыпали в емкость

3 м<sup>3</sup>, заливали небольшим количеством воды, перемешивали деревянными лопатами до получения однородной массы, а затем оставшееся количество воды доводили до необходимого объема. С целью лучшего перемешивания бактериального препарата в воде на конец шланга подачи воды прикрепляли брандспойт. Заправку самолета рабочей суспензией проводили при помощи мотопомпы. Во избежание осаждения суспензии в баке самолета при полете к обрабатываемому участку периодически включали гидромешалку.

Водно-масляную суспензию готовили непосредственно перед обработкой. Навеску бактериального препарата первоначально заливали небольшим объемом солярового масла, размешивали, а затем добавляли оставшееся количество в общий объем требуемой суспензии.

Учет эффективности инфицирования очагов сибирского шелкопряда проводили на 10, 20-й день после обработок, а также осенью и весной следующего года, т. е. в момент ухода гусениц в подстилку и весной в момент их выхода. Учеты проводили методом околата и повала модельных деревьев на марлевые полога.

В горных условиях с резко пересеченным рельефом местности при инфицировании бактериальными препаратами оседание капель рабочей жидкости препарата неодинаково в полосе обработки. Поэтому количество авиабактериальных обработок и количество бактериальных препаратов, попадаемое в крону деревьев, определялись с помощью стекол, покрытых селиконом. Стекла устанавливали на вершину дерева, на 1/2, 1,3 высоты кроны и на подстилку. Трафареты со стеклами прикрепляли на расстоянии 1 м от ствола дерева. Длина учетной линии, перпендикулярной направлению полетов самолета, составляет 40 м.

В лабораторных условиях под микроскопом подсчитывали количество капель суспензии и их размер на 1 см<sup>2</sup> учетной площади.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показали результаты инфицирования (табл. 1) очагов сибирского шелкопряда бактериальным препаратом инсектином из расчета 2 кг/га (участок 1) при норме расхода рабочей жидкости 40 л/га леса с концентрацией рабочего раствора 1 млрд. микробных клеток в 1 мл суспензии, гибель гусениц III—IV возрастов от чистого препарата колебалась от 60 до 73%. Гибель гусениц от смесей бактериального препарата с хлорофосом (0,2; 0,5 кг) составляла 68—100 и 91—89%.

Осенью 1970 г., а затем весной 1971 г. в Таунинском лесхозе осуществлялся надзор за возможным распространением сибирского шелкопряда, а также за возникновением новых вспышек. Выявлен еще ряд очагов, где идет нарастание численности вредителя.

Наземное обследование показало, что очаг массового размножения локализуется в кварталах 8, 10, 11, 12, 13. Вредитель имеет смешанную генерацию. В 1971 г. летало 15% популяции, а 85% были представлены гусеницами III—IV возрастов. Численность вредителя на одно дерево колебалась от 500 до 1500 гусениц. Общая площадь очагов 1500 га леса. Авиабактериологической обработке были подвергнуты листовничные леса на участках: Карлы-Хем (кв. 11), Усту-Хем (кв. 10), Березовка (кв. 12), Тургентал (кв. 13). Обработку проводили с использованием водно-масляной суспензии различной концентрации.

Таблица 1  
Эффективность бактериального препарата инсектина в смеси с хлорофосом в отношении гусениц сибирского шелкопряда III—IV и V—VI возрастов

№ участка	Расход препарата, кг/га		Ср. колич. гусениц до обработки по возрастам на дерево, шт		Среднее колич. гусениц на дерево после обработки по возрастам, шт				Смертность гусениц в конце опыта по возрастам, %	
	инсектина	хлорофоса	III—IV	V—VI	I		2		III—IV	V—VI
					1	2	1	2		
I	2	—	4095	30	2401	1694	22	8	59	73
II	2	0,2	9457	11	6264	3193	11	0	68	100
III	2	0,5	1445	9	1316	129	8	1	91	89
IV	Контроль без обработки		384	30	0	471	0	37	0	0

Примечание. 1 — погибшие; 2 — живые.

Таблица 2

Эффективность бактериального препарата инсектина в отношении гусениц сибирского шелкопряда III—IV возрастов в водно-масляной суспензии

Участок	Расход препарата		Смертность гусениц на день после обработки, %			Смертность в конце опыта, %
	инсектин, кг	соляровое масло, % к объему	10-й	20-й	30-й	
Карлы-Хем	1	10	38,3	8,9	26,4	73,6
Усту-Хем	1	8	45,8	30,1	2,4	78,3
Березовка	1	5	42,3	36,0	3,1	81,4
Тургентал	2	0	43,2	33,7	1,1	78,0
Клиш	Не	обработан	0,76	0,56	0,39	1,71

Из табл. 2 видно, что гибель гусениц III—IV возрастов от бактериального препарата инсектина доходила до 78%. Гибель гусениц от смесей солярового масла при сниженной норме расхода была такой же, как при действии чистого препарата. Таким образом, использование бактериального препарата инсектина в смеси с соляровым маслом дает возможность снизить норму расхода бактериального препарата на единицу обрабатываемой площади, способствует более длительному сохранению инфекции в кронах листовнич.

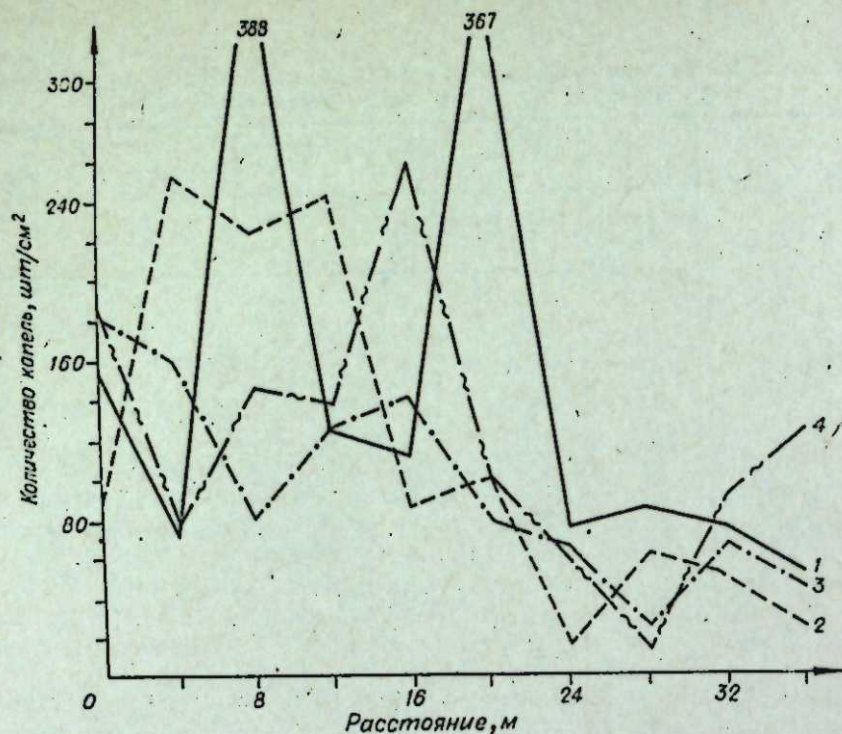
Применение бактериальных смесей в 1970—1971 гг. дало нам основание для проведения следующего этапа — использования смесей бактериального препарата инсектина, солярового масла со сниженной дозой хлорофоса.

Инфицированные участки располагались в труднодоступных горно-таежных хребтах Танну-ола. На обрабатываемых участках с общей площадью 1000 га находили в основном гусениц сибирского шелкопряда II—III возрастов. Участки обрабатывали с самолета АН-2 с использованием мелкокапельного опрыскивания. Учет эффективности инфицирования очагов сибирского шелкопряда проводили на 10, 30-й день после инфицирования.

В результате проведенных исследований (табл. 3) установлено, что в варианте применения чистого бактериального препарата инсектина из расчета 2 кг/га препарата в 40 л/га водной суспензии гибель гусениц младших возрастов сибирского шелкопряда была равна 89,6%; в массах, инфицированных инсектином из расчета 1 кг/га препарата в 40 л/га водной суспензии в смеси с сублетальной (0,1 кг/га) дозой хлорофоса, гибель гусениц составляла 94,4%. При инфицировании бактериальным препаратом из расчета 2 кг/га, 2 л/га дизельного топлива и 0,1 кг/га хлорофоса гибель вредителя была равна 88,2%.

Таблица 3  
Эффективность бактериального препарата инсектина в смеси с хлорофосом в отношении сибирского шелкопряда II—III возрастов

Участок	Расход на 1 га			Колич. гусениц на дерево, шт.	Смертность, %			
	инсектин, кг	вода / соляровое масло, л	хлорофос (80%), кг		после обработки			
				до обработки	на 10-й день	на 30-й день	на 10-й день	на 30-й день
I	2	38	—	84	78	7	3,2	89,6
II	1	39	0,1	230	192	9	10,5	94,4
III	1	37	0,1	63	46	6	22	88,2
IV	Контроль без обработки		—	88	82	71	0	0



Распределение капель суспензии инсектина по высоте модельных деревьев:  
1 — на вершине кроны дерева; 2 — на 1/2 высоты кроны дерева; 3 — на 1/3 высоты кроны дерева; 4 — на подстилке.

На рисунке представлена картина распределения капель суспензии бактериального препарата инсектина при опрыскивании кроны деревьев лиственницы с высоты 50—60 м в полосе рассева. Установлено, что больше всего капель выпадает на вершины деревьев (149 шт/см<sup>2</sup>). На 1/2 и 1/3 высоты кроны количество капель распределялось примерно одинаково — соответственно 115 и 97 шт. на 1 см<sup>2</sup>.

### ВЫВОДЫ

1. Бактериальный препарат инсектина вызывает высокую гибель сибирского шелкопряда II—III и III—IV возрастов.
2. Смеси бактериального препарата инсектина с сублетальными дозами хлорофоса, а также в водно-масляной суспензии повышают эффективность действия бактериального препарата. При этом снижается расход препарата на единицу обрабатываемой площади.
3. Распределение капель суспензии инсектина по высоте кроны деревьев различно.

Институт леса и древесины  
СО АН СССР,  
Красноярск

Поступила в редакцию  
7/III 1975

### ЛИТЕРАТУРА

1. Флоров Д. Н. 1938. Насекомые — вредители хвойных насаждений Сибири. М.
2. Троица Н. В. 1965. Надзор, учет и прогноз массовых размножений в хвое и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М., «Лесная промышленность».
3. Коломиец Н. Г. 1960. Сибирский шелкопряд в Туве. — В кн.: Вопросы Сибири. Новосибирск, с. 129—147.

4. Талалаев Е. В. 1970. Дендробациллин, его продуцент и практическое использование в борьбе с сибирским шелкопрядом. Доклад по опубликованным работам, представленным для защиты ученой степени д-ра биол. наук. Иркутск, с. 3—52.
5. Гукасян А. Б. 1963. Результаты использования авиации при бактериологическом методе борьбы с сибирским шелкопрядом в межлетнем году. — Тезисы докл. Всес. конф. по сельскохозяйственной микробиологии. Л., с. 218.
6. Тюменцев С. Н. 1964. О воспроизведении заболевания септицемией гусениц сибирского шелкопряда I, II, III, IV возрастов спорами *Bac. dendrolimus* Tal., лишенными кристаллоидов. — В сб.: крат. сообщ. и докл. о научн. работе по биологии и почвоведению Иркутского ун-та за 1962 г. Иркутск, с. 124—130.
7. Полтев В. П. 1960. Использование энтомопатогенных бактерий в микробиологической борьбе с сибирским шелкопрядом. — В кн.: Сибирский шелкопряд. Новосибирск, с. 103—114.
8. Гукасян А. Б. 1967. Результаты применения кристаллоносной бактерии *Bac. insectus* Guk., против хвое-листогрызущих насекомых. — В кн.: Кристаллоносные микроорганизмы и перспективы их использования в лесном хозяйстве. М., «Наука», с. 102—121.
9. Полтев В. И. 1964. Об устойчивости к микроорганизмам различных возрастов гусениц сибирского шелкопряда. — В кн.: Исследование по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. Новосибирск, с. 74—76.
10. Теленга Н. А. 1964. Проблема химико-биологической борьбы с вредными насекомыми. — Там же, с. 16—18.
11. Приставка В. П. 1964. Реакция среды гемолимфы и кишечника личинок колорадского жука при заражении грибом *Boveria bassiana* и действии малых доз ДДТ. — Там же, 1964, с. 79—81.
12. Берим Н. Т. 1963. Эффективность совместного применения инсектицидов и других биологически активных веществ. — III междунар. энтомологич. конгресс. М., с. 210—211.
13. Гукасян А. Б., Сотникова Н. А., Гукасян В. М., Чуликов А. И., Машанов А. И. Состав для борьбы с насекомыми вредителями леса. Авт. свид. № 372866.

A. I. Mashanov, A. B. Guckasjan, V. F. Kobzar,  
S. A. Oleh, V. L. Sergeeva

### AVIATIONAL AND BACTERIOLOGICAL FIGHT WITH THE SIBIRIAN SILKWORM IN TUVA MOUNTAIN FORESTS

The paper shows that the application of the bacterial preparation of the insectin combined with a sublethal dose of chlorophos and also the insectin with a diesel oil to protect mountain forests in Tuva ASSR from the sibirian silkworm increase the efficiency of the bacterial preparation. The rate of the preparation consumption per unit of area treated is decreased.

УДК 577.95:535.247.4

И. А. ТЕРСКОВ; Е. А. ВАГАНОВ, В. В. СПИРОВ

### МИКРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЧЕШУИ НЕКОТОРЫХ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ

Попытки связать внутреннее строение годичных колец чешуи с особенностями сезонного роста рыб преследуют цель получить информацию о жизни особи, не проводя прямых наблюдений. В анализе используются не только такие явные изменения в структуре, как нерестовые отметки, покатые кольца [1, 2], но и характеристики более детального строения колец: расстояния между отдельными склеритами, число скле-



ритов, чередование зон сближенных и широко расположенных склеритов в пределах одного годовичного кольца чешуи. Непосредственные измерения под микроскопом чрезвычайно трудоемки, что, по-видимому, и стало препятствием для более широкого применения этих морфологических характеристик чешуи в исследовании роста рыб. Известно небольшое число работ, в которых авторы для решения конкретных задач о росте особей, объективной характеристики возраста, разделения различных стад рыб, выявления сроков наступления половой зрелости и т. п. применяли данные, полученные измерением отдельных склеритов [3—7]. Показано, что рыбы одной группировки имеют «однообразную биологическую структуру чешуи» [8], что позволяет достаточно надежно различать особей по принадлежности к той или иной из них.

Более широкое использование особенностей структуры чешуи в исследовании роста отдельных экземпляров рыб возможно при автоматической регистрации ее морфологических элементов и дальнейшей обработке данных измерений. В настоящей работе предпринята попытка разработать специальную микрофотометрическую методику анализа склеритного строения чешуи для исследования особенностей сезонного роста рыб, используя отражение света поверхностными структурами чешуи.

#### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования служили экземпляры рыб (*Esox lucius Rutilus rutilus lacustris*) из разового отлова в районе нижнего течения р. Ангары (Мотыгинский район Красноярского края). После необходимых внешних обмеров пойманных рыб у каждой из них брали на анализ 10—20 чешуй выше средней линии по стандартной методике [1]. Чешуи тщательно отмывались в дистиллированной воде и затем из них готовились постоянные препараты, для чего на каплю подогретого 5—7%-ного раствора желатин [9] наносили чешую таким образом, чтобы ее поверхность со склеритами оказывалась сверху. Особо следили за тем, чтобы между предметным стеклом и чешуей не образовывалось воздушных пузырьков, которые могут вносить искажения в кривую отражения света при фотометрировании. После фиксации высушиванием готовый препарат исследовался на микрофотометрическом анализаторе [10]. Работа прибора основана на регистрации диффузно-отраженного светового потока от микроучастка чешуи, освещаемого точечным зондом диаметром ~6—10 мкм (рис. 1). Отраженный объектом свет регистрируется ФЭУ, после чего усиленный сигнал подается на вход электронного потенциометра. При автоматическом сканировании образца под лучом на диаграммной ленте потенциометра записывается непрерывная кривая изменения величины диффузного отражения света (или рефлектограмма). Использование черной бумаги в качестве подложки между предметным стеклом и держателем сканирующего столика имеет преимущество в том, что прошедший через образец свет почти полностью поглощается и поэтому в формировании ответного сигнала основную роль играет склеритная поверхность чешуи. Применение объективов различного увеличения позволяет варьировать размерами освещаемого участка без существенных потерь в величине отраженного сигнала и исследовать чешую рыб (например, щуки, окуня) с малыми размерами межсклеритных расстояний.

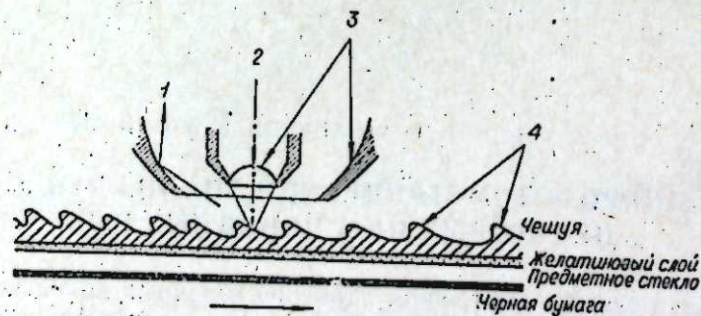


Рис. 1. Схема оптического контакта микрофотометрического анализатора с объектом (размеры чешуи непропорционально увеличены).

1 — диффузно-отраженный свет; 2 — свет от источника; 3 — эппнобъектив (микрообъектив и параболическое зеркало); 4 — отдельные склериты.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Примеры типичных рефлектограмм чешуй щуки и сибирской плотвы, снятых для боковых радиусов чешуй, приведены на рис. 2, 3. При совмещении с фотографией чешуи (которые получали на фотобумаге, проецируя готовый препарат через фотоувеличитель) нетрудно видеть, что рефлектограмма представляет собой чередование резких подъемов и спадов в величине отраженного сигнала, обусловленные прохождением

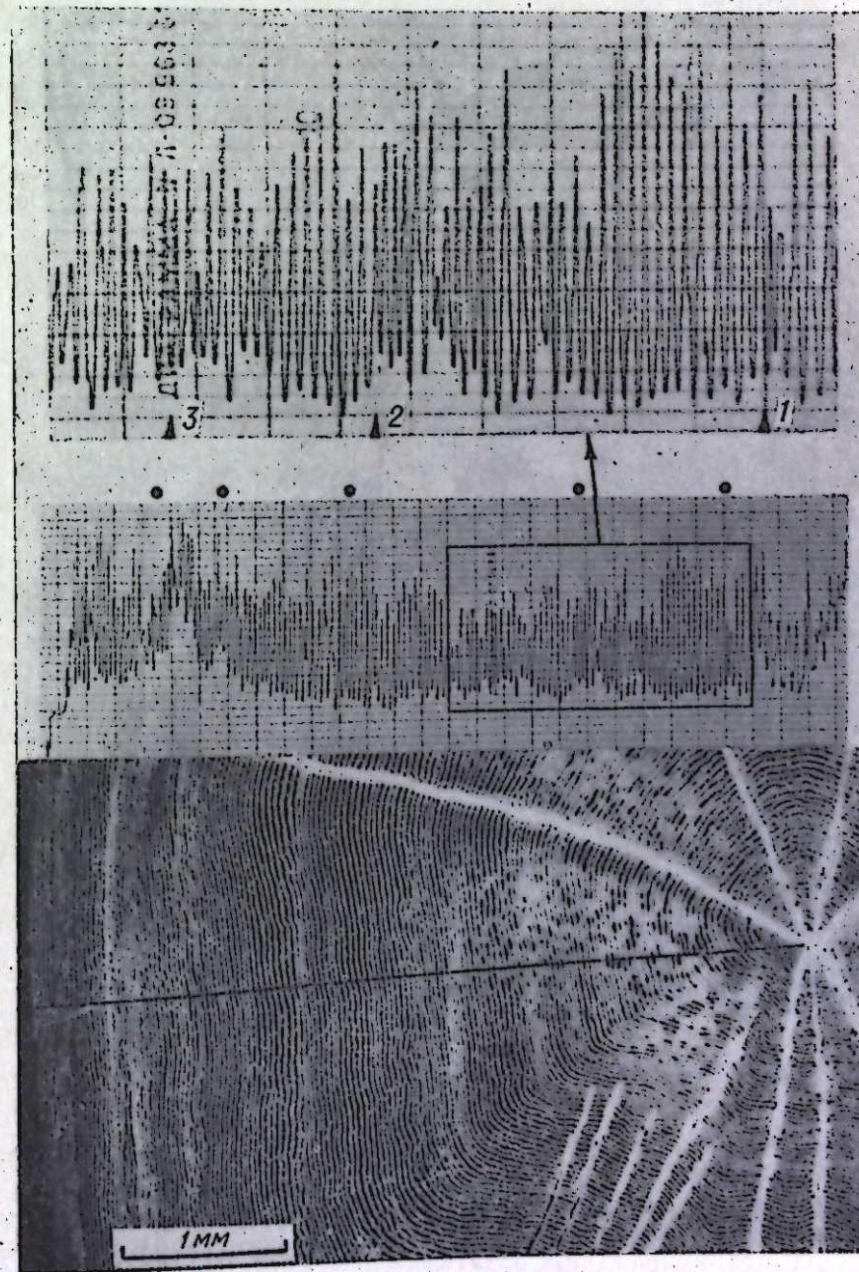


Рис. 2. Фотометрическая рефлектограмма и фотография чешуи щуки (точками отмечены границы годовичных колец; на фотографии нанесена линия сканирования).

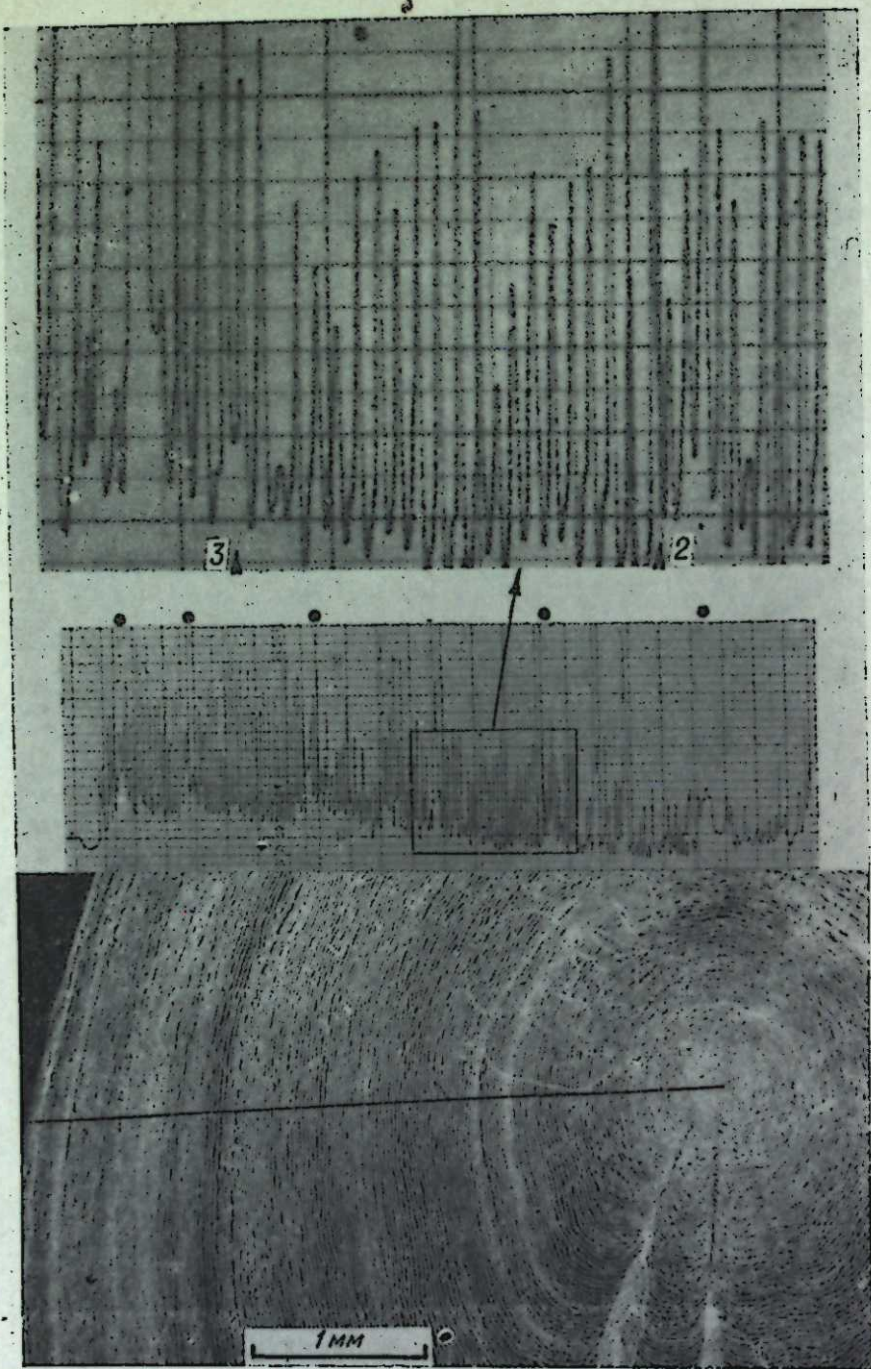


Рис. 3. Фотометрическая рефлектограмма и фотография чешуи сибирской плотвы (обозначения те же, что и на рис. 2).

светового зонда соответственно через склериты и межсклеритные расстояния. Максимумы имеют более острые пики, чем минимумы. Используемое для данных записей линейное увеличение (60 раз) не является пределом, можно получать фотометрические кривые чешуи с увеличением до 240 раз, изменяя при этом сочетание скоростей протяжки диаграммной ленты потенциометра и сканирования.

Расстояние между соседними склеритами может быть вычислено как расстояние между соседними максимумами кривой. Абсолютные величины максимумов и минимумов рефлектограммы не идентичны, что,

по-видимому, обусловлено особенностями детального строения отдельных склеритов, локальными повреждениями чешуи, недостатками в отмывании, объективно присутствующими отклонениями в толщине чешуи в разных местах. Однако, несмотря на эти особенности рефлектограммы, каждый склерит дает отчетливый и хорошо идентифицируемый всплеск в величине отражения света, появление же раздвоения одного пика, вызвано спецификой микроструктуры отдельного склерита.

На границе годовичного кольца, которая характеризуется узко расположенными склеритами [1], рефлектограмма имеет некоторые особенности: частота следования пиков увеличивается, уменьшается разность между максимумами и минимумами на кривой и возрастает величина общего минимума отражения на участке самых крайних склеритов в годовичном кольце (на рис. 2 и 3 границы годовичных колец на рефлектограммах чешуи щуки и сибирской плотвы отмечены кружками). Анализ рефлектограмм 4—6 чешуи одной рыбы позволяет достаточно надежно выделять границы годовичных колец, используя в спорных случаях сопоставление с фотографией самой чешуи. При этом более стабильные результаты получаются для чешуи сибирской плотвы, чем для чешуи щуки. Необходимо отметить трудности, которые сопровождают отыскание границы годовичного кольца, соответствующего первому году жизни особи. Структура его на чешуе щуки особенно сложна вследствие частого чередования узких и более широких склеритов, что затрудняет установление точных границ. Мы использовали рефлектограмму для установления границ первого годовичного кольца, по которой отмечали наиболее резкие различия между участком более узких склеритов и соседним участком широких склеритов. В ряде случаев можно было использовать и фотометрические особенности рефлектограммы: внезапное отклонение общего уровня отражения света или уменьшение амплитуды колебаний величины сигнала для участка склеритов.

Поскольку число склеритов и размеры межсклеритных расстояний легко вычисляются на рефлектограмме, анализ разновозрастных экземпляров щуки (15 штук) и сибирской плотвы (15 штук) показал, что с возрастом рыбы ширина годовичных колец у данных особей вначале возрастает (у щуки — более, у плотвы — менее резко), затем уменьшается (рис. 4, II). Поскольку между шириной годовичного кольца и числом склеритов в нем существует пропорциональная зависимость (рис. 4, I), с возрастом уменьшается и число склеритов в годовичном кольце. При этом средняя величина межсклеритного расстояния имеет максимум

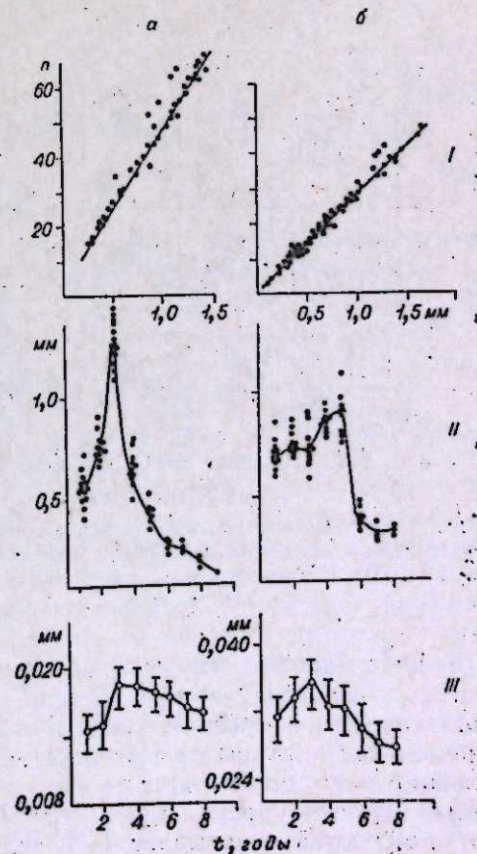


Рис. 4. Зависимость между шириной годовичного кольца и числом склеритов (I), изменение с возрастом ширины годовичных колец (II) и среднего расстояния между склеритами в кольце (III) у исследованных экземпляров щуки (А) и сибирской плотвы (Б).

(рис. 4, III). Таким образом, возрастные изменения претерпевают три показателя, простым способом вычисляемые из рефлектограмм чешуй.

На рефлектограмме отдельного годовичного кольца нетрудно видеть неоднородности в расположении склеритов, например существование локальных зон более узко расположенных склеритов, образующих так называемые «добавочные» кольца [11]. Такие, придающие годовичному кольцу специфический вид, участки отмечены внутри 3-го возрастного кольца на чешуях щуки и сибирской плотвы на рис. 2 и 3. На рис. 5 приведены гистограммы изменения расстояний между соседними склеритами в отдельном годовичном кольце для трех чешуй одного экземпляра сибирской плотвы. Можно заметить, что гистограммы распределения межсклеритных расстояний у разных чешуй в определенный год роста имеют сходный характер. Например, четко проявляются локальные минимумы (сужения склеритов) в 1, 3, 4 и 6-м годовичных кольцах, подобный общий вид имеют кривые распределения расстояний между соседними склеритами в кольцах 1, 3, 4, 5 и 6-го года роста особи.

Результаты исследования большого числа чешуй одной особи позволяют утверждать, что характер распределения межсклеритных расстояний в годовичном кольце характерен для данного года роста рыбы и является как бы отражением изменений в темпе ее линейного роста.

Значительные колебания в расположении отдельных склеритов (см. рис. 2 и 3) и особенно непостоянство расстояния между соседними склеритами в пределах анализируемого участка окружности чешуи вносят искажения при установлении характерной кривой годовичного «склеритного» роста чешуи рыбы. Более надежную оценку можно получить, производя сглаживание исходной кривой, как это сделано в работе [7], или используя предлагаемый нами способ анализа рефлектограммы годовичного кольца (рис. 6), который не делает обязательным расчет расстояний между соседними склеритами в пределах годовичного кольца.

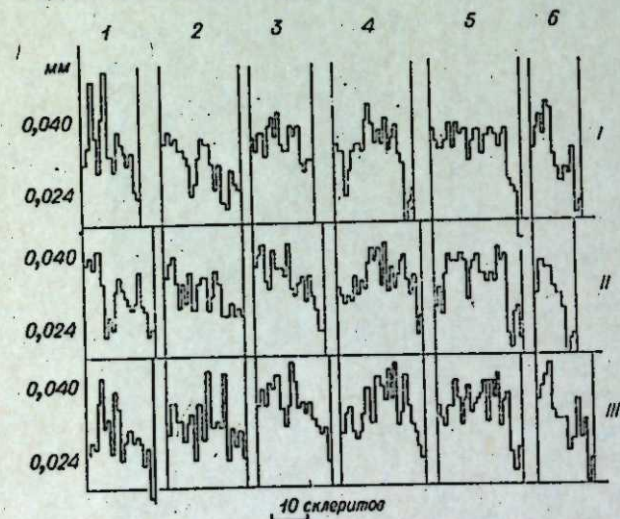


Рис. 5. Гистограммы распределения величины межсклеритных расстояний в годовичных кольцах трех чешуй (I, II и III) одного экземпляра сибирской плотвы (♀, 6+).

7 равных частей. Это было обусловлено следующими причинами: поскольку скорость роста в течение сезона неравномерна [11], предполагается, что в среднем 1 часть годовичного кольца прирастает за май (начальный этап активного роста), 2+2 части за июнь и июль соответственно и по одной части за август и сентябрь. На годовичное кольцо в годы хорошего роста приходится 30—40 склеритов, поэтому каждая из семи частей охватывает 4—5 склеритов, что уменьшает относительную ошибку расчетов.

После установления границ годовичного кольца ширину его можно измерить как отрезок прямой между ограничивающими кольцо линиями, пересекающей отдельные пики кривой отражения света. Такую прямую можно провести почти для каждого кольца, исключая случаи резких отклонений общего хода кривой, когда прямолинейным отрезком нельзя пересечь все элементы рефлектограммы для всех склеритов данного годовичного кольца. Годовичное кольцо разделяли на

Поскольку угол ( $\alpha=45^\circ$ ) между ограничивающими линиями AC и BC задан (рис. 6), ширина годовичного кольца равна  $L=R \operatorname{tg} \alpha=R$ , где R — расстояние по BC. Если по оси BC отложить масштаб толщины годовичных колец в абсолютных цифрах, то значение отрезка RC для конкретного годовичного кольца даст в линейной мере величину его ширины. Подсчитывая число склеритов, приходящихся на каждую долю годовичного кольца (разбиение получается при пересечении шести радиусов с отрезком RM)  $h_i$ , нетрудно вычислить среднюю ширину межсклеритного расстояния для данного участка  $l_i=R/7h_i$ . Если ограничиться точностью в 1/2 склерита, то среднюю ширину межсклеритного расстояния можно вычислить как  $2R/7m_i$ , где  $m_i$  — число точек пересечения рефлектограммы отрезка RM (поскольку для каждого склерита рефлектограмма пересекает отрезок RM дважды). Расчет средней ширины межсклеритных расстояний на данном участке годовичного кольца позволяет получить в итоге упрощенную гистограмму, близкую к сглаженной кривой. Простота графических построений позволяет использовать несложные вспомогательные инструменты (пластинку из оргстекла с заданным разделе-

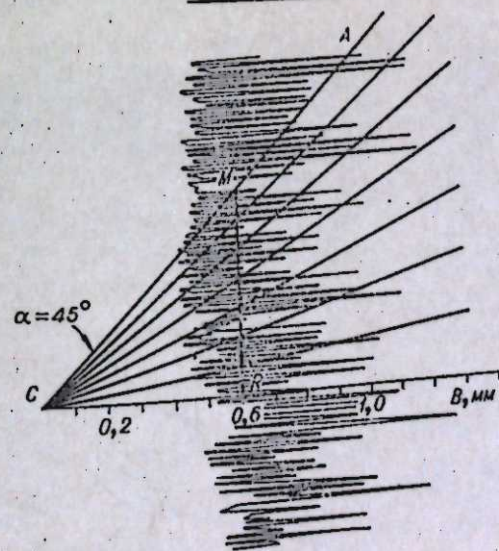
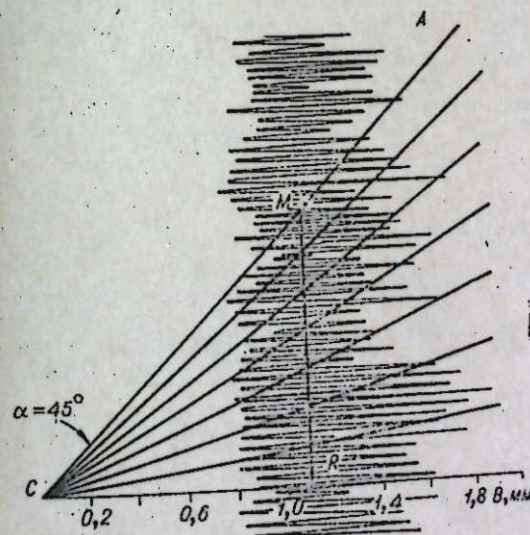


Рис. 6. Примеры графической обработки рефлектограмм годовичных колец щуки (внизу) и сибирской плотвы (вверху) с целью получения осредненных гистограмм межсклеритных расстояний.

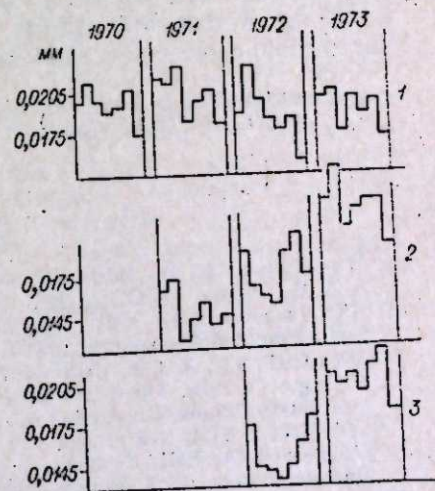


Рис. 7. Осредненные гистограммы межсклеритных расстояний для годовичных колец трех экземпляров щуки (средние для 5 чешуй) (1 — ♀, 4+; 2 — ♂, 3+; 3 — ♂, 2+).

нием угла шестью радиусами и двумя линейными шкалами: абсолютной для ширины годовичных колец и в масштабе 1:7). Однородность разбиения годовичного кольца составляет основу сравнительного анализа структуры годовичных колец разных экземпляров рыб (рис. 7). Например, по «склеритным гистограммам» трех щук разного возраста, совмещенных по календарным годам роста, можно уловить сходство в распределении межсклеритных расстояний у раз-

ных особей одного отлова в один и тот же год. Однако существующие различия указывают на то, что рост отдельной рыбы имеет специфические особенности, обусловленные, по-видимому, не только возрастом, но и полом, размерами и т. п.

В ихтиологической литературе существует большое число работ, в которых показано, что между линейным ростом рыбы и ростом ее чешуи имеется [12—17], выражаемая линейным соотношением, полиномами или аллометрической формулой. Если полагать, что образование отметок на чешуе (нерестовые, добавочные кольца, локальные сужения склеритов) происходит в результате изменения скорости роста [18], то положительную связь между ростом чешуи и линейным ростом рыбы можно перенести и на структуру годичных колец. Тогда гистограммы распределения межсклеритных расстояний могут служить летописью изменений в сезонном росте отдельных экземпляров. Анализ экологических вариантов отдельных группировок рыб позволит выявлять специфические особенности роста особей в конкретных условиях на основе склеритной структуры чешуи не проводя прямых наблюдений. Перспективность исследований с применением микрофотометрической методики в том, что автоматическая регистрация определяет возможность цифрового представления данных для перевода в ЭВМ.

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

Поступила в редакцию  
18/III 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Чугунова Н. И. 1959. Руководство по методике определения возраста и роста рыб. М., Изд-во АН СССР, 164 с.
2. Чугунова Н. И. 1961. Приспособительное значение изменений структуры чешуи рыбы путем образования годичных и добавочных колец и нерестовых отметок.— Докл. АН СССР, 141, № 6, с. 1505—1507.
3. Winge O. 1915. On the value of the rings in the scales of the coel as a means of age determination illustrated by marking experiments.— "Medd. Komm. Havunders., Ser. Fiskeri. V. 4, N 8, 21 pp.
4. Бивен Д. А. 1961. Различия в характере чешуи кеты *Oncorhynchus Keta* (Walb.) Дальнего Востока и Аляски.— Вопросы ихтиологии, т. 1, вып. 1 (18), с. 29—38.
5. Куликова Н. И. 1970. Структура чешуи и характер роста кеты различных стад.— Изв. ТИНРО, вып. 74, с. 81—93.
6. Саввантова К. А. 1968. О неоднородности роста кумжи (*Salmo trutta* L.) в пределах одной популяции.— Изв. высш. учебн. заведений, биол. науки, № 2.
7. Гончаров А. И., Сметанин М. М. 1974. Способ объективного определения возраста и изучения роста рыб по чешуе.— Биол. внутр. вод., инф. бюл., № 22.
8. Чугунова Н. И. 1951. Рост и созревание воibly Северного Каспия в зависимости от условий откорма.— Тр. ВНИРО, 18, с. 153—170.
9. Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М., ИЛ.
10. Спиров В. В., Терсков И. А. 1973. Микрофотометрический анализатор древесины.— Лесоведение, № 5, с. 63—68.
11. Никольский Г. В. 1974. Экология рыб. М., Высш. школа, 357 с.
12. Lea E. 1970. On the methods used in the herring investigations.— Publ. Circonst, N 53, p. 7—174.
13. Монастырский Г. Н. 1926. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи.— В кн.: Сборник статей по методике определения возраста и роста рыб. Красноярск, с. 40—80.
14. Монастырский Г. Н. 1930. К методике определения линейного роста рыб по чешуе.— Труды научн. ин-та рыбн. хозяйства, т. 5, вып. 4, с. 1—44.
15. Вовк Ф. И. 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе.— Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 2.
16. Шенякова Л. Ф. 1966. О единой методике реконструкции роста рыб по чешуе.— Вопр. ихтиологии, т. 6, вып. 2(39), с. 303—313.
17. Брюзгин В. Л. 1967. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам. Киев, «Наукова думка», 187 с.
18. Мина М. В., Клевезаль Г. А. 1970. Принципы исследования регистрирующих структур.— Усп. совр. биол., т. 70, вып. 3(6), с. 341—352.

I. A. Terсков, E. A. Vaganov, V. V. Spirov

#### MICROPHOTOMETRICAL ANALYSIS OF SOME FRESHWATER FISH SCALES

The microphotometric method to study the morphological peculiarities of fish scales is suggested. The method is based on the automatical registration of light reflection through the scanning of individual scales and numerical calculations of obtained curves.

УДК 611.86:597

В. А. СУХАЧЕВ, Л. А. НАЗАРОВ

#### МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ОРГАНА БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Среди множества представителей костистых рыб можно выделить несколько групп, различающихся по степени развития органа обоняния и той роли, которую оно играет в поведении животных [1—4]. По ряду признаков одни виды относят к макросматикам, другие — к микросматикам, третьи — к среднему типу. Различия эти обусловлены в основном экологическими особенностями и не связаны с таксономическим положением видов. Принадлежность данного вида к какой-либо группе определяется по относительному развитию органов зрения и обоняния.

Литературные данные по биологии размножения и питания омуля, а также особенности его миграционного поведения указывают на развитое зрение и значительную роль обоняния в различных формах его поведения. Имеются данные о гистохимических и электронно-микроскопических особенностях обонятельного эпителия байкальского омуля [5—7], однако строение и топография остальных элементов обонятельного органа не изучены. Целью работы было макроморфологическое изучение периферического отдела обонятельного органа байкальского омуля.

Обследованы 32 половозрелых экземпляра байкальского омуля селенгинской и полярской рас. На препаратах, фиксированных в растворе Карнуа, под бинокулярной лупой отпрепаровывали обонятельные розетки, отходящие от них пучки нервных волокон, обонятельные луковицы, головной мозг. Изучали строение носового аппарата, топографию и размеры обонятельных мешков, строение и площадь рецепторного эпителия, реги-

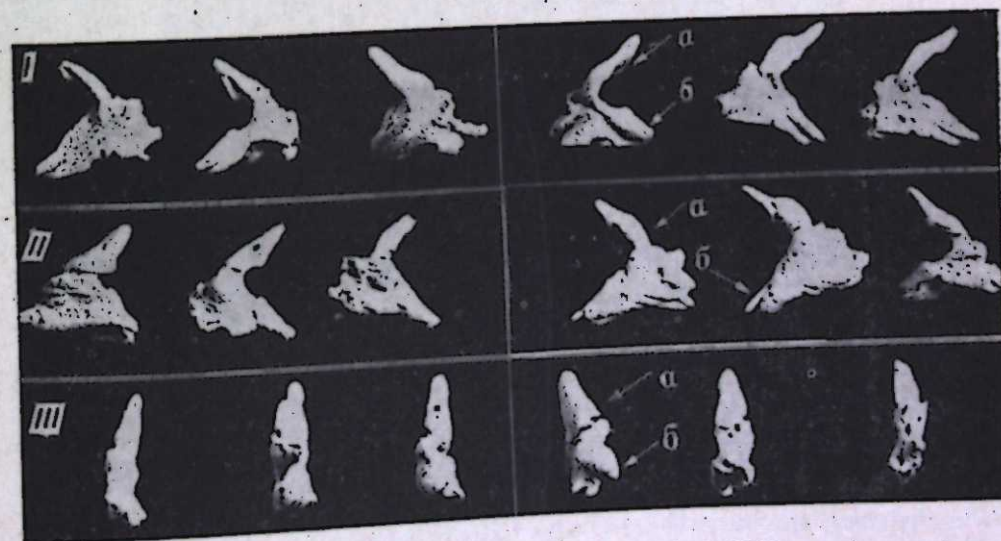


Рис. 1. Гипсовые слепки обонятельных мешков: а) латеральная поверхность; II — медиальная поверхность; III — вид спереди.

стрировали размеры обонятельных нервов, луковиц и переднего головного мозга. Измеряли поверхности обонятельного эпителия сетчатой оболочки глаза. Вычисляли экологический коэффициент по методу, предложенному Тейхманом [8]. Форму и объем обонятельных мешков изучали методом гипсовых слепков. Для этого свежеприготовленный раствор гипса заливали через канюлю в обонятельный мешок рыбы, добываясь равномерного его заполнения. После затвердевания гипса (через 2—3 ч) головы отсекали и варили в течение 3—5 мин. После кипячения слепки легко отпрепаровывали, высушивали и покрывали тонким слоем цапонового лака во избежание впитывания воды гипсом. Объем обонятельного мешка определяли по количеству воды, вытесненной гипсовым слепком. Одновременно регистрировали вес, пол, длину тела рыбы и диаметр зрачка. За длину тела принимали расстояние от рыла до конца хвостового стебля.

Парные обонятельные мешки расположены кпереди от глаз и лежат в дорсовентральной плоскости. Два дополнительных аксессуарных мешка — лакримальный (рис. 1, б) и этмоидальный (рис. 1, а), — имеют определенные границы. Лакримальный мешок расположен латеро-вентрально, примыкая к небной кости и ротовой мембране, этмоидальный располагается медно-дорсально по отношению к обонятельной полости, и размеры его в 3—4 раза меньше, чем лакримального. Вся система аксессуарных мешков плотно прилегает к глазу, охватывая его спереди на 1/3 окружности. Средний объем обонятельного мешка  $262,3 \pm 55,8 \text{ мм}^3$

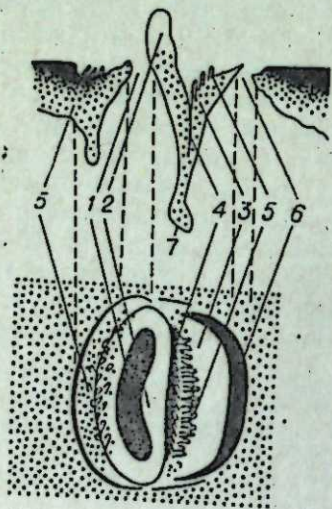


Рис. 2. Схема строения носового аппарата.

а) — сагиттальный разрез; б) — вид сверху. 1 — вводящее отверстие; 2 — кожный козырек; 3 — клапан выводного отверстия; 4 — разделяющая щель; 5 — эпидермальные ворсинчато-бородавчатые образования; 6 — щелевидное выводное отверстие; 7 — разделяющая перегородка.

выросты имеются на теле клапана выводного отверстия, ближе к разделяющей щели. В полости обонятельного мешка отверстия разделены перегородкой (7).

Под вводным отверстием расположена обонятельная розетка (рис. 3). Сверху она имеет вид почти радиально-симметричного образования. Симметрия нарушается латеральной щелью в непрерывном ряду первичных складок и различной величины их. Площадь отдельной складки возрастает с  $2,9 \times 2$  (медиальное расположение) до  $6,5 \times 2 \text{ мм}^2$  (латеральное расположение). Число первичных складок в одной розетке относительно постоянно — 16—18. Кроме первичной складчатости обонятельного эпителия наблюдается вторичная (рис. 3, 4). Число вторичных складок достигает  $10 \times 2$  (на одну первичную складку). Рецептор-

ный эпителий представлен клетками пяти типов: базальные, большие и малые секреторные, опорные и ольфакторные [5]. Ольфакторные клетки несут на апикальном конце булаву, увенчанную ресничками от 5—9 до 100, и располагаются на дне углублений вторичных складок [5—7]. Секреторные клетки находятся на вершине вторичных складок. Подстилающая обонятельную розетку соединительная ткань пигментирована. Общая поверхность обонятельного эпителия одной розетки составляет в среднем  $180 \text{ мм}^2$ .

От розетки отходит пучок обонятельных волокон (рис. 5), соединенных в обонятельный нерв толщиной 1—1,2 мм и длиной 17—20 мм. Около 3/4 длины нерва лежит в канале хряща, остальная часть — 6—8 мм располагается под черепной крышкой и связана с аналогичным отрезком второго нерва соединительнотканной оболочкой. Обонятельные луковицы также плотно соединены между собой и тесно прилегают к переднему мозгу. Размеры их относятся к переднему мозгу как 1:2. Обонятельные тракты визуально не просматриваются. Площадь сетчатки глаза составляет  $470 \text{ мм}^2$ . Экологический коэффициент равен 38,3%.



Рис. 3. Схема строения обонятельной розетки.

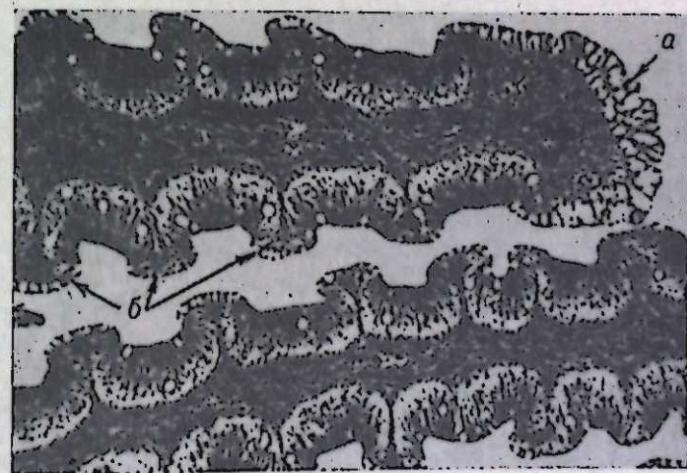


Рис. 4. Микрофотография обонятельной выстилки. а) первичная складка; б) вторичные складки. Ув. 8x24.

Как видно из приведенных данных, обонятельный орган байкальского омуля представляет собой высоко развитую и сложную в морфологическом отношении структуру.

Защитные приспособления и система обеспечения однонаправленности тока воды через обонятельную полость (ворсинчатые выросты, кожный козырек, реснитчатый эпителий, клапан выводного отверстия и т. п.), описанные на других видах рыб [9—11], позволяют отнести обонятельный анализатор байкальского омуля к числу жизненно важных сенсорных систем. Кроме того, аксессуарные мешки наряду с «насосной» функцией несут и секреторную [11], слизистый секрет которых некоторым образом способствует рецепции обонятельно-активных веществ [6, 12]. Наличие вторичной складчатости в обонятельном эпителии омуля можно расценивать как таксономический признак лососевых



Рис. 5. Схема строения обонятельного анализатора.

[13]. Число вторичных складок видоспецифично, хотя с остротой обоняния не коррелирует [13, 14]. Считают, что с остротой обоняния связаны относительные размеры обонятельных луковиц и переднего мозга [3, 4, 11, 12, 15, 16], достигающие у омуля значительной величины. Такая высокая степень структурной организации обонятельного анализатора должна реализовываться в его функциональных возможностях. Данные по электрофизиологии органа обоняния байкальского омуля подтверждают это предположение: чувствительность обонятельных рецепторов омуля к промышленным стокам сульфат-целлюлозного производства соответствует разведению  $10^{-10}$ — $10^{-12}$ .

Данные по экологии байкальского омуля, особенности его пищевого и миграционного поведения [17, 18] позволяют судить о важной роли обонятельного чувства в осуществлении поведенческих реакций. О том же свидетельствуют и морфофизиологические показатели. И только низкий экологический коэффициент не позволяет отнести данный вид к группе макросматиков! Экологический коэффициент, как известно, выражает площадь обонятельного эпителия в процентах от площади сетчатой оболочки глаза. Так, для налима (*Lota Lota* L.) — типичного макросматика — он равен 101% при длине тела 325 мм [19]. У омуля при такой же его длине экологический коэффициент составляет 38,3%. Однако поверхности обонятельного эпителия двух рассматриваемых видов почти равны: 160 мм<sup>2</sup> у налима и 180 мм<sup>2</sup> у омуля, но площадь сетчатки глаза омуля (470 мм<sup>2</sup>) значительно больше чем у налима (163 мм<sup>2</sup>). Естественно, что подобное соотношение размеров обонятельной выстилки и сетчатки глаза омуля дает низкое значение экологического коэффициента, который не отражает объективно обонятельную способность вида. По мнению Девяцовой [4], экологические коэффициенты дают лишь приближенную характеристику, так как при этом не учитывается целый ряд морфологических черт, влияющих на функциональные возможности органа обоняния.

Суммируя сказанное выше, приходим к выводу, что объективно оценить обонятельную способность вида и экологическую значимость органа обоняния можно лишь на основе анализа данных экологических, морфологических и функциональных исследований. Экологические коэффициенты, которыми в настоящее время пользуется большинство исследователей, отражают лишь два морфологических признака, из которых только один имеет отношение к органу обоняния.

#### ВЫВОДЫ

1. Строение и площадь обонятельного эпителия, наличие аксессуарных мешков, относительные размеры обонятельных луковиц и переднего мозга указывают на высокое развитие органа обоняния байкальского омуля и позволяют отнести данный вид к макросматикам.
2. Низкий экологический коэффициент байкальского омуля не соответствует степени развития органа обоняния данного вида.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР, Новосибирск.

Поступила в редакцию  
16/1 1976

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Pipping M. 1927. Ergänzung Beobachtungen über der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters.— Soc. Sci. Fen.-Nica Comment. Biol., 2(10), 1—10.

2. Бодрова Н. В. 1960. Строение органа обоняния у некоторых пресноводных рыб.— Бюлл. Ин-та биол. водоохр., № 6, 47—49.
3. Горювая С. Л. 1967. Сравнительная морфология обонятельного анализатора рыб. Пробл. совр. биологии. Матер. III научной конф. молодых ученых. Минск, с. 32—34.
4. Девяцова Г. В. 1972. Морфология органов обоняния тресковых (сем. *Gadidae*).— Вопросы ихтиологии, 12, вып. 6, 1094—1103.
5. Попова Н. И. 1971. Сравнительная морфология обонятельного эпителия некоторых пресноводных рыб.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2.
6. Филюшина Е. Е. 1971. Тонкое строение обонятельного эпителия некоторых видов рыб. Автореф. канд. дис. Новосибирск.
7. Бахтин Е. К., Филюшина Е. Е. 1974. Ультраструктурные особенности секреторных клеток и секрета обонятельной выстилки некоторых видов рыб, связанные с возможным механизмом обонятельной рецепции.— Ж. цитол. АН СССР, 26.
8. Theichman H. 1954. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische.— Z. Morphol. Oecol. Tiere, 43, 171—212.
9. Burne R. H. 1909. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. Proc. Zool. Soc., 2, 616—663.
10. Ojha P. P., Kapoor A. S. 1971. Structure of the nose in some Indian teleostean fishes.— Curr. Sci. (India), 40, N 20, 550—551.
11. Девяцова Г. В. 1972. Сравнительное исследование морфофункциональных особенностей обонятельной системы рыб в связи с их экологией.— Автореф. канд. дис., МГУ.
12. Шмальгаузен О. И. 1962. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб.— Тр. Ин-та морфол. животн. им. Северцова, вып. 40, 157—187.
13. Pfeiffer W. 1963. Alarm substances.— Exper., 19, 113—123.
14. Pfeiffer W. 1971. Bau, Leistung und biologische Bedeutung des Geruchsorgans der Knochenfische.— Zoophysiol. Inst. der Univers. Tübingen Rdsk., 24, N 10.
15. Малюкина Г. А., Дмитриева Н. Г., Марусов Е. А., Юркевич Г. В. 1969. Обоняние и его роль в поведении рыб. ВИНТИ, Итоги науки, с. 32—78.
16. Малюкина Г. А., Девяцова Г. В., Марусов Е. А. 1974. Обоняние рыб. В кн.: Основные особенности поведения и ориентации рыб. М., «Наука», с. 7—35.
17. Волкова Л. А. 1970. О поведении планктоноядных рыб оз. Байкал в разных условиях освещенности в зависимости от состояния накормленности.— Вопр. ихтиол., 10, вып. 1(60), 143—156.
18. Гурова Л. А., Пастухов В. Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск, «Наука».
19. Pfeiffer W. 1965. The size of the olfactory organ in the burbot *Lota Lota* (L.).— Can. J. Zool., 43, 223—224.

V. A. Sukhachov, L. A. Nazarov

#### MORPHOLOGICAL STUDY OF THE OLFACTORY ORGAN OF THE BAIKALIAN WHITE — FISH

The structure of the olfactory organ of the Baikalian white — fish is described. The form and volume of the accessory sacks was studied. Some correlation between the volume of the accessory sacks and the linear dimensions of the fish was found. On the basis of the results obtained, the question of the applicability of the ecological coefficients for the evaluation of the degree of development of the fish olfactory organ is discussed.

УДК 58.07: 576.809.54

В. М. ШАРАПОВ

#### УСТОЙЧИВОСТЬ АДИАСПОР ГРИБА *EMMONSIA CRESCENS* EMMONS ET JELLISON К БИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Возбудитель аднаспиромикоза человека и мелких млекопитающих *E. crescens* относится к группе диморфных грибов. Переход сапрофитной (почвенной) формы в паразитарную (анимальную, аднаспоровую) доказан экспериментально и подтверждается данными полевых наблюдений. Наличие же обратного процесса в природе пока не доказано. Для выяснения роли паразитарной формы в жизненном цикле гриба представляет интерес проследить судьбу аднаспор после гибели животных, больных аднаспиромикозом, и включения их в различные трофические цепи. Данное сообщение посвящено вопросам толерантности аднаспор вне тела их носителей-хозяев.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В опытах использовали аднаспоры от естественно больных грызунов. Из каждого пораженного легкого предварительно проводили выборочный посев аднаспор для проверки их жизнеспособности.

Кусочки легких с определенным количеством аднаспор включали в пищевой рацион млекопитающих или утилизаторов трупов животных: жуков\* (*Coleoptera* 82 экз.) из семейства мертвоедов (*Silphidae* *Necrodes littoralis* L., *Nicrophorus investigator* Zell., *N. vespillo* L., *Silpha obscura* L., *S. carinata* Hbst.), жужелиц (*Carabidae*: *Pterostichus versicolor* Sturm., *P. cupreus* L., *P. niger* Shall., *Carabus nilens* L., *C. regalis* Fish., *C. granulatus* L., *C. arcensis* Host., *C. henningi* F.—W., *Broscus cephalotes* L.), птиц (5 экз.) из отрядов сов (филин — *Bubo bubo* L. болотная сова — *Asio flammens* Pont.), хищных птиц (обыкновенная пустельга — *Falco tinnunculus* L.) и воробьиных (большой серый сорокопут — *Lanius excubitor* L.). В исследованиях использовано 1900 аднаспор. В течение опытов систематически собирали погадки, экскременты, остатки пищи, в которых проверяли наличие аднаспор, их состояние и жизнеспособность.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Жуки-мертвоеды и жужелицы удовлетворительно поедали легкие с аднаспорами. В процессе подготовки пищи они выделяли пищеварительный секрет, который превращает легочную ткань в кашеобразное состояние («наружное» пищеварение). При этом часть аднаспор самопроизвольно вылущивалась, освобождаясь от окружающей ткани, и не поедалась жуками.

Исследования экскрементов не выявили наличия аднаспор. Изредка встречались темно-коричневые образования, напоминающие фрагменты клеточных оболочек (рис. 1). Аднаспоры, не попавшие в пищеваритель-

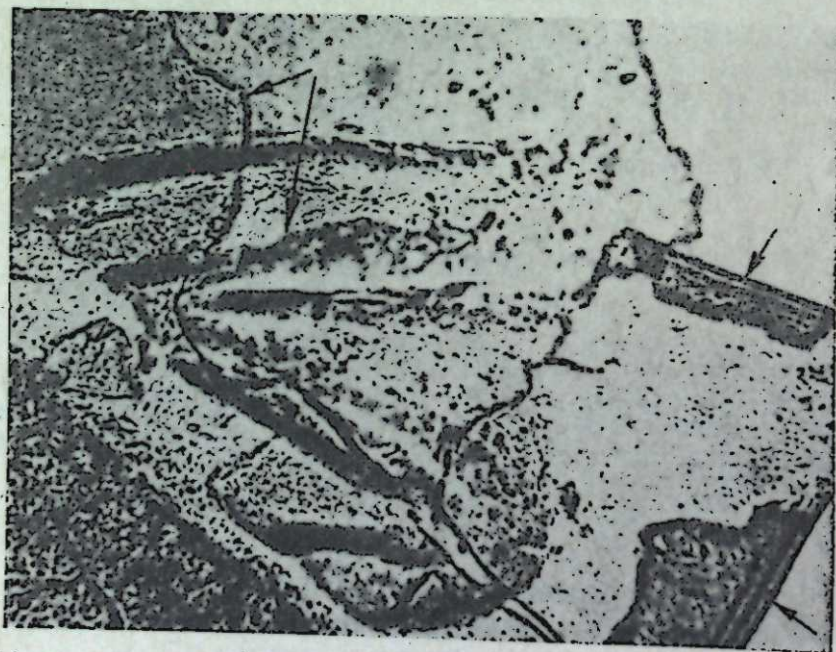


Рис. 1. Фрагменты оболочки аднаспоры гриба *E. crescens* в экскрементах жуков (X100).

ный тракт жуков, но оказавшиеся под воздействием пищеварительных ферментов, изменяли свою структуру. Оболочка становилась тоньше, нарушалась ее целостность, клетки теряли упругость, легко раздавливались. При посеве такие аднаспоры не прорастали.

В опытах с птицами судьба аднаспор складывалась двояко. Когда птицам давали пораженные легкие вместе с тушками грызунов, часть

\* Видовая принадлежность жуков установлена д. б. н. Г. С. Золотаренко и аспирантом Т. К. Имхеновой, за что выражаем им благодарность.



Рис. 2. Аднаспора гриба *E. crescens* с нарушенной целостностью оболочки из погадки птиц (X100).

аднаспор выделялась вместе с погадками, другая часть проходила через желудочно-кишечный тракт и в течение 1—1,5 суток выделялась с экскрементами. В обоих случаях обнаруживалось значительное количество клеток лопнувших, с полуразрушенной оболочкой (рис. 2). Посев отрицательный. При этом отмечена сильная контаминация оболочек клеток банальной микрофлорой, особенно *Saccharomyces* spp.

Основные носители паразитарной формы *E. crescens* — мелкие млекопитающие. В определенные периоды их жизни, особенно связанные с роющей деятельностью, на территории энзоотических зон экстенсивность аднаспиромикоза у некоторых видов достигает 70% при высоких показателях интенсивности заражения. У некоторых особей водяных крыс, ондатр, насчитывали до 1 тыс. аднаспор, у соболя — до 8 тыс. [1]. Таким образом, на территории энзоотических зон создается довольно высокая концентрация аднаспор гриба в популяциях диких мелких млекопитающих.

Обновление популяции большинства видов этих животных происходит в течение короткого времени. У водяной крысы оно исчисляется одним годом [2]. В регуляции их численности активно участвуют пернатые хищники [3, 4]. В утилизации трупов животных, смерть которых произошла по разным причинам, немаловажное значение имеют и санитары — мертвоеды и жужелицы. Опыты в полевых условиях показали, что эти виды жуков способны в течение 1—2 суток полностью уничтожить паренхиматозные органы и часть самотической мускулатуры грызунов.

Тесные трофические связи, установившиеся между дикими мелкими млекопитающими и их консументами, определяют разнообразные пути циркуляции аднаспор в природе и поступление их в биогенный слой почвы. В желудочно-кишечном тракте подопытных животных аднаспоры подвержены влиянию неблагоприятных биотических факторов. В первую очередь изменяется структура клеточной оболочки, вплоть до полного ее растворения.

Характер изменений оболочки и цитоплазмы клеток говорит о ферментативном действии. Каркас оболочки аднаспор состоит из хитина

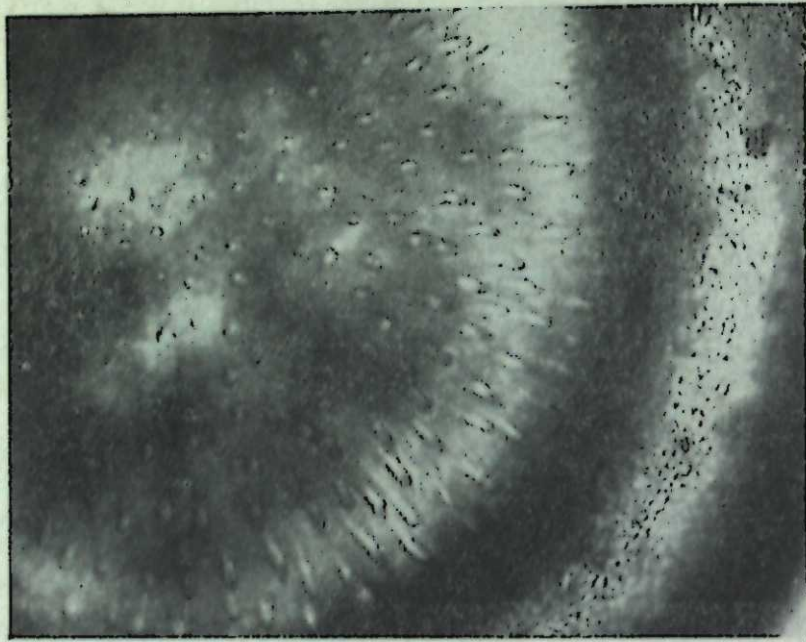


Рис. 3. Проросшая адияспора гриба *E. crescens* после 10-дневного пребывания в почве (X400).

[5]. Известно, что пищеварительный сок птиц, млекопитающих и, возможно, жуков, в пищевом рационе которых имеется хитин, содержит фермент хитиназу [6]. Все наши подопытные животные, за исключением болотных сов, не только миофаги, мертвоеды, но и энтомофаги [4, 7].

Литические свойства пищеварительных соков наиболее сильно выражены у жуков. Разрушение оболочки и лизис клеток наблюдаются у них не только в пищеварительном тракте, но и в процессе «наружного» пищеварения.

У хищных птиц и болотных сов на первом месте по разрушающему действию на адияспоры стоит механический фактор, а затем идет ферментативный. В мускулистом желудке этих животных в результате ферментативно-механических процессов формируются погадки из костей, хитина, шерсти жертвы. В результате мышечных сокращений стенок желудка и тщательного сжимания и перетирания твердых частей пищи (кости, дентин, шерсть, перья) происходят механическое разрушение адияспор и их эвакуация с погадками или экскрементами. Ферментативное разрушение адияспор у птиц гораздо менее выражено, чем у жуков. В экскрементах птиц встречаются и внешне неизменные адияспоры.

В минерализации трупов и остатков животного происхождения активно участвует комплекс микроорганизмов и животных-утилизаторов различных систематических групп. Формы и исход этих взаимоотношений не до конца поняты и требуют тщательного изучения.

Данные наших опытов дают основание полагать, что в сложных трофических взаимоотношениях «консумент — жертва» адияспоры испытывают неблагоприятное влияние биотических факторов. Биогенного слоя почвы по рассмотренным ценам достигает лишь незначительное количество неизменных адияспор. Судьба их здесь не ясна, прорастание не доказано. Методика выделения гриба из почвы не разработана, в связи с чем экспериментально показать способность адияспор в почве превращаться в мицелиальную форму в настоящее время не представляется возможным. По нашим данным, легочная ткань довольно быстро лизи-

руется. В деструктивные изменения вовлекаются и адияспоры. Цитоплазма становится зернистой, вакуолизированной, оболочка — разрушенной. Только у единичных адияспор (из 200 использованных в опыте) после 10—25-дневного пребывания в почве наблюдали начало образования ростковых трубочек (рис. 3).

Если в природе и имеет место переход паразитарной формы в сапрофитную [8], то только в определенных почвенно-климатических и микроэкологических условиях. Известны клещи и нематоды [9], свободноживущие клещи-миофаги из семейства тироглифид [10], пожирающие мицелий и конидии гриба. Выявлены микроорганизмы, подавляющие его рост [10]. Особенно активны в этом отношении актиномицеты (*A. cellulosa*, *A. melanocyclus*, *A. spp.* и др.).

По нашему мнению, двухфазность развития возбудителя в системе «почва — животное» осуществляется в основном в одном направлении — от сапрофитной в паразитарную [1]. Такого же мнения придерживаются и другие авторы [11].

Биологический институт  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
20/11 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Шаранов В. М. 1969. Адияспиромикоз в СССР.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 86—95.
2. Пантелеев П. А. 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М., «Наука», 255 с.
3. Фолитарек С. С. 1948. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов.— Ж. общ. биол., 9, № 1, 47—61.
4. Данилов О. Н. 1965. К экологии хищных птиц Барабинской низменности.— В кн.: Животный мир Барабы. Новосибирск, «Наука», с. 133—156.
5. Blank F. 1957. Note of the chemical composition of the cell wall of *Haplosporangium parvum*.— J. Histochemistry and cytochemistry, 5, 5, p. 500—502.
6. Roger D. 1965. Chitine et chitinolyse dans le regne animal.— Nature. Sci. Progr., 3364, p. 317—320.
7. Золотаренко Г. С. 1970. Подгрызающие совки Западной Сибири. Новосибирск, «Наука», 436 с.
8. Droňak J., Otčenašec M., Rosický B. 1966. Conception of the circulation of *E. crescens* Emmons et Jellison, 1960 in Nature.— Folia Parasitologica, 13, 2, p. 150—157.
9. Rasický B., Droňak J., Otčenašec M. 1967. The Natural Focality of *Adiaspiromycosis*.— Folia parasitologica, 14, 1, p. 35—42.
10. Шаранов В. М. 1972. К вопросу природной очаговости адияспиромикоза.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 46—51.
11. Hejtmánek M., Koňousek. 1972. Morphologie der *Adiaspiromykose* im Versuch an genetischen Mäusestämmen.— Mykosen, 15 (6), 249—253.

V. M. Sharapov

#### PERSISTENCE OF ADIASPORES OF *EMMONSIA CRESCENS* EMMONS ET JELLISON TO BIOTIC FACTORS

Destructive changes of adiaspores of *E. crescens* in digestive tract of seven species of beetles from the family Silphidae, Carabidae, two species of birds of prey and two species of owls are established. Mycolysing effect is caused by digestive juice of beetles. In muscular stomach of birds a considerable part of adiaspores is destroyed mechanically and sedreated with pellets and excrements. Significance of trophic factor in circulation of fungus in nature is discussed.



В. А. СОКОЛОВ, Н. П. МЕРТВЕЦОВ, Г. В. КОСТЮК

### АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ФЕРМЕНТОВ У ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ И ИХ ИСХОДНЫХ ЛИНИЙ

Гетерозисное преимущество проявляется в более высокой скорости роста и развития некоторых структур по сравнению с исходными формами. Можно предположить, что у таких форм метаболизм более интенсивен и в единицу времени осуществляется большее число биохимических превращений. Увеличение скорости метаболизма можно объяснить наличием более активных форм ферментов (изоферментов); значительным количеством ферментов (увеличенным содержанием ферментов в тканях); эффективной организацией метаболизма и его оптимальной регуляцией.

Большая активность ферментов у гибридов может быть связана с образованием гибридных вариантов мультимерных ферментов [1, 2]. Согласно этому предположению, такой «гибридный» фермент либо обладает большей каталитической активностью, либо «работает» в широком диапазоне температурных и других экологических условий. Так как в реализации физиологических функций морфогенетических процессов участвует большое количество ферментов, можно предположить, что гибридное преимущество — результат работы хорошо сбалансированных метаболических систем в данных условиях, т. е. обеспечивается координацией ряда ферментативных процессов [3], следовательно, уровень активности каждого фермента зависит от активности других ферментов в метаболической системе. Поэтому высокий или низкий уровень ферментативной активности может быть определен для метаболической системы (или цикла ферментативных реакций) в целом [3].

Таким образом, для понимания гетерозиса на физиолого-биохимическом уровне с целью его прогнозирования и использования важно изучение активности ферментов и их генетического контроля. Несомненный интерес представляют ферментные системы, связанные с энергетикой клетки, — гликолиз, цикл трикарбоновых кислот и гексозомонофосфатный шунт. Первые два производят АТФ, а гексозомонофосфатный шунт является источником важного кофермента — НАДФН.

В данной работе мы попытались связать явление гетерозиса с интенсивностью названных циклов ферментативных реакций; сопоставить у исходных родительских форм и их гибридов активность ферментов, играющих ключевую роль в энергетике растительного организма: гексокиназы (АТФ: Д-гексозо-6-фосфотрансфераза, КФ 2.7.1.1, ГК), глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Д-глюкозо-6-фосфат: НАДФ-оксидоредуктаза, КФ 1.1.1.49, Г-6-ФДГ), а также лактатдегидрогеназы (L-лактат: НАДФ-оксидоредуктаза, КФ 1.1.1.27, ЛДГ). Исследованы также изоферментные спектры у исходных форм и гибридов.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мы провели три серии экспериментов. В первой исследовали две инбредные линии кукурузы ВИР-38, ВИР-40М (стерильный аналог линии ВИР-40) и простой гибрид ВИР-40М×ВИР-38. Во второй — две инбредные линии ВИР-38, ВИР-40 и простой гибрид ВИР-40×ВИР-38 (кафедра селекции Кишиневского сельскохозяйственного института). В третьей — линии ВИР-38, ВИР-40 и простые гибриды ВИР-40×ВИР-38 и ВИР-38×ВИР-40 (полученные из линий Кишиневского сельскохозяйственного института на опытном участке в Адлере).

При проращивании семян первой и второй серий освещали лампой накаливания (с перерывами на несколько часов), поддерживая температуру 38—40°C в течение 3,5 сут. Семена третьей серии проращивали в термостате при 32°C. Для приготовления гомогената обрезали корни в 1,5—2 см от кончика. Свежий материал растирали в стеклянном гомогенизаторе в 0,2 М трис-НСI буфере, рН 8,3 [3], при соотношении веса ткани и объема буфера 1:1.

Гомогенат центрифугировали в течение 40 мин при 20 000 g. Содержание белка в надосадочной жидкости определяли по Лоури [4]. Оценку количества белка в образцах для электрофореза проводили по методу Калькара [5]. Активность ферментов оценивали по уменьшению количества НАДН (ЛДГ) или по увеличению количества НАДФН (Г-6-ФДГ, ГК), в реакционной смеси при 340 мкм на спектрофотометре СФ-16 в простых или сопряженных реакциях.

Для определения активности гексокиназы использовали метод Дипьетро и Вейнхауза [6] с некоторыми модификациями, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы — метод Кочетова [7], лактатдегидрогеназы — метод Вроблевского [8].

Активность ферментов выражали в  $\Delta E_{340}$  на 1 г ткани за 1 мин. Достоверность разницы в активности ферментов устанавливали методом сравнения кинетических кривых по Колмогорову-Смирнову. Диск-электрофорез в полиакриламидном геле проводили по Дэвису [9]. Изоферменты ГК и Г-6-ФДГ выявляли по Шоу [10], изоферменты ЛДГ — по Аллену [11] с некоторыми модификациями (использовали субстрат без добавления буфера и количество НАД<sup>+</sup>, увеличенное в 4 раза).

В связи с тем, что измерения активности ферментов в первых двух сериях единичны, мы не приводим по ним данных, но при обсуждении результатов учитываем наблюдавшиеся там тенденции.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В третьей серии экспериментов активность ЛДГ у линии ВИР 38 была на 8% выше, чем у ВИР 40, у гибрида ВИР 38×ВИР 40 на 15% выше, чем у линии ВИР 40, а у гибрида ВИР 40×ВИР 38 имела промежуточное значение между активностями исходных линий (см. таблицу).

Результаты изучения изозимного спектра ЛДГ приведены на рис. 1. В первой серии экспериментов спектр ЛДГ у ВИР 38 представлен двумя фракциями (А и Е), у ВИР 40М — одной (Е) и у гибрида — тремя (А, В и Е) (рис. 1, а). Обозначение фракций введено нами, начиная с наименее подвижной фракции по направлению к аноду. Линия ВИР 38 имеет слабоокрашенные медленномигрирующие (Е) и быстросмигрирующие (А) фракции, тогда как у линии ВИР 40 М быстросмигрирующая фракция ЛДГ не обнаруживается вовсе. На электрофореграмме ЛДГ гибрида, кроме фракций А и Е, имеется слабоокрашенная фракция В.

Во второй серии экспериментов на электрофореграммах видно, что наибольшее сходство имеют линия ВИР 40 и гибрид: у них одинаковое число фракций (А, С, Д, Е) с идентичной подвижностью и интенсивностью (рис. 1, б). Линия ВИР 38 имеет лишь фракции А и Е. Быстрые фракции (А, С и Д) гибрида и ВИР 40 слабо окрашены и выявляются электрофоретически при нанесении на старт не менее 7,5—8 мг белка. У ВИР 38 медленномигрирующая фракция Е имеет сравнительно слабую

Активность ЛДГ, ГК Г-6-ФДГ у исходных линий кукурузы и гибридов в третьей серии экспериментов ( $\Delta E_{340}$  на 1 г ткани за 1 мин)

Фермент	ВИР 38	ВИР 40	ВИР 38× ВИР 40	ВИР 40× ВИР 38
ЛДГ	0,340	0,280	0,360	0,250
	0,380	0,280	0,400	0,340
	0,360	0,285	0,400	0,390
	0,310	0,380	0,360	0,330
	0,340	0,360	0,340	0,300
ГК	0,375	0,400	0,375	0,400
	0,325	0,150	0,450	0,375
	0,400	0,150	0,400	0,425
	0,375	0,200	0,350	0,338
	0,375	0,225	0,450	0,350
Г-6- ФДГ	1,060	0,875	0,825	0,800
	0,975	0,767	1,000	0,767
	0,975	0,713	0,925	0,850
	1,025	1,350	0,840	1,200
	1,000	1,250	0,825	0,875

Примечание. Разница в величинах активности достоверна.

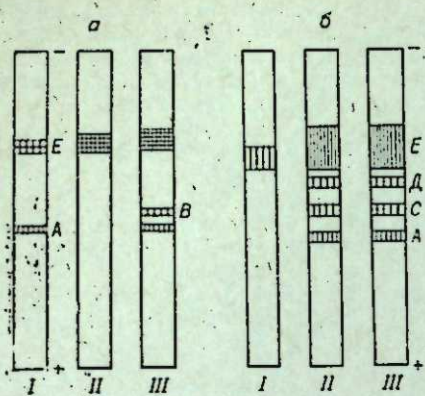


Рис. 1. Изоферментный спектр ЛДГ.  
а) Первая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40 М; 3 — межлинейный гибрид.  
б) Вторая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40; 3 — межлинейный гибрид.

ностью (рис. 2, а). Самая подвижная фракция 1 имеет слабую интенсивность и выявляется не всегда. Менее подвижные фракции ГК (3—8) также имеют слабую интенсивность и видны только на электрофореграмме гибрида. У ВИР 38 в местах локализации фракций 3—8 отмечаются две, а у ВИР 40 М — три широкие полосы.

Во второй серии экспериментов вторая фракция ГК имеет наибольшую интенсивность у линии ВИР 40, наименьшую — у линии ВИР 38 (рис. 2, б). На электрофореграмме гибрида и линии ВИР 40 видно 5 фракций ГК, на электрофореграмме линии ВИР 38 — только 3. Две самые широкие и медленные фракции у линий и гибрида обладают той же подвижностью, что и фракции 4—5 и 6—8 в первой серии экспериментов.

В третьей серии экспериментов активность Г-6-ФДГ гибридов была ниже, чем у исходных линий, на 14% (см. таблицу).

Электрофореграммы Г-6-ФДГ у гибрида в первой серии опытов похожи на электрофореграммы линии ВИР 38 (рис. 3, а), хотя по интенсивности и ширине диска в ряде случаев могут превосходить их. Диск Г-6-ФДГ у ВИР 40М несколько уже, чем у гибрида и ВИР 38. Судя по электрофореграмме Г-6-ФДГ, можно предположить, что у ВИР 38 и гибрида диски неоднородны и могут быть разделены на субфракции с близкой подвижностью. Присутствие нескольких фракций в диске можно допустить и у линии ВИР 40 М.

Во второй серии экспериментов линия ВИР 40 обнаруживает только слабоокрашенную фракцию Г-6-ФДГ, тогда как у линии ВИР 38 и гибрида эта фракция имеет гораздо более высокую интенсивность (рис. 3, б). На электрофореграмме линии ВИР 38 и гибрида в пределах фракций заметна не одна, а две полосы, расположенные близко друг от друга.

Активность ферментов у гибрида либо выше, чем у исходных форм, либо занимает промежуточное положение (за исключением третьей серии, где активность Г-6-ФДГ у гибрида была несколько ниже, чем у исходных форм). При этом общий уровень активности ферментов у гибридов возрастает, поскольку они располагают активными формами, полученными от обеих родительских линий. Таким образом достигается выравнивание уровня активностей отдельных звеньев метаболического пути. Изучение активности ряда ферментов провел Хагеман с сотр. [12]. Авторы пришли к выводу, что активность фермента у гибрида чаще занимает промежуточное положение между активностями у родительских форм, чем превышает их, и что гибридное преимущество может быть

активность, и из быстромигрирующих выявляется фракция 1 (А), самая быстрая.

В третьей серии изучение изозимных спектров указанных ферментов не проводилось. Активность ГК линии ВИР 38 была на 58% выше, чем у линии ВИР 40. У гибрида ВИР 38×ВИР 40 — на 10% выше, чем у линии ВИР 38. Активность ГК гибрида ВИР 40×ВИР 38 была такой же, как у высокоактивной родительской линии (ВИР 38).

В первой серии экспериментов на электрофореграммах ГК гибрида видно 8 фракций, на электрофореграммах линии ВИР 40М — 4, а ВИР 38 — 3 фракции ГК. Быстромигрирующая фракция 2 у исходных линий и гибрида обладает наибольшей интен-

связано с выравниваемостью активностей ферментов, контролирующих отдельные звенья в метаболической цепи. В результате такого выравнивания снимаются узкие места последовательности реакций и синтеза в целом функционирует оптимально [12].

Мы сравнивали активности лишь некоторых ферментов. Зеленовой и Хавкиным [3] было показано, что активности ферментов, находящиеся в цепи гликолиза, гексозомонофосфатного шунта и цикле Кребса, меняются координированно. Поэтому наше заключение можно распространить и на другие ферменты, осуществляющие реакции в этих метаболических системах.

Возрастание активности ферментов часто связано с появлением новых форм на электрофореграммах. Так, в первой серии экспериментов увеличение числа изозимных форм ЛДГ и ГК, по-видимому, вносит существенный вклад в возрастание активностей этих ферментов у гибрида. Кроме того, общая активность ферментов у гибрида возрастает еще и благодаря повышению активности некоторых родительских изозимных форм, о чем свидетельствуют денситометрические данные (ЛДГ, вторая серия).

Если оценивать полученные результаты с позиций гипотез Джонса [13] и Иста [14], то можно заключить, что обе они подтверждаются (если допустить, что дополнительные фракции являются гибридными мультимерами). Гипотеза Джонса [13] подтверждается в том отношении, что обнаруживается выравнивание активностей ферментов, входящих в метаболическую цепь, которые находятся под контролем разных взаимодействующих доминантных (по уровню активностей ферментов) генов. На данном этапе исследований еще не проведено строгой идентификации изозимных форм, поэтому не обо всех новых изозимных формах гибрида можно говорить как о гибридных белках, находящихся под контролем аллельных генов. Тем не менее некоторые из них, очевидно, имеют гибридное происхождение и вносят вклад в увеличение общей активности, что может рассматриваться как некоторое подтверждение гипотезы Иста [14].

Биологическое значение множественности ферментов широко обсуждается. Согласно одной из гипотез [15], множественность изозим-

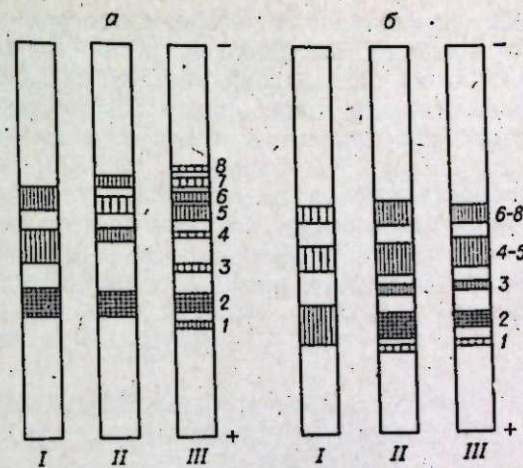


Рис. 2. Изоферментный спектр ГК.  
а) Первая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40М; 3 — межлинейный гибрид.  
б) Вторая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40; 3 — межлинейный гибрид.

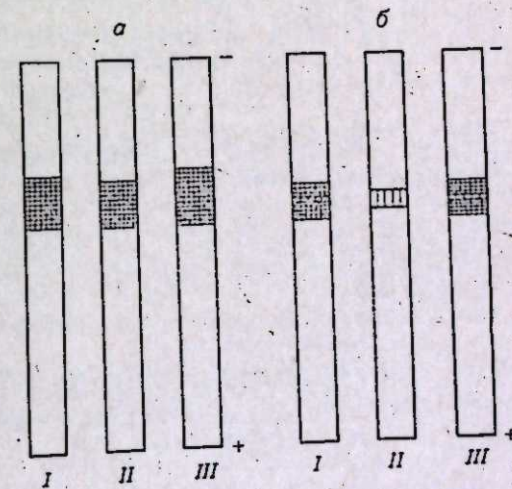


Рис. 3. Изоферментный спектр Г-6-ФДГ.  
а) Первая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40М; 3 — межлинейный гибрид.  
б) Вторая серия экспериментов: 1 — линия ВИР 38; 2 — линия ВИР 40; 3 — межлинейный гибрид.

ных форм является «информационным шумом», поскольку эти формы эволюционно нейтральны и не подвержены отбору. Вместе с этим значительная часть экспериментальных данных свидетельствует об адаптивном значении множественных форм ферментов [1]. Наши результаты также позволяют говорить о селекционном значении изозимов, поскольку у гибрида увеличение их числа приводит к возрастанию общей активности ферментов. Возможно, увеличение числа изозимных форм не только увеличивает активность, но и расширяет норму реакции в связи с тем, что ферменты с широким изозимным спектром осуществляют соответствующую реакцию в широких пределах внутренних и внешних условий [16, 17].

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
22/VIII 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Schwartz D. 1960. Genetic studies on mutant enzymes in maize: synthesis of hybrid enzymes by heterozygotes.— Proc. Nat. Acad. Sci., U. S. A., 46, 1210.
2. Show C. R., 1969. Isozymes: classification, frequency and significance.— Inter. Rev. Cytology, 25, 297.
3. Зеленева И. В., Хавкин Э. В. 1971. Формирование ферментного аппарата дыхания в растущих клетках. Ферменты гликолиза в проростках кукурузы.— Оптогенез, 2(3), 311.
4. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. 1951. Protein measurement with the folin-phenol reagent.— J. Biol. Chem., 193, 265.
5. Kalskar H. M., 1947. Differential spectrophotometry of uric acid compounds by means of specific enzyme. III Studies of the enzymes of purine metabolism.— J. Biol. Chem., 167, 461.
6. DiPietro D. L., Weinhouse S. J. 1960. Hepatic glucokinase in fed, fasted and alloxan-diabetic rat.— J. Biol. Chem., 235, 2542.
7. Кочетов Г. А. 1971. Практическое руководство по энзимологии. М., «Высшая школа», 352 с.
8. Wroblewski F., LaDue J. S. 1955. Lactic Dehydrogenase activity in blood.— Pros. Soc. exp. Biol. Med., 90, 210.
9. Davis B. J. 1964. Disc electroforesis. II Method and application to human serum proteins.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 121, 404.
10. Show C. R., Prasad R. 1970. Starch gel electroforesis of enzymes—a compilation of recipes.— Biochem. Genet., 4, 297.
11. Allen J. M. 1961. Ann. N. Y. Acad. Sci., 94, 937 (цит. по: Маурер Г. 1971. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в полиакриламидном геле. М., «Мир»).
12. Hageman R. H., Leng E. K., Dudley J. M. 1967. A biochemical approach to corn breeding.— Advanced on Agronomy, 19, 45.
13. Jones D. F. 1917. Dominance of linked factors as a mean of accounting for heterosis.— Genetics, 2, 466.
14. East I. M. 1936. Heterosis.— Genetica, 21, 375.
15. Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level.— Nature, 217, 625.
16. Малецкий С. И. 1970. О природе гетерозиса у полиплоидов.— Генетика, 6, (5), 15.
17. Sarkissian I. V. 1972. Mitochondrial polymorphism and heterosis.— Z. für Pflanzenzüchtung, 67, (1), 53.

V. A. Sokolov, N. P. Mertvetsov, G. V. Kostyk

#### STUDY OF THE ACTIVITY OF SOME ENZYMES OF HETEROTIC MAIZE HYBRIDS AND THEIR INITIAL LINES

The activity and isozyme patterns of some glycolytic enzymes and hexose monophosphate shunt enzymes (HK, LDH, G-6PDH) were investigated in maize lines VIR 38, VIR 40, VIR 40M and in their heterotic interline hybrids VIR 38×VIR 40, VIR 40×VIR 38 and VIR 40M×VIR 38. In these hybrids the activity of the enzymes studied

was either higher than in the parental forms or approximated to that in the parental form with high enzyme activity. It was also found that the enzyme patterns of LDH and HK of the interline hybrid are more heterogeneous than in the initial lines; in some cases, in addition to the parental isozyme fractions, a hybrids fraction, possibly "hybrid" are observed. It is suggested that in some cases increased enzyme activity in the hybrid may be due to the appearance of new isozyme forms, as well as to the enhanced activity of the parental fractions of the enzyme.

Г. А. КОВАЛЕНКО, М. П. ПАВЛОВА,  
А. С. ЛАПИК, Р. И. САЛГАНИК

#### СПОСОБНОСТЬ ПАНКРЕАТИЧЕСКОЙ ДЕЗОКСИРИБОНУКЛЕАЗЫ ПРОНИКАТЬ ЧЕРЕЗ ПЛАЦЕНТАРНЫЙ БАРЬЕР И ВЛИЯНИЕ ФЕРМЕНТА НА ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ И ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ПЕРИОДЫ РАЗВИТИЯ КРЫС

Способность панкреатической дезоксирибонуклеазы (ДНКазы К. Ф. 3.1.4.5) задерживать синтез вирусной ДНК и размножение патогенных ДНК-содержащих вирусов в клетках животных [1, 2] послужила основанием для применения фермента в лечении ряда тяжелых вирусных заболеваний человека [3—6].

В связи с расширяющейся перспективой использования препарата в медицине необходима более детальная его физиологическая и фармакологическая характеристика. Ранее было исследовано влияние ДНКазы на деление клеток, синтез клеточной ДНК, изучена мутагенная активность, общая токсичность и фармакодинамика [7, 8] и показано, что фермент в дозах, во много раз превосходящих те, которые дают противовирусный эффект, не обладает цитотоксическими и мутагенными свойствами.

В настоящей работе рассматривается способность ДНКазы проникать через плацентарный барьер, эмбриотоксическое и тератогенное действие фермента.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использовали панкреатическую ДНКазу с активностью 5000—7000 ед. в 1 мг, по Куинтцу [9], производства Ленинградского завода медицинских препаратов. Опыты проводили на самках белых крыс линии Вистар. У животных предварительно определяли ритм полового цикла путем микроскопического анализа влагалищных мазков. В стадию эструса животных спаривали и при наличии в мазке сперматозоидов фиксировали начало беременности [10].

ДНКазу вводили крысам внутривенно в дозе 10 мг на 100 г веса тела. Животные I группы получали препарат с 1-го по 4-й день беременности. II группы — с 1-го по 20-й, III, IV и V группы — на 8, 9 или 11-й день беременности. Контрольным животным в те же сроки вводили физиологический раствор. Каждая группа состояла из 10 крыс.

На 21-й день беременности крыс убивали декапитированием, извлекали яичники, матку, подсчитывали число желтых тел и число зародышей. Каждый плод тщательно осматривали под лупой для выявления дефектов строения, измеряли длину, взвешивали. Эмбрионы, полученные от каждой самки, делили на три подгруппы. Зародыши I-й подгруппы обрабатывали фиксатором Боуэна для изучения микроанатомической структуры скелета [10], 3-ю подгруппу использовали для оценки степени окостенения скелета [10], 3-ю подгруппу использовали для исследования активности ДНКазы, которую определяли в тканях эмбрионов, в плаценте и сыворотке крови крысы [11].

Активность фермента в единицах, по Куинтцу, переводили в мкг ДНКазы на 1 г сырой ткани или 1 мл сыворотки, исходя из известной удельной активности введенного препарата.

От половины крыс, которым ДНКазу вводили с 1-го по 20-й день беременности, получали потомство и наблюдали за ним в течение 3 месяцев. Ежедневно фиксировали вес крысят, оценивали поведение [12], двигательную активность [13], потребление кислорода [14] и состояние кроветворения (по картине периферической крови). В конце 3-го месяца у крысят вырабатывали условно-оборонительный рефлекс на раздражение лап электрическим током [15] и сравнивали динамику образования рефлекса у них и животных контрольной группы.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Способность ДНКазы проникать через плацентарный барьер. В табл. 1 показано изменение активности ДНКазы в сыворотке крови, в плаценте и зародышевой ткани на протяжении 5 ч после инъекции фермента. Из приведенных данных видно, что после введения ДНКазы активность фермента в крови через 10 мин возросла в 6 раз, к концу 3-го часа — в 9 раз, через 5 ч после введения была еще выше. В зародышевой ткани и плаценте активность ДНКазы также повышалась, хотя не столь резко, как в сыворотке крови. Через 5 ч после введения ДНКазы активность фермента в плаценте и в тканях зародыша была в 2—6 раза выше исходной. Содержание ДНКазы в тканях эмбрионов в 3—6 раз выше, чем в плаценте. Таким образом, ДНКазу проникает через плацентарный барьер и попадает в ткани зародыша.

Влияние ДНКазы на течение беременности и развитие эмбрионов крыс. В опытах с однократным, а также повторным введением ДНКазы не отмечено случаев преждевременного прерывания беременности у крыс. Анализ данных эмбриогенеза (табл. 2) указывает на отсутствие достоверных различий в показателях эмбриональной смертности опытных и контрольных групп крыс. Вес и размеры живых эмбрионов во всех вариантах опытов не отличались от контроля. Внешний осмотр эмбрионов, анализ микроструктуры внутренних органов, оценка степени окостенения скелета не выявили признаков аномалии развития зародышей. Следовательно, при введении ДНКазы в дозе 10 мг на 100 г веса тела не обнаружено эмбриотоксического и тератогенного эффектов.

Развитие потомства в постнатальном периоде. В течение 3 месяцев наблюдали за потомством крыс, получавших ДНКазу в дозе 10 мг на 100 г веса тела с 1-го по 20-й день беременности. Гибели животных ни в опыте, ни в контроле не отмечено. Сравнение динамики веса крысят подопытной и контрольной групп свидетельствует о том, что введение фермента не задерживает рост и развитие животных.

Показатели функциональных тестов, отражающих уровень обмена, состояние кроветворения и общей активности ЦНС, у животных, полу-

Таблица 1  
Содержание ДНКазы в тканях после введения фермента крысам (100 мг/кг, внутрибрюшинно)

Условия опыта	ДНКазы, мкг на 1 г сырой ткани		
	сыворотка крови	зародыши	плацента
Контроль	0,15±0,09	0,13±0,01	0,03±0,00
10 мин после введения	0,90±0,02	0,25±0,04	0,04±0,00
3 ч после введения	1,3±0,08	0,18±0,01	0,04±0,01
5 ч после введения	0,63±0,04	0,21±0,02	0,06±0,01

Примечание. Каждая цифра отражает результаты, полученные на 5 животных.

чавших ДНКазу, не отличались существенно от аналогичных показателей крыс контрольной группы (табл. 3). При этом не отмечено также нарушений в поведении животных, в уровне нервно-мышечных ответов на раздражители.

Полученные данные позволяют заключить, что ДНКазу при внутрибрюшинном введении быстро переходит в кровь и проникает через плаценту беременных крыс, попадая в ткани эмбрионов. Несмотря на это, фермент не оказывает эмбриотоксического действия — эмбриональная смертность при этом не возрастает. Не обнаружено и аномалий в развитии эмбрионов у беременных самок, получавших ДНКазу даже на протяжении всего периода беременности. Судя по интегральным и функциональным показателям, крысы, родившиеся от самок, получавших ДНКазу с 1-го по 20-й день беременности, не отличались от животных контрольной группы ни по весу, ни по уровню окислительных процессов, ни по содержанию гемоглобина и форменных элементов крови. Более того, вес подопытных крыс по достижении 3-месячного возраста был даже несколько выше, чем у контрольных животных.

Почему ДНКазу, попадая в ткани и клетки эмбрионов, не оказывает повреждающего действия? Ранее было показано, что ДНКазу не тормозит синтез ДНК и не снижает число митозов в культуре клетки [8]. В настоящей работе обнаружено отсутствие эмбриотоксического и тератогенного эффектов.

Отсутствие токсических эффектов ДНКазы связано, вероятно, с тем, что этот фермент, как и все большие белковые молекулы, попадает в клетки путем пиноцитоза. Пиноцитарные везикулы изолируют ДНКазу от ДНК-содержа-

Таблица 2

Влияние ДНКазы на развитие эмбрионов у подопытных и контрольных крыс

№ группы	Сроки введения ДНКазы, дни	Число живых животных	Число желтых тел	Число живых эмбрионов	всего, %	достоверное различие с контролем (p)	колич. на самку		Кардинально-каудальные размеры и вес эмбрионов	
							предимплантационная	постимплантационная	длина, мм	вес, г
I	с 1 по 4	10	10,0±0,9	9,2±0,7	7,2±3,1	0,5	0,6±0,4	0,2±0,2	36,6±0,8	3,6±0,1
II	с 1 по 20	10	8,8±0,3	8,0±0,6	10,1±6,0	0,5	0,7±0,4	0,2±0,1	40,2±2,8	3,8±0,1
III	8	10	8,2±0,3	7,1±0,4	13,5±4,1	0,25	0,5±0,2	0,6±0,3	35,0±0,3	3,4±0,1
IV	9	10	9,8±0,9	9,2±0,9	5,8±4,0	0,25	0,4±0,2	0,2±0,2	34,6±0,1	3,3±0,3
V	11	8	9,6±1,0	8,8±0,8	7,0±2,0	0,25	0,8±0,4	0,0	33,6±0,5	3,4±0,2
VI	Контроль, физ. раствор	40	10,3±0,8	9,3±0,7	9,7±1,1	—	0,8±0,1	0,2±0,1	35,4±0,8	3,5±0,2

Примечание. ДНКазу вводили крысам внутрибрюшинно до 10 мг на 100 г веса тела в разные сроки беременности (в дни, указанные в соответствующей графе).

Таблица 3

Интегральные и функциональные показатели развития крыс, рожденных самками, получавшими ДНКазу

Показатели	Группа животных	
	подопытная	контрольная
Число крысят, родившихся от 5 самок	31	33
Вес, г: при рождении через 3 мес.	5,7±0,05 173,0±6,0	5,2±0,09 144,0±3,4
Уровень потребления кислорода мл/мин на 100 г веса	2,9±0,1	2,8±0,1
Картина периферической крови: Гемоглобин, в ед. Эритроциты, млн. в 1 мм <sup>3</sup> Лейкоциты, тыс. в 1 мм <sup>3</sup>	13,5±0,1 5,6±0,2 12,6±0,3	13,2±0,2 5,1±0,3 10,6±0,8
Выработка условно-рефлекторной реакции избегания (% положительных реакций)		
1-й день	60±10	60±15
3-й день	75±5	70±10
7-й день	87±5	85±15

Примечание. Беременная самка получала ДНКазу ежедневно внутривенно с 1-го по 20-й день беременности в дозе 10 мг на 100 г веса тела. Показатели отражают данные развития крыс по достижении последними 3-месячного возраста.

щих структур клетки. В дальнейшем лизосомные протеазы инактивируют ДНКазу внутри пиноцитарных везикул. Почему же ДНКазы тормозит синтез вирусной ДНК внутри клеток и не повреждает собственной ДНК клетки? Это связано с тем, что вирусы, как и белковые молекулы, попадают в клетки путем пиноцитоза [16] и губительное для ДНК-содержащих вирусов взаимодействие с ДНКазой происходит, очевидно, внутри пиноцитарных везикул.

Исследовано действие таких доз ДНКазы, которые в 100—1000 раз превышают дозы, оказывающие терапевтическое действие при вирусных заболеваниях человека, вызываемых ДНК-содержащими вирусами — при герпетических кератитах [4—6], при опоясывающем лишае [7]. Последнее позволяет надеяться, что фермент в указанных дозах можно применять в клинике без опасения, что он окажет эмбриотоксическое и тератогенное действие.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирский институт  
органической химии  
СО АН СССР

Поступила в редакцию  
7/IV 1975

## ЛИТЕРАТУРА

- Салганик Р. И., Ятель Т. П., Мосолов А. Н. 1959. Инактивация вируса гриппа нуклеазами и восстановление инфекционных свойств его с помощью нуклеиновых кислот.— Докл. АН СССР, 129, 1, 212.
- Trukhachev A. A., Salganik R. I. 1967. The Effect of Deoxyribonuclease on the Synthesis of DNA of Vaccinia Virus.— Virology, 33, 3 552.
- Салганик Р. И., Трухачев А. А., Баталина Т. В. 1972. Противовирусное действие дезоксирибонуклеазы и рибонуклеазы.— В кн.: Ингибиторы вирусной активности. Рига, с. 153.
- Демин А. А., Салганик Р. И. 1972. Дезоксирибонуклеаза в лечении хронического лимфолейкоза.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 151.

- Каплина К. П. 1964. Клинические и экспериментальные исследования действия ДНКазы при герпесе глаза.— Вестник офтальмологии, 4, 33.
- Colain A. A., Salganik R. I., Mikhailovskaya J. E., Gorban I. M. 1970. L'emploi de LADN—ASE dans le traitement des affections oculaires herpetiques.— Ann. Oculist. (Paris), 203, N 4, 371 (Novosibirsk. URSS).
- Болдырев Л. П., Салганик Р. И. 1969. Изучение терапевтической эффективности дезоксирибонуклеазы при опоясывающем лишае (Herpes Zoster). Невропатология и психиатрия, 69, 4, 525.
- Губенко И. С. 1966. К вопросу о действии ДНКазы I на живые клетки в организме животных и культуре тканей.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, N 4, вып. 1, 78.
- Лапик А. С., Губенко И. С., Корочкин Л. И., Салганик Р. И. 1970. Фармакологическая активность и токсичность нуклеаз.— Фармакология и токсикология, № 2, 210.
- Дыбан А. П., Баранов В. С., Акимова И. М. 1970. Основные методические подходы к тестированию тератогенной активности химических веществ.— Архив анат., гистол. и эмбриол., № 10, 89.
- Белоусова А. К. 1958. Изучение процессов деполимеризации нуклеиновых кислот в клетках нормальных тканей и опухолей. Биохимия, № 5, 783.
- Drew W. Y., Miller L., Willer A. 1972. Effect of Δ<sup>9</sup>-THC on the openfield activity of the rat.— Psychopharmacol, 23, 3, 289.
- Зильберман Н. Е., Лапин И. П. 1965. Электронный интегратор для количественной оценки влияния фармакологических агентов на активность группы мелких лабораторных животных.— Фармакол. и токсикол., 4, 495.
- Коллабухов Н. И. 1940. Влияние температуры на потребление кислорода лесными и желтогорлыми мышами (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicollis* Melch).— Докл. АН СССР, 26, 1, 89.
- Любимов Б. И. 1965. Элементарные оборонительные условные рефлексы на крысах.— Фармакол. и токсикол., 4, 399.
- Агол В. И. 1971. Взаимодействие вируса и гриппа.— В кн.: Молекулярная биология вирусов. М., «Наука», с. 189—408.

G. A. Kovalenko, M. P. Pavlova,  
A. S. Lapik, R. I. Salganik

THE ABILITY OF PANCREATIC DNAse  
TO PENETRATE THROUGH PLACENTAL BARRIER  
AND THE ENZYME EFFECT ON EMBRYONAL  
AND POSTNATAL DEVELOPMENT OF RATS

After injections of DNAse to rats in a dose 10 mg/100 g of body weight, the enzyme activity in blood serum increases almost 9—fold, and in embryonic tissues—2—fold. Single and manifold injections of DNAse to rats during pregnancy did not affect the state of females, the duration of pregnancy, the litter size and the growth and development of the offspring.

DNAse penetrates through rat placental barrier. In doses exceeding therapeutic ones by 10—100 times the enzyme has no embryotoxic and teratogenic effects.

УДК 535.247.4+58.08+581.132

И. А. ТЕРСКОВ, В. В. СПИРОВ, В. И. ХАРУК

ДВУХВОЛНОВОЙ  
СКАНИРУЮЩИЙ МИКРОСПЕКТРОРЕФЛЕКТОМЕТР

При исследовании биологических объектов (клеток, тканей) часто встает задача определения в них каких-либо биохимических соединений. Обычно подобные задачи успешно решаются методами микро-спектрофотометрии в проходящем свете в сочетании со сканированием объекта. Однако для измерений в проходящем свете требуются препа-

раты толщиной, как правило, не более нескольких десятков микрометров. Например, при изучении таких объектов, как растительные ткани, приходится готовить тонкие срезы заданной толщины; это трудоемкая операция, особенно, если ткань хрупкая или необходимы срезы большой площади. Наряду с техническими трудностями возникает и принципиальное ограничение, поскольку практически исключается возможность исследования тканей *in vivo*. Эти затруднения могут быть преодолены, если измерения проводить не в проходящем, а в отраженном свете.

Спектрофотометрия отраженного света получила значительное развитие в приложении к исследованиям разнообразных макрообъектов — от определения содержания хлорофилла в листьях [1] и степени насыщения крови кислородом [2] до оценки качества пищевых продуктов [3] и исследования поверхностных эффектов — коррозии и деформации тонких поверхностных слоев [4].

Вместе с тем метод микроспектрофотометрии в отраженном свете еще не нашел широкого распространения и работы в этой области немногочисленны. Л. С. Агроскиным с сотр. [5] создан абсолютный микроспектрорефлектометр, предназначенный для регистрации спектров зеркального отражения микрообъектов. Прибор был использован в диагностике руд В. Е. Барским и др. [6] разработаны метод и прибор для оценки радиоавтографов, основанные на измерении интенсивности света, отраженного и рассеянного зернами серебра. В статье М. А. Мильхикера и др. [7] упоминается об однолучевом микроспектрометре отраженного света для исследования биологических объектов, однако описание этого прибора найти не удалось.

В нашей лаборатории в 1970 г. был разработан микроспектрометрический анализатор древесины, предназначенный для изучения структуры годичных слоев [8]. Прибор работает на принципе регистрации относительного коэффициента диффузного отражения от микроучастков поперечного разреза сканируемого образца при зондовом освещении объекта. В работе [9] показана связь между коэффициентами диффузного отражения и морфологическими особенностями годичного слоя древесины, что позволило применить прибор для решения некоторых задач дендрохронологии и дендроклиматологии [10]. Мы попытались также применить этот прибор для анализа содержания и распределения некоторых селективно поглощающих биохимических соединений в тканях древесных растений, но столкнулись с серьезными трудностями в расшифровке кривых из-за большой величины фонового сигнала от светорассеяния на сложных микроструктурах объекта и неселективного поглощения.

В связи с этим нами разработан новый прибор, способный регистрировать содержание и распределение селективно поглощающих соединений в сложных биологических структурах. В этом приборе сохранены основные особенности микроспектрометрического анализатора древесины — зондовое освещение образца, его однолинейное сканирование и регистрация диффузной составляющей отраженного от микроучастка образца света. Однако вместо одноволнового применен двухволновой дифференциальный принцип измерения, позволяющий подавить фоновый сигнал, связанный с неселективным поглощением и светорассеянием на структурах объекта [11]. При работе по этому принципу измерение проводится на двух длинах волн:  $\lambda$  аналитической ( $\lambda_{ан}$ ) и  $\lambda$  эталонной ( $\lambda_{эт}$ ). Длина волны  $\lambda_{ан}$  обычно выбирается в максимуме полосы поглощения исследуемого вещества, а  $\lambda_{эт}$  — в непосредственной близости от  $\lambda_{ан}$  в области фонового поглощения. Если  $\lambda_{ан}$  и  $\lambda_{эт}$  достаточно близки, то все неспецифические эффекты для этих длин волн в первом приближении одинаковы. И, следовательно, если провести деление сигналов, полученных при измерении на этих длинах волн

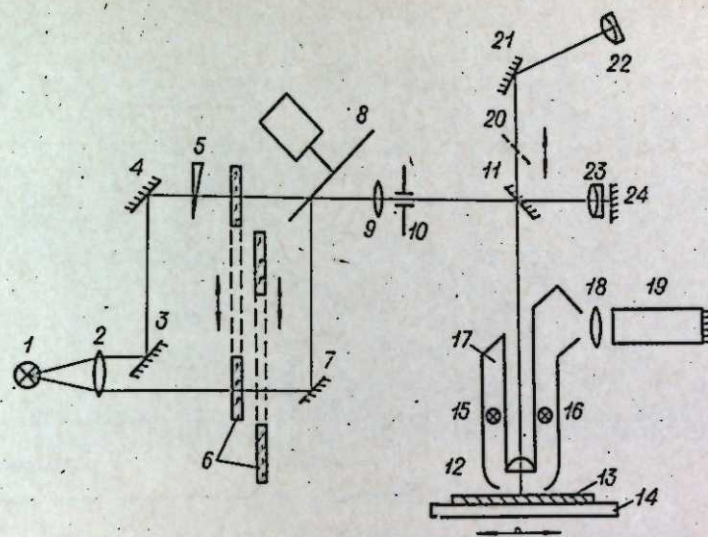


Рис. 1. Оптическая схема микроспектрорефлектометра.

$\Phi_{\lambda_{ан}}$  и  $\Phi_{\lambda_{эт}}$ ), неспецифические эффекты взаимно сократятся, а величина результирующего сигнала ( $\Phi_{\lambda_{эт}}/\Phi_{\lambda_{ан}}$ ) будет почти полностью определяться веществом (или веществами), селективно поглощающим свет на длине волны  $\lambda_{ан}$ .

Оптическая схема прибора представлена на рис. 1. Световой пучок от источника 1, пройдя через конденсатор 2, делится зеркалом 3 на два приблизительно одинаковых пучка, затем, образуя при помощи зеркал 4 и 7 две параллельные ветви, проходит через интерференционные фильтры 6 и попадает на зеркальный модулятор 8. Оптический клин 5 служит для балансировки каналов. Модулятор (диск, имеющий два секторальных выреза и две зеркальные поверхности) приводится во вращение синхронным двигателем. После модуляции световые пучки в обоих каналах попеременно попадают через коллективную линзу 9 на щелевую диафрагму 10, затем зеркалом 11 направляются, через эпиобъектив 12 на образец 13, образуя в его плоскости световой зонд (изображение диафрагмы 10). Описанная схема деления светового пучка на два канала почти не приводит к уменьшению освещенности зонда по сравнению с однолучевой схемой.

При подготовительных операциях (выбор фотометрируемого участка препарата, наведение на резкость и др.) в ход лучей вместо зеркала 11 вводится полупрозрачное зеркало 20, что позволяет через окуляр 22 проводить наблюдение образца, освещаемого лампочками 15 и 16. Для одновременного наблюдения объекта и зонда используется вспомогательная система, состоящая из объектива 23 и зеркала 24, плоскость которого оптически сопряжена с плоскостью объекта 13, помещенного на сканирующей столике 14. Свет, отраженный микроучастком объекта (его диффузная составляющая), собирается зеркалом эпиобъектива 12 и по световоду 17 через линзу 18 поступает на катод фотоумножителя 19.

Выходной сигнал регистрируемый прибором, должен быть пропорционален частному от деления сигналов  $\Phi_{\lambda_{эт}}$  и  $\Phi_{\lambda_{ан}}$ . Одной из самых простых электронных схем, выполняющих эту функцию в виде

$$\lg(\Phi_{\lambda_{эт}}/\Phi_{\lambda_{ан}}) = \lg \Phi_{\lambda_{эт}} - \lg \Phi_{\lambda_{ан}},$$

является схема, где нагрузкой фотоумножителя служит логарифм-шунтирующий диод [12]. В основу работы усилителя прибора и положена эта схема (рис. 2).

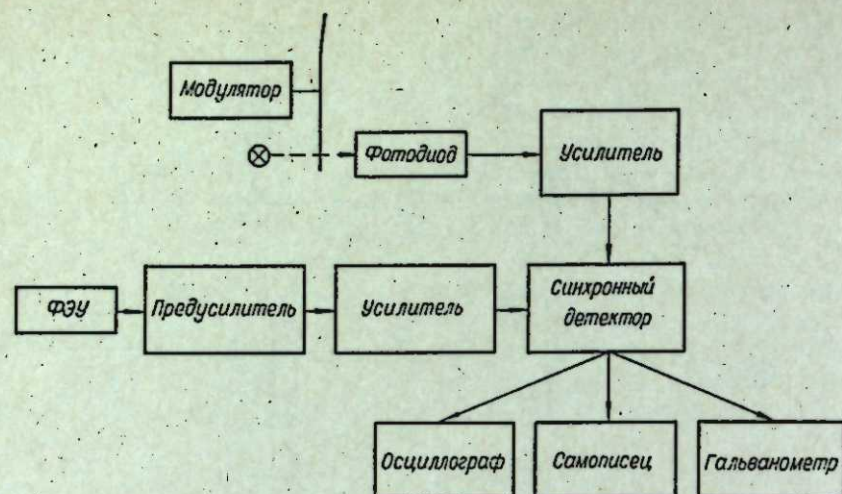


Рис. 2. Блок-схема регистрирующей части микроспектрорефлектометра.

Сигнал с ФЭУ поступает на логарифмический предусилитель, смонтированный в одном кожухе с ним. Экспоненциальный участок вольт-амперной характеристики вакуумного диода позволяет получить логарифмирование в диапазоне изменения сигналов, перекрывающем 3—4 порядка. С предусилителя сигнал поступает на основной усилитель, а затем на синхронный детектор, управляемый специальной системой, состоящей из источника света, вспомогательного модулятора, укрепленного на одной оси с основным модулятором (см. рис. 1, 8), фотодиода и усилителя. Сигнал после детектирования регистрируется электронным потенциометром в виде логарифма отношения  $\lg(\Phi_{\lambda_{от}}/\Phi_{\lambda_{ан}})$ . Более подробно работа аналогичной регистрирующей системы описана в статье [13].

Основные технические характеристики микроспектрорефлектометра.

Спектральная область (при сменных ФЭУ-79 и ФЭУ-62)	380—1200 нм
Скорость сканирования образца	1—60 мм/мин
Длина образца	до 200 мм
Размеры зонда (при эппобъективе 9*)	длина $\geq 0,05$ мм ширина $\geq 0,005$ мм
Угол поворота зонда в плоскости объекта	$\pm 45^\circ$
Верхний предел шкалы $\lg(\Phi_{\lambda_{от}}/\Phi_{\lambda_{ан}})$ можно регулировать	от 0,2 до 1,0
Дрейф нуля	не более 1% в час
Точность фотометрирования	1%

Внешний вид прибора представлен на рис. 3.

Контроль за размерами зонда осуществляется при помощи объект-микрометра отраженного света. Калибровка прибора проводится с помощью абсорбционных стеклянных светофильтров, обладающих определенной разностью поглощения на длинах волн  $\lambda_{ан}$  и  $\lambda_{от}$  ( $\Phi_{\lambda_{от}} > \Phi_{\lambda_{ан}}$ ), при установленном под зонд участке образца без следов анализируемого пигмента или баритовом эталоне.

Методика взятия и подготовки древесных образцов для анализа на микроспектрорефлектометре такая же, как и для «Микрофотометрического анализатора». Образцы в виде цилиндров вырезаются из ствола дерева по диаметру при помощи приростного бурава. Размеры образца: диаметр 4—5 мм, длина до 15—20 см. Образцы могут быть получены также обычным путем из выпилов в виде сколов в нужном направлении. Образец укрепляется в специальной державке и обрабаты-

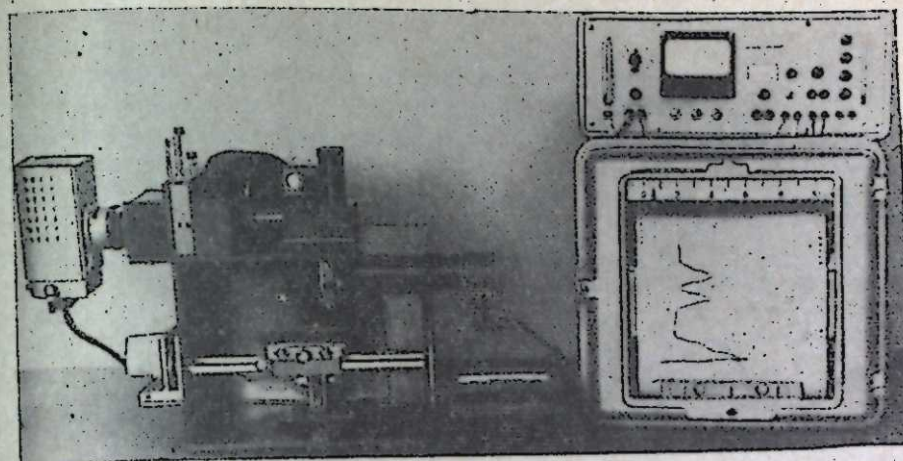


Рис. 3. Внешний вид прибора.

вается на санном микротоме для получения ровной поверхности, пригодной для анализа (поперечный разрез). Образец в той же державке устанавливается на сканирующий столик прибора. Световой зонд в виде узкой щели ориентируется параллельно границе годичного слоя. Размеры зонда обычно выбираются так, чтобы одновременно фотометрировать большое количество клеток одного ряда с целью уменьшения флуктуаций, связанных с индивидуальными особенностями клеток.

На рис. 4—6 представлены примеры работы двухволнового сканирующего микроспектрорефлектометра.

Кривые рис. 4 дают возможность сравнить работу микроспектрорефлектометра и микрофотометрического анализатора древесины. Кривая 1 — типичная сканограмма, получаемая на однолучевом приборе (образец — сосна, заболонь) и позволяющая судить о морфологических особенностях годичных слоев исследуемого образца [9]. Максимумы отражения на кривой соответствуют клеткам ранней древесины, минимумы — клеткам поздней древесины, а расстояния между двумя соседними минимумами — ширине годичных слоев. Кривая 2 — сканограмма того же участка образца, полученная на двухволновом приборе, в отличие от кривой 1 представляет собой почти прямую линию, параллельную оси абсцисс. Объясняется это тем, что основные биохимические компоненты древесины (целлюлоза, лигнин, смолы) не обладают выраженным селективным поглощением в видимой области спектра, а неселективное поглощение и светорассеяние в узком спектральном интервале ( $\lambda_{ан} \div \lambda_{от}$ ) изменяются незначительно. Кривая 2 может служить нулевой линией при анализе селективно поглощающих пигментов, однако «идеальную» нулевую линию (близкую кривой 2) на приборе можно получить только в случае идентичности освещения соответствующих микроучастков образца, находящихся под зондом по всей его площади на обеих длинах волн.

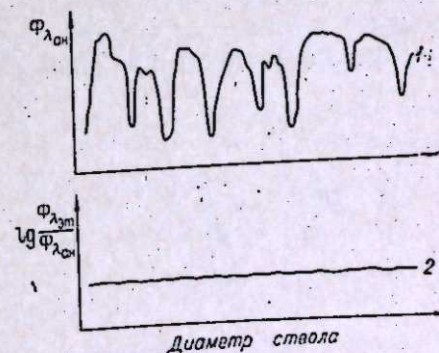


Рис. 4. Сравнение работы микроспектрорефлектометра (1) и микрофотометрического анализатора древесины (2). Условия фотометрирования:  $\lambda_{ан}$  595 нм,  $\lambda_{от}$  620 нм, зонд 1x0,02 мм<sup>2</sup>, эппобъектив 9°. Образец — сосна, заболонь.

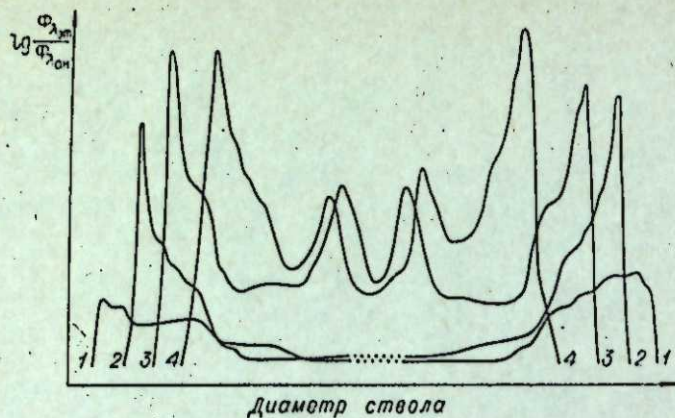


Рис. 5. Распределение хлорофилла в коре осины по высоте ствола.

Микроспектрорефлектометр был использован нами при проведении предварительных экспериментов по изучению распределения хлорофилла в коре некоторых древесных растений. Кора, как известно, содержит значительное количество хлорофилла и сопутствующих ему пигментов, концентрация которых на единицу площади поверхности побегов, ветвей и ствола у некоторых пород достигает 40—85% от соответствующей величины для листьев [14], что указывает на существенную роль пигментов коры в общем балансе пигментов древесных растений.

Образцы для анализа брались из деревьев по диаметру в направлении с севера на юг на разной высоте ствола.

Длина волны  $\lambda_{\text{ан}}$  выбрана в области красного максимума поглощения хлорофилла  $a$  ( $\lambda_{\text{ан}}=680$  нм), поскольку по сравнению с полосой поглощения Соре красный максимум обладает преимуществами: почти отсутствует поглощение других селективно поглощающих пигментов и меньше светорассеяние на структурах образца [15, 16]. Длина волны  $\lambda_{\text{от}}$  выбрана в непосредственной близости от  $\lambda_{\text{ан}}$  на спаде красного максимума поглощения хлорофилла ( $\lambda_{\text{от}}=700$  нм).

На рис. 5 представлены кривые, показывающие распределение хлорофилла в коре осины по высоте ствола. Возраст дерева 10 лет, высота приблизительно 5 м. Кривые 1—4 принадлежат образцам, взятым: 1—около корней, 2—на середине ствола, 3—из прошлогоднего верхушечного побега, 4—из побега текущего года вегетации. Центральные участки кривых 1 и 2 соответствуют внутренним, древесным, тканям ствола, в которых хлорофилл отсутствует, кривые в этих местах параллельны оси абсцисс (для удобства сравнения центральная часть кри-

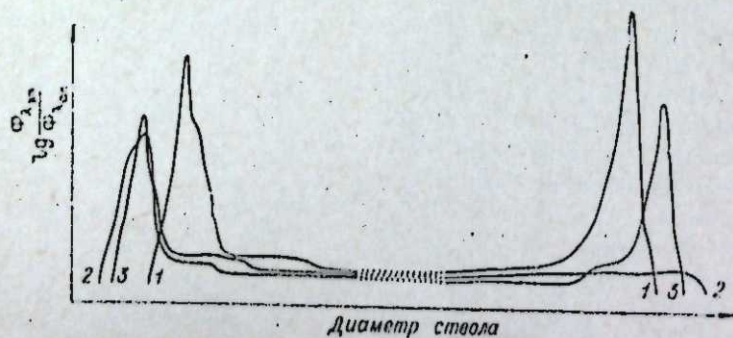


Рис. 6. Распределение хлорофилла в коре ели здоровой и ели, пораженной грибом из класса *Ascomycetes*.

вых 1 и 2 выпущена). Участки максимумов кривых приходятся на хлорофиллсодержащую паренхиму образцов. Из сопоставления сканогамм следует, что по мере приближения к вершине дерева содержания хлорофилла в коре увеличиваются, причем появляются даже дополнительные максимумы, соответствующие внутреннему слою хлорофиллсодержащей паренхимы.

В качестве еще одного примера работы прибора рассмотрим запись (см. рис. 6), характеризующие распределение хлорофилла в коре здоровой ели (кривая 1) и ели, частично пораженной грибом из класса *Ascomycetes* (кривые 2 и 3). Оба дерева одного возраста (9—10 лет) росли в близких условиях. Образцы взяты примерно на половине высоты стволов. Максимумы на этих кривых также соответствуют хлорофиллсодержащей паренхиме, центральные участки кривых опущены. Кривая 3 принадлежит образцу, взятому из большого дерева в участке ствола без видимых следов поражения. Кривые 1 и 3 идентичны. Левые максимумы кривых 2 и 3 почти совпадают, правый максимум кривой 2 практически отсутствует. Он принадлежит участку коры с выраженными признаками поражения, где хлорофилл, по-видимому, почти полностью разрушился.

Рассмотренные примеры показывают применимость двухлучевого сканирующего микроспектрорефлектометра для анализа распределения хлорофилла в тканях древесных растений. Прибор может быть использован для решения некоторых задач физиологии растений, например для исследования сезонной динамики хлорофилла. Кроме хлорофилла прибор позволит анализировать и другие пигменты, содержащиеся в тканях растений и других объектах. Использование же методов специфической гистохимической окраски может расширить диапазон биохимических соединений, доступных для анализа на приборе.

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

Поступила в редакцию  
10/1 1973

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Wallihan E. F. 1973. Portable reflectance meter for estimating chlorophyll concentrations in leaves.— *Agron. J.*, 65, N 4, 659—662.
2. Polanyi M. L., Hehir R. M. 1960. New Reflection Oximeter.— *Rev. Sci. Instrum.*, 31, N 4, 401—403.
3. Hunter R. S., Geatman J. N. 1961. Direct—Reading Tomato Colorimeter.— *J. Opt. Soc. Am.*, 51, N 5, 552—554.
4. Holbrook I. A., Himmel R. E. 1973. A "Differential Reflectometer" for Measurements of Small Differences in Reflectivity.— *Rev. Sci. Instrum.*, 44, N 4, 463—466.
5. Агрошкин Л. С., Панаян Г. В., Раутиан Л. П. 1971. Абсолютный микроспектрорефлектометр.— *Докл. АН СССР*, 197, № 1, 62—65.
6. Барский В. Е., Терских В. В., Хачатуров Е. Н. 1971. Применение микроспектрорефлектометра в отраженном свете для количественной оценки радиоавтографов.— *Цитология*, 13, № 1, 118—122.
7. Мильхикер М. А., Куфаль Г. Э., Плиев А. Ф. 1971. Высокочувствительный ФЭУ для микроспектрофотометра.— *Физиология растений*, 18, № 5, 1060—1064.
8. Спиров В. В., Терсков И. А. 1973. Микрофотометрический анализатор древесины.— *Лесоведение*, 5, 63—68.
9. Ваганов Е. А., Спиров В. В., Терсков И. А. 1972. Фотометрический анализ структуры годичных слоев древесины хвойных.— *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 132—138.
10. Терсков И. А., Ваганов Е. А., Спиров В. В. 1973. Влияние климатических условий на рост и строение годичных колец древесины.— В кн.: Управление скоростью и направленностью биосинтеза у растений. Тезисы 3-го Всес. совещ. по управлению биосинт. и биофиз. популяций. Красноярск, с. 98—99.
11. Rikmenspoel R. 1964. The Sensitivity and Accuracy of Dual-Wavelength Spectrophotometers.— *Appl. Opt.*, 3, N 3, 351—354.
12. Дианов-Клоков В. И. 1959. О логарифмическом спектрофотометре.— *Приб. и техн. экпер.*, № 6, 91—94.



13. Спиров В. В. 1972. Двухлучевой регистрирующий микроспектрофотометр для области спектра 400—750 нм.— Цитология, 14, 6, 800—804.
14. Брайон О. В. 1973. К вопросу о количестве пластидных пигментов в коре побегов древесных растений.— Вестник Киевского ун-та, сер. биол., № 15, 26—30.
15. Wendlandt W. W., Hecht H. G. 1966. Reflectance Spectroscopy. N. Y.— London— Sydney.
16. Хит О. 1973. Фотосинтез. М., «Мир».

I. A. Terskov, V. V. Spirov, V. I. Naguk

#### DUAL WAVELENGTH SCANNING MICROSPECTROREFLECTOMETER

The dual—wavelength scanning microspectroreflectometer operating in diffuse—reflected light is described in this article. Due to the dual wavelength differential scheme the device permits to investigate distribution and content of selective absorbing substances in opaque with complicated structure objects. Some applications of device for estimation of distribution of chlorophyll in cortex of trees are given. This device can be applied for histochemical and physiological investigations of some living structures.

УДК 612.017.1:616.006

В. А. ЛАВРОВСКИЙ, В. А. РАЗВОРОТНЕВ

#### ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ОПУХОЛЕВЫХ И НОРМАЛЬНЫХ КЛЕТОК К КЛЕТОЧНОЙ ИММУННОЙ РЕАКЦИИ *in vitro*

Большие усилия в изучении иммунологии опухолей направлены на поиски и идентификацию опухолевых антигенов, ответственных за иммунологический ответ организма на растущую опухоль [1—7]. Показано, что степень чужеродности и количество опухолевых антигенов новообразований могут заметно влиять на иммуночувствительность опухолевых клеток и резистентность хозяина к ним [8—11]. Однако опухолевые клетки, растущие в условиях антагонизма с иммунной системой, обладают свойствами, которые защищают их от иммунной реакции. Иммунологическое усиление [12—16] и антигенная модуляция [17—19] играют в этой защите немаловажную роль. В настоящей работе мы приводим экспериментальные данные, которые показывают, что чувствительность опухолевых клеток к клеточной иммунной реакции широко варьирует, при этом иммуночувствительность, не связанная с антигенной несовместимостью клеток, может оказывать влияние на это явление.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**Животные.** В опыт брали мышей линий СЗН/Не, С57ВL, СС57Вг, А — самцов двух-, трехмесячного возраста.

**Пассируемые клеточные линии.** Из спонтанных опухолей молочных желез мышей линии СЗН/Не получены две клеточные линии, пассируемые *in vitro* на среде Игла с 20%-ной бычьей сывороткой. Клетки линии РМЖС5 пассировали в течение 1,5 лет — они прошли около 80 пассажей, а клетки линии РМЖС3 пассировали в течение 1 года — около 40 пассажей. Клетки обеих линий фибробластоподобны.

**Первичные культуры спонтанных опухолей молочных желез (РМЖ) мышей линии СЗН/Не.** Взвесь клеток спонтанных РМЖ получа-

ли механическим размельчением ткани без трипсинизации. Клетки культивировали на среде Игла с 20%-ной бычьей сывороткой.

Культуры нормальных тканей мышей линии СЗН/Не. Эмбриональные фибробласты, клетки эмбриональной печени, эмбрионального легкого, а также клетки легкого и почек взрослых мышей получали стандартным методом с помощью трипсинизации измельченной ткани и культивировали на среде Игла с 20%-ной бычьей сывороткой.

**Цитопатогенный тест *in vitro*** ставили по методу, предложенному в [20], в нашей модификации. Для проведения реакции использовали культуральные сосуды из нержавеющей стали объемом 0,6 мл с плоским стеклянным дном, на котором шлифом нанесены 4 круглые насечки диаметром 1,5 мм. Клетки мишени высевали в сосуды на среде Игла с 10—20%-ной бычьей сывороткой за 15—20 ч до обработки лейкоцитами. Концентрацию клеток подбирали так, чтобы в каждую из 4 насечек на дне сосуда выпадало в среднем от 100 до 200 клеток.

Клетки обрабатывали лимфоцитами регионарных лимфоузлов или селезенки мышей линии С57ВL или СС57Вг, иммунизированных за 7—8 дней до постановки эксперимента 40 млн. клеток селезенки мышей линии СЗН/Не в 4 конечности или внутрибрюшинно. Лимфоциты дважды отмывали раствором Хэнкса, суспендировали пипетированием до получения одиночных клеток и разводили до нужных концентраций в среде Игла с сывороткой или без нее. Клетки в культуральных сосудах дважды промывали средой Игла и затем заливали взвесью лимфоцитов. Сосуды инкубировали при 37° в атмосфере 5%-ной CO<sub>2</sub> в течение 30—48 ч, после чего сосуды промывали раствором Хэнкса, клетки фиксировали формалином, красили гематоксилином и подсчитывали в каждой насечке с помощью инвертированного микроскопа.

Оценка частоты проникновения лимфоцитов внутрь клеток мишеней (империполезис). В специально сконструированных нами микрокамерах [21] культивировали клетки-мишени и лимфоциты селезенки интактных аллогенных и сингенных мышей. Процессы их взаимодействия фиксировали на киноплёнке с помощью фазово-контрастной оптики, используя микрокиноустановку МКУ1. Империполезис оценивали по данным киноматериала или по анализу постоянных препаратов, приготовленных из покровных стекол, снятых с микрокамер. Надежным критерием того, что лимфоцит находился внутри клетки-мишени, служил факт образования вокруг него фагосомы.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные о цитопатогенном действии иммунных лимфоцитов селезенки мышей линии С57ВL на клетки РМЖС3 и РМЖС5, пассируемые *in vitro* 12 и 18 месяцев соответственно (табл. 1), свидетельствуют о том, что клетки РМЖС5 значительно более чувствительны к аллогенным иммунным лимфоцитам, чем клетки РМЖС3. Тесты на прививаемость показали, что в это время клетки РМЖС3 прививались ( $3 \times 10^5$  клеток) у сингенных животных (5 из 5), образуя опухоли саркоматозного типа; клетки РМЖС5 в тех же условиях не прививались совсем (0 из 6).

Аналогичные эксперименты были проведены с обменом культурами через 3 месяца, в течение которых клетки пассировали *in vitro* в стандартных условиях. Данные табл. 2 свидетельствуют о том, что в это время клетки обеих линий обладали уже приблизительно одинаковой чув-

Таблица 1  
Чувствительность клеток линий РМЖС5 (18 мес в культуре) и РМЖС3 (12 мес в культуре) к иммунным лимфоцитам селезенки мышей линии С57ВL

Концентрация лимфоцитов, млн/мл	Клетки-мишени			
	РМЖС5		РМЖС3	
	число клеток в насечке	разница от контроля, %	число клеток в насечке	разница от контроля, %
0	79,6 ± 7,4	—	184,4 ± 12,0	—
1	18,4 ± 1,8	76,9	228,7 ± 14,8	—24,0
3	11,5 ± 2,8	85,6	224,4 ± 19,3	—21,7
0	414,0 ± 32,5	—	112,1 ± 7,5	—
0,5	115,2 ± 6,6	72,2	—	—
1	66,6 ± 8,9	83,9	110, 5 0	1,4
0	94,4 ± 5,0	—	—	—
1	46,7 ± 4,0	50,5	—	—
3	19,4 ± 2,4	79,5	—	—

Примечание. Иммунизация внутрибрюшинно, реакция ставилась в среде с 20%-ной сывороткой.

Таблица 2  
Чувствительность клеток линий РМЖС5 (21 мес в культуре) и РМЖС3 (15 мес в культуре) к иммунным лимфоцитам селезенки мышей линии С57В1

Концентрация лимфоцитов, млн/мл	Клетки-мишени			
	РМЖС5		РМЖС3	
	число клеток в насечке	разница от контроля, %	число клеток в насечке	разница от контроля, %
0	161,1±5,6	—	232,5±10,1	—
1,5	128,5±8,3	20,2	180,5±10,4	22,4
0	201,2±9,7	—	—	—
1,5	208,7±10,9	3,7	—	—
0	125,2±3,3	—	—	—
1,5	117,2±3,0	6,4	—	—

Примечание. Иммунизация внутривенно, реакция ставилась в среде с 20%-ной сывороткой.

лось, что клетки разных опухолей значительно различаются по чувствительности к аллогенным иммунным лимфоцитам (табл. 3). Таким образом, иммуночувствительность клеток разных спонтанных опухолей и разных клеточных линий может варьировать в значительной степени. Эта особенность, видимо, влияет на способность клеток прививаться у сингенных животных.

При сравнении иммуночувствительности опухолевых клеток РМЖС3 и РМЖС5 и нормальных клеток мышей той же линии выявлено, что нормальные клетки обладают большей резистентностью к аллогенным иммунным лимфоцитам (табл. 4).

При сравнении иммуночувствительных и иммунорезистентных клеток линии РМЖС5 по степени империполезиса оказалось, что империполезис (равно для неиммунных аллогенных и сингенных лимфоцитов) встречался очень часто только у клеток с высокой иммуночувствительностью (5 случаев на 16 клеток для аллогенных лимфоцитов мышей линии А и 7 случаев на 11 клеток для сингенных лейкоцитов). У иммунорезистентных клеток число случаев империполезиса резко сократилось (в тех же условиях 1 случай империполезиса встречался в среднем на 100 клеток).

Таблица 3  
Чувствительность клеток спонтанных опухолей молочных желез мышей СЗН/Не к иммунным лимфоцитам лимфоузлов мышей линии СС57Вг

№ опухоли	Число клеток в насечке, контроль	Число клеток в насечке с 2 млн/мл лимфоцитов	Разница от контроля, %
1	52,4±4,9	47,6±6,6	9,2
2	176,0±13,4	129,5±5,5	26,4
3	355,3±18,8	191,7±19,9	46,1
4	190,2±20,6	26,8±4,5	85,9

Примечание. Иммунизация в 4 точки, реакция ставилась в среде без сыворотки (иммунизация в 4 точки лучше sensibilзирует животных, цитопатогенная реакция лейкоцитов активнее протекает в среде без сыворотки или при небольшом ее содержании).

ствительностью к аллогенным иммунным лимфоцитам, при этом клетки РМЖС5 в ходе пассирования приобрели заметную иммунорезистентность. Тесты на прививаемость показали, что клетки РМЖС5 стали прививаться и у сингенных животных (3×10<sup>5</sup> клеток у 6 из 6 привитых животных).

В аналогичных экспериментах мы сравнили иммуночувствительность клеток нескольких спонтанных опухолей молочных желез мышей линии СЗН/Не. Оказа-

лось, что клетки разных опухолей значительно различаются по чувствительности к аллогенным иммунным лимфоцитам (табл. 3). Таким образом, иммуночувствительность клеток разных спонтанных опухолей и разных клеточных линий может варьировать в значительной степени. Эта особенность, видимо, влияет на способность клеток прививаться у сингенных животных.

Приобретенную клетками иммунорезистентности часто объясняют потерей трансплантационных антигенов [22—24]. Однако данные [25—29] и приведенные в настоящей работе говорят о том, что изменение иммуночувствительности клеток связано не только с изменением их трансплантационной несовместимости. Резкое снижение степени империполезиса у клеток РМЖС5 сопровождалось приобретением ими относительной иммунорезистентности. Между этими явлениями, вероятно, существует связь. Однако ее трудно объяснить потерей клетками Н-2 антигенов, поскольку степень империполезиса из-

Таблица 4  
Чувствительность опухолевых (РМЖС3 и РМЖС5 — резистентный вариант) и нормальных клеток мышей линии СЗН/Не К иммунным лимфоцитам лимфоузлов и селезенки мышей линии СС57Вг

Концентрация лимфоцитов, млн/мл	Клетки	Число клеток в насечке, контроль	Лимфоузлы		Селезенка	
			число клеток в насечке	разница от контроля, %	число клеток в насечке	разница от контроля, %
1,5	РМЖС3	353,7±25,5	218,8±29,8	38,1	114,0±8,6	61,9
	РМЖС5	281,2±17,7	166,0±12,1	41,0	150,0±9,3	46,7
	Эмбриональные фибробласты	229,7±6,6	229,5±8,1	0	258,6±10,1	-12,6
2,0	Эмбриональное легкое	94,2±8,3	130,7±8,5	-38,7	114,7±13,6	-12,2
	Эмбриональная печень	111,7±7,0	112,3±6,8	-0,5	88,5±6,2	20,8
	РМЖС3	54,2±5,1	8,3±0,9	84,7	12,9±1,4	76,2
2,5	Эмбриональные фибробласты	87,2±5,3	98,7±3,2	-13,2	107,0±4,1	-22,7
	Эмбриональная печень	45,6±3,6	42,7±3,6	6,4	46,2±3,4	-1,3
	Легкое 12-дневных мышей	122,7±6,0	136,2±5,0	-11,0	144,3±3,6	-17,6
2,5	Почка 12-дневных мышей	47,5±3,1	41,8±2,1	12,0	62,8±2,6	-32,2
	РМЖС3	123,3±7,9	64,7±3,7	47,5	22,1±3,2	82,1
	РМЖС5	154,1±13,7	65,1±4,8	57,8	25,9±2,8	83,2
2,5	Эмбриональные фибробласты	81,2±2,6	79,4±4,3	2,2	70,3±2,7	13,4
	Легкое 12-дневных мышей	136,7±10,0	153,1±9,4	-12,0	130,4±11,0	4,6
	РМЖС5	131,8±5,9	45,9±3,6	65,2	24,8±1,9	81,2
2,5	Эмбриональные фибробласты	156,7±8,1	135,3±17,3	13,7	84,1±7,7	45,9
	Эмбриональное легкое	98,1±11,6	76,4±3,3	22,1	45,4±4,5	53,7
	Почка 25-дневных мышей	189,9±10,2	143,0±5,9	24,6	118,3±5,8	37,6

Примечание. Иммунизация в 4 точки, реакция ставилась в среде без сыворотки.

менялась одинаково для аллогенных и сингенных лимфоцитов. Изменением количества Н-2 антигенов на клетках также трудно объяснить разницу в иммуночувствительности между клетками нормальных тканей и опухолевыми клетками РМЖС3 и РМЖС5, поскольку малигнизация обычно сопровождается потерей трансплантационных антигенов, но ция обычно сопровождается потерей трансплантационных антигенов, но не наоборот. Существует мнение, что иммунная реакция может не только сдерживать рост опухоли, но и усиливать его [30]. Учитывая такой двусторонний характер иммунной реакции, мы предположили, что клетки опухоли могут иметь какую-то оптимальную иммуночувствительность, которая обеспечивает преобладание стимулирующего действия иммунной реакции над тормозящим. Вероятно, оптимальная степень иммуночувствительности для некоторых опухолевых клеток ниже, чем для клеток нормальных тканей. Этим можно объяснить тот факт, что опухолевые клетки в наших экспериментах оказались более иммуночувствительными, чем клетки нормальных тканей.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
17/IV 1975

1. Красковский Г. В. 1970. Иммунологические основы раковой энергии. Минск.
2. Klein G. 1968. Tumor-specific transplantation antigens: G. H. A. Clows memorial lecture. "Cancer Res", 28, N 4, 625—635.
3. Vaage J., Kalinovskiy T., Olson R. Antigenic differences among virus-induced mammary tumors arising spontaneously in the same C3H/Crgl host. "Cancer Res", 29, N 8, 1452—1456.
4. Heppner G. H., Pierce G. 1969. In vitro demonstration of tumor specific antigens in spontaneous mammary tumors of mice. "Int. J. Cancer", 4, N 2, 212—218.
5. Bubenik J. 1971. Biological significance of tumour-associated transplantation antigens. "Biological function of tumour-specific antigens induced by oncogenic viruses". Symposium, Prague, 139—164.
6. Kikuchi K., Kikuchi J., Phillips M. E., Southam C. M. 1972. Tumor-specific, cell mediated immune resistance to autochthonous tumors. "Cancer Res.", N 3, 516—521.
7. Klein E. 1972. Tumour immunology: escape mechanisms. "An. Inst. Pasteur", 122, N 4, 593—602.
8. Sjogren H. O., Hellstrom I., Bansal I. C., Hellström K. E. 1971. Suggestive evidence that the "blocking" antibodies of tumor-bearing individuals may be antigen antibody complexes. "Proc. Nat. Acad. Sci. USA", 68, N 6, 1372—1375.
9. Jagarlamoodi S. M., Aust J. C., Tew R. H., McKhann C. F. 1971. In vitro detection of cytotoxic cellular immunity against tumorspecific antigens by a radioisotopic technique. "Proc. Nat. Acad. Sci. USA", 68, N 6, 1346—1350.
10. Wright P. W., Law L. W. 1971. Quantitative in vitro measurement of simian virus 40 tumor-specific antigens. "Proc. Nat. Acad. Sci. USA", 68, N 5, 973—976.
11. Bartlett G. L. 1972. Effect of host immunity on the antigenic strength of primary tumors. "J. Nat. Cancer Inst.", 49, N 2, 493—504.
12. Batchelor K. J. 1968. The use of enhancement in studying tumor antigens. "Cancer Res.", 28, N 7, 1410—1414.
13. Hellström K. E., Hellström I. 1971. Some aspects of the immune defense against cancer. I. In vitro studies on animal tumors. "Cancer", 28, N 5, 1266—1268.
14. Takasugi M., Klein E. 1971. The role of blocking antibodies in immunological enhancement. "Immunology", 21, N 4, 675—684.
15. Ankerst J. 1971. Demonstration and identification of cytotoxic antibodies and antibodies blocking the cell-mediated antitumor immunity against adenovirus type 12-induced tumors. "Cancer res.", 31, N 7, 997—1003.
16. Allison A. C. 1972. Interaction of antibodies and effector cells in immunity against tumors. "Ann. Inst. Pasteur", 122, 619—631.
17. Old L. J., Boyse E. A., Kim J. H. 1968. Antigenic modulation. Loss of TL antigen from cells exposed to TL antibody. Study of the phenomenon in vitro. "J. Exptl. Med.", 127, N 3, 523—539.
18. Aoke T., Johnson P. A. 1972. Suppression of Gross leukemia cell-surface antigens: a kind of antigenic modulation. "J. Nat. Cancer Inst.", 49, N 1, 183—192.
19. De-Vaux-Saint-Cyr Ch. 1972. Modulation antigenique et modulation de synthèse de certains antigènes. "Ann. Inst. Pasteur", 122, N 4, 603—607.
20. Takasugi M., Klein E. 1970. A microassay for cell-mediated immunity. "Transplantation", 9, N 3, 219—227.
21. Лавровский В. А., Разворотнев В. А. 1974. Простая микрокамера для прижизненного наблюдения и микрофильмирования процессов взаимодействия клеток-мишеней и лейкоцитов. "Цитология", 16, № 7, 926—927.
22. Friberg S. 1972. Comparison of an immunoresistant and an immunosusceptible ascites subline from murine tumor TA3H Immunosenescence and antibody binding capacity in vitro, and immunogenicity in allogenic mice. "J. Nat. Cancer Inst.", 48, N 5, 1477—1480.
23. Kieler J., Radzikowski C., Moore J., Ulrich K. 1972. Tumorigenicity and isoimmunizing properties of C3H mouse cells undergoing "spontaneous" malignant conversion in vitro. "J. Nat. Cancer Inst.", 48, N 2, 393—405.
24. Deichman G. I., Kluchareva T. E. 1966. Loss of transplantation antigen in primary simian virus 40 induced tumors and their metastases. "J. Nat. Cancer Inst.", 36, N 4, 647—655.
25. Bekesi J. G., St-Arneault G., Holland J. F. 1971. Increase of leukemia L 1210 immunogenicity by vibriol cholerae neuraminidase treatment. "Cancer Res.", 31, N 12, 2130—2132.
26. Tevehia S. S., McMillan V. L., Kaplan P. M., Bushong S. C. 1971. Variation in immunosensitivity of SV-40-transformed hamster cells. "J. Immunol.", N 5, 1295—1300.
27. Herschman H. R., Breeding J., Nedrud J. 1972. Sialic acid masked membrane antigens of clonal functional glial cells. "J. Cell Physiol.", 79, N 2, 249—257.
28. Rios A., Simmons R. L. 1972. Comparative effect of Mycobacterium bovis and

- neuraminidase treated tumor cells on the growth of established methylcholanthrene fibrosarcomas in syngeneic mice. "Cancer Res.", 32, N 1, 16—21.
29. Vaillier D., Donner M., Vaillier J., Burg C. 1973. Release of lymphokines by spleen cells sensitized against mouse tumor associated antigens. "Cell Immun.", 6, N 3, 466—472.
30. Prehn R. T., Lappe. 1971. An immunostimulation theory of tumor. "Transplant Rev.", N 7, 26—54.

V. A. Lavrowski, V. A. Razvorotnev

SENSITIVITY OF TUMOURS AND NORMAL CELLS  
TO CELLULAR IMMUNE REACTION  
IN VITRO AND SOME PROPERTIES  
OF TARGET CELLS DETERMINING THIS SENSITIVITY

Cells of different spontaneous mammary tumours of C3H/He mice differ in their immunosensitivity to immune allogeneic leucocytes in vitro. Two lines of cells were obtained from spontaneous mammary tumours of C3H/He mice differing in sensitivity to allogeneic immune leucocytes in vitro. Of these two lines, only the immunoresistant one grew in syngeneic hosts. During passage in vitro the immunosensitive line acquired immunoresistance. The acquisition of immunoresistance was associated with the appearance of the capacity of cells of this line to grow in syngeneic mice. The immunosensitivity of cells to immune allogeneic leucocytes in vitro correlated with the property of these cells which determines easy penetrance into them. Normal cells from different C3H/He mice tissues possess higher immunoresistance than tumour cells obtained of the cultures.

УДК 612.118.221.3.531.1

Т. А. КУЗНЕЦОВА, О. Г. ПОКРОВСКАЯ

О ВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЯХ  
КИНЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ КАТАЛАЗЫ  
ИНТАКТНЫХ И ГЕМОЛИЗИРОВАННЫХ ЭРИТРОЦИТОВ  
НЕКОТОРЫХ ЖИВОТНЫХ

Каталаза обнаружена в растительных и животных организмах. В значительных количествах она присутствует в аэробно дышащих клетках печени, почек, эритроцитов. Фермент обладает способностью с очень высокой скоростью разлагать субстрат — перекись водорода, защищая тем самым клеточные структуры от ее разрушительного действия [1—3]. Перекись водорода окисляется при окислении различных метаболитов молекулярным кислородом с участием флавиновых ферментов. Каталаза характеризует некоторые стороны обмена веществ у животных, ее активность связана с их ростом, развитием и продуктивностью. Каталазе посвящено большое число работ. Однако вопрос о роли ее в организме все еще остается недостаточно выясненным.

В литературе не встречается данных о видовых особенностях фермента эритроцитов различных животных. Авторы, изучавшие каталазу эритроцитов животных, пользуясь методикой А. Н. Баха и С. Р. Зубко-эритроцитов животных, которое отражало максимальную активность фермента гемолизированных эритроцитов за 30 мин. Каталаза животных изучалась в норме у низших позвоночных [4], пушных животных, домашних животных и птиц [5—7]. В работах Н. Б. Альбицкой, С. М. Пререр, Т. С. Федоровой, А. И. Беляевского и др. приводятся

ся данные о каталазной активности при некоторых патологических состояниях [8—10].

Для накопления данных по сравнительной биохимии животных немалый интерес представляет изучение активности каталазы и ее распределения в клетках крови. В данной работе исследовались видовые различия эритроцитов лошадей, крупного рогатого скота, свиней, овец и крыс.

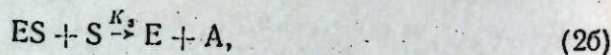
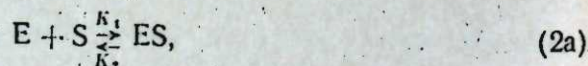
Мы определяли скорость разложения перекиси водорода гемолизированными эритроцитами при pH 6,8 и температуре 18°C, а также цельными эритроцитами в изотонической среде при тех же параметрах. Длительность наблюдения 18 мин. За скоростью реакции наблюдали, отмечая объем выделившегося кислорода через каждые 3 мин. Применяемая методика подробно описана ранее [11]. Используя эту методику для изучения эритроцитов крови человека, мы получили результаты, указывающие на локализацию фермента внутри и на поверхности эритроцита, что подтверждало данные С. И. Крайнева о формах каталазы I, II, III [12]. Форма III связана со стромой и находится на поверхности эритроцитов, формы I, II заключены в эритроците, прочно связаны с гемоглобином и освобождаются при гемолизе.

Применяя данную методику к эритроцитам разных животных, мы проводили количественное определение каталазы III, суммы трех форм каталаз, а также процентного отношения поверхностной каталазы к общему содержанию фермента. По объему выделившегося кислорода, измеренному за время  $\Delta t$ , рассчитывали концентрацию неразложившегося субстрата (моль/л) для цельных и гемолизированных эритроцитов. Полученные результаты обрабатывали математически и строили графики зависимости концентрации субстрата от времени в полулогарифмическом масштабе. Графическое выражение кинетики каталазного процесса позволяет подойти к выяснению молекулярного механизма действия фермента и заметить различия в активности каталазы, находящейся на поверхности эритроцита. Такой подход представляет особый интерес при сравнении эритроцитов животных разных видов. В какой-то мере активность каталазы III может быть использована для характеристики мембраны эритроцита.

В соответствии с теорией ферментативного катализа скорость химических процессов определяется прочностью фермент-субстратного комплекса [13]. Каталитическое разложение перекиси водорода выражается уравнением



которое может быть представлено в виде



где  $K_1$ ,  $K_2$  и  $K_3$  — константы скоростей реакций; E — фермент; S — субстрат; ES — фермент-субстратный комплекс; A — продукт реакции. Величина  $K_1$  в соответствии с литературными данными не зависит от pH в интервале pH 4,5—9. В интервале pH 6,8—9 не зависит от pH и величина  $K_2$ . Так как процесс (2a) равновесный, то лимитирующей стадией является реакция, скорость которой определяется  $K_3$ .

Математический анализ взаимодействия фермента с субстратом дает возможность определить скорость реакции при условии, что начальная концентрация субстрата  $[\text{S}_0]$  много больше начальной концентрации фермента  $[\text{E}_0]$ . Концентрацией фермент-субстратного комплекса [ES] можно пренебречь, так как она очень мала по сравнению с измеряемой величиной [S]. Данные условия соблюдаются в наших экспериментах.

Дифференциальное уравнение для скорости изменения концентрации субстрата ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) принимает вид

$$d[\text{S}]/dt = -2K_3P_1S. \quad (3)$$

Его решение запишется в виде

$$[\text{S}] = [\text{S}_0] e^{-2K_3P_1t}, \quad (4)$$

где  $P_1$  — максимальная концентрация фермент-субстратного комплекса, определяемая выражением

$$P_1 = [\text{E}_0] / (1 + (K_3/K_1)). \quad (5)$$

Таким образом, начальная концентрация каталазы может быть определена через величину  $P_1$ . Логарифмируя решение (4), получаем линейную зависимость  $\lg[\text{S}]$  от времени:

$$\lg[\text{S}] = \lg[\text{S}_0] - 2K_3P_1/2,3 \cdot t \quad (6)$$

с угловым коэффициентом

$$\text{tg}\alpha = -2K_3P_1/2,3. \quad (7)$$

Из формул (5) и (7) легко получить выражение для начальной концентрации фермента:

$$[\text{E}_0] = -1,15(1/K_1 + 1/K_3) \cdot \text{tg}\alpha. \quad (8)$$

Следовательно, для определения начальной концентрации каталазы необходимо знать величину  $\text{tg}\alpha$ , которая может быть найдена из экспериментальных данных зависимости логарифма концентрации неразложившегося субстрата от времени протекания реакции  $t$ . Учитывая, что  $K_1 = K_2$ , можно считать, что начальная концентрация фермента пропорциональна  $\text{tg}\alpha$ , полученному по графику. Так как в эксперименте мы имели дело с интактными и гемолизированными эритроцитами, то для характеристики начальной концентрации каталазы в этих случаях введен показатель, названный нами уровнем каталазы, который определяется величиной

$$\text{УК} = 10^4 \cdot \text{tg}\alpha.$$

Для интактных эритроцитов определяли уровень поверхностной каталазы (УПК), для гемолизированных эритроцитов — уровень общей каталазы (УОК).

По нашему мнению, наиболее удобной характеристикой эффективности каталазы эритроцитов является коэффициент, определяющий отношение уровня поверхностной каталазы к общему уровню фермента:

$$K_{\text{эф}} = [\text{E}_0]_{\text{III}} / [\text{E}_0]_{\text{I,II,III}} = \text{tg}\alpha_2 / \text{tg}\alpha_1. \quad (9)$$

Исследовано 115 образцов крови свиней, крупного рогатого скота, лошадей, овец и крыс. Результаты обработаны статистически и представлены в таблице.

Анализ полученных данных указывает на существенные видовые различия как в общей активности фермента, так и в относительном

Сравнительные данные кинетической активности интактных и гемолизированных эритроцитов крови животных

Эритроциты крови	Крупного рогатого скота	Свиней	Лошадей	Крыс	Овец
Количество образцов (n)	25	35	17	18	20
УОК = $10^4 \cdot \text{tg}\alpha_1$	$7,53 \pm 0,002$	$10,57 \pm 0,37$	$9,24 \pm 0,13$	$1,97 \pm 0,25$	$1,36 \pm 0,109$
УПК = $10^4 \cdot \text{tg}\alpha_2$	$1,75 \pm 0,007$	$3,00 \pm 0,28$	$1,46 \pm 0,013$	$0,70 \pm 0,066$	$0,54 \pm 0,015$
$K_{\text{эф}} = \text{tg}\alpha_2 / \text{tg}\alpha_1$	$0,23 \pm 0,014$	$0,26 \pm 0,018$	$0,16 \pm 0,038$	$0,39 \pm 0,078$	$0,40 \pm 0,077$

распределении его в клетках крови, а также на большие вариации уровня общей и поверхностной каталазы. Эритроциты крови свиней в условиях целостности и гемоллиза обладают самой высокой кинетической активностью, что, по-видимому, связано с интенсивностью аэробных процессов и высокими защитными силами организма животных. Исключительно низкую кинетическую активность имеют гемоллизированные эритроциты крови овец и крыс. Сравнивая кинетическую активность поверхностного фермента свиней ( $3,00 \pm 0,28$ ) и лошадей ( $1,46 \pm 0,013$ ), можно увидеть, что у первых она в два раза выше, чем у вторых, тогда как общая активность каталазы примерно одинакова: ( $10,57 \pm 0,37$ ), ( $9,24 \pm 0,13$ ). Это указывает на то, что эритроциты крови лошадей содержат фермент в основном внутри эритроцита. Что касается крови овец и крыс, то здесь наблюдается обратная зависимость: основная часть каталазы находится на поверхности клеток.

Для количественной характеристики соотношения поверхностной и общей каталазы в таблице приводятся коэффициенты эффективности.

### ВЫВОДЫ

1. Кинетической методикой изучена каталазная активность интактных и гемоллизированных эритроцитов крови животных.
2. Статистически достоверно установлено, что эритроциты содержат фермент на поверхности и внутри эритроцитов.
3. Изучены видовые различия кинетической активности каталазы интактных и гемоллизированных эритроцитов крови свиней, лошадей, крупного рогатого скота, овец и крыс.
4. Рассчитан коэффициент эффективности для эритроцитов крови животных, указывающий на видовые различия в соотношении поверхностной каталазы и общего содержания фермента.

Новосибирский государственный  
медицинский институт

Поступила в редакцию  
15/ХІІ 1975

### ЛИТЕРАТУРА

1. Бах А. Н. 1950. Труды по химии и биохимии. М., с. 85—86.
2. Михлин Д. М. 1960. Биохимия клеточного дыхания. М., с. 108—126.
3. Таривердиев Г. З. 1960. Активность каталазы и каталазный индекс у больных эпилепсией.— Сб. тр. Азербайдж. мед. ин-та, 7, Баку, с. 173—183.
4. Фингерит Д. С. 1966. Сравнительные данные о каталазной и пироксидазной активности крови. 38-я итоговая конф. Алма-Атинского мед. ин-та, с. 327—328.
5. Тарасенко О. И. 1954. Некоторые итоги исследования каталазы пушных животных.— Тр. Моск. пушно-мехового ин-та, 5, с. 358—360.
6. Вахонина Т. В. 1961. Активность каталазы крови поросят помесей крупной белой и уржумской пород свиней в сравнении с исходными.— Матер. 2-й Поволжской конф. физиологов, биохимиков и фармакологов с участием морфологов и клиницистов. Казань, с. 100—100.
7. Лисункина Е. И. 1954. К вопросу о содержании в крови каталазы и гемоглобина у кур, домашних животных и человека.— Сб. тр. Архангельского ин-та, вып. 12, с. 107—115.
8. Альбицкая Н. Б., Прегер С. М. 1967. Влияние иммунизации столбнячным анатоксином на активность каталазы крови и печени.— Тр. Томского научно-исслед. ин-та вакцин и сывороток, 19, с. 323—327.
9. Федорова Т. С. 1965. Каталазы крови морских свинок при лучевой болезни. Матер. теоретической и клинической медицины, 5, Томск, с. 94—96.
10. Беляевский А. И., Ольшанский Г. С., Никитин Ю. П. 1965. Каталазная активность крови при экспериментальном холестеринемном атеросклерозе у кроликов.— В кн.: Актуальные вопросы клинической медицины, 1, Кемерово, с. 134—135.
11. Покровская О. Г., Кузнецова Т. А., Каталова Л. В., Старикин Ю. А. 1976. Кинетика каталазного процесса интактных и гемоллизированных эритроцитов крови человека.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 131—134, 35, вып. 4, 662—669.
12. Крайнев С. И. 1970. О формах каталазы в эритроцитах человека.— Биохимия, 13, вып. 4, 662—669.
13. Берихард С. 1971. Структура и функция ферментов. М., с. 80—84.

T. A. Kuznetsova, O. G. Pokrovskaya  
ON SPECIES DIFFERENCES OF KYNETIC KATALASE ACTIVITY  
OF INTACT AND HEMOLYZED ERYTHROCYTES  
OF SOME ANIMALS

Kynetic Activity of Katalase of intact and hemolysed blood erythrocytes has been studied in animals, pigs, cattle sheep and rats, Significant species differences have been noted as regards general activity of the enzyme and in its relative distribution in blood cells. The Efficiency coefficient has been counted for the quantitative characteristics of the ratio of superficial and general katalase.

УДК 616—003.725+612.015.1+577.15.03

В. И. ФЕДОРОВ

### ОБ ЭФФЕКТЕ УВЕЛИЧЕННОГО ОБРАЗОВАНИЯ АНГИОТЕНЗИНА ПОСЛЕ ХРАНЕНИЯ ПЛАЗМЫ НА ХОЛОДЕ

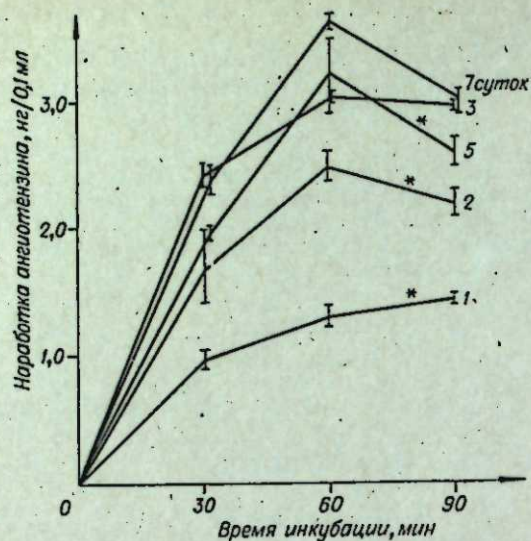
В работе [1] сообщалось, что при хранении плазмы крови, взятой от здоровых лиц, в смеси с ЭДТА на холоде наработка ангиотензина в зависимости от срока хранения при последующей инкубации ее при 37°C возрастает. В данной статье обсуждаются результаты исследования влияния холодной экспозиции на плазму крови нефрэктомированных крыс.

### МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Брали кровь у крыс-самок Вистар через 48 ч после двусторонней нефрэктомии. Кровь центрифугировали при 4°C в течение 10 мин при 4000 об/мин. Полученную плазму собирали в общую посуду и хранили при -20°. Затем оттаивали, смешивали в отношении 4:1 с заранее охлажденным 3,8%-ным раствором ЭДТА-натрия, pH=6,5 [1], и хранили при 4° 1—7 дней. В день опыта к 0,1 мл такой плазмы добавляли 0,01 мл гомогената коры почек крысы-самки линии Вистар (как источник ренина). Гомогенат готовили на 0,15 М фосфатном буфере, pH=6,5 из расчета 1 мл буфера на 1 мг ткани. Пробы инкубировали 30, 60 и 90 мин при 37°. Кроме того, исследовали плазму без добавления гомогената. Было две группы таких проб: хранившиеся при 4° 7 сут. и не стоявшие в холодильнике. В каждой группе одну часть проб инкубировали 60 мин при 37°, другую не инкубировали. Реакцию останавливали кипячением, пробирки переносили в ледяную воду и замораживали. В день теста пробы размораживали и центрифугировали в течение 30 мин при 8000 об/мин. Супернатант доводили до 0,4 мл физиологическим раствором и определяли содержание в пробе ангиотензина биологическим способом. Результаты выражали в мг ангиотензина на 0,1 мл плазмы.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании плазмы, к которой не добавили гомогенат, не обнаружено ангиотензина. Не найдено его и при инкубации 1 ч, и без инкубации как после хранения 7 сут., так и без холодной экспозиции



Наработка ангиотензина за 90 мин инкубации в зависимости от срока хранения плазмы на холоде.

Звездочкой отмечены недостоверные отличия наработки ангиотензина за очередные 30 мин инкубации.

(всего 19 определений). Это свидетельствует об отсутствии ренина в плазме. При добавлении к плазме гомогената наработка ангиотензина в течение первого часа инкубации увеличивалась, причем крутизна нарастания наработки возрастала от 1-го к 7-му дню хранения (см. рисунок). Наши данные качественно совпадают с полученными в работе [1]. Следовательно, холодовая экспозиция более существенно влияет не на имевшиеся в плазме при взятии крови молекулы ренина (чему эти авторы придали ведущее значение в увеличении наработки ангиотензина), а на некоторые компоненты плазмы, связанные с этой наработкой. Наиболее вероятны здесь активность ангиотенгиназ и факторы, определяющие скорость реакции «ренин+субстрат». Из последних следует исключить влияние на pH, так как этот показатель для плазмы, простоявшей на холоде 7 дней, был равен 7,3. Таким образом, можно предполагать инактивацию при хранении на холоде ингибиторов ренина, что допускают и авторы [1], или, если в плазме существуют активаторы ренина, то повышение их активности и изменение конформации тетрадекапептида или глобулы в молекуле субстрата, повышающее сродство к ренину. Последнее представляется более вероятным, нежели проявление семейства субстратов с разными конформационными характеристиками, что предположили авторы работы [1].

Что касается ангиотенгиназ, то в наших условиях не было полного освобождения от их действия, так как ЭДТА угнетает активность этих ферментов только на 50% [2]. Можно предположить, что активность несвязанной части ангиотенгиназ уменьшается при хранении на холоде и постепенно восстанавливается при 37°; по-видимому, это обусловило снижение наработки ангиотензина к 90-й минуте инкубации, по сравнению с 60-й, при всех сроках хранения, кроме 1-го дня (см. рисунок). Возможно, что за одни сутки активность ангиотенгиназ еще не успела достаточно измениться и сохраняется относительно постоянной на протяжении всего периода инкубации. В работе [1] сообщается, что в течение нескольких часов инкубации происходило только увеличение наработки ангиотензина в зависимости от срока стояния плазмы на холоде. Вероятно, это связано с тем, что применялась ионообменная смола для полного освобождения плазмы от ангиотенгиназ.

Обнаруженная нами двухфазность наработки ангиотензина дает возможность считать, что в развитии обсуждаемого феномена преобладает не какой-либо отдельный фактор, а комбинация влияний холодной экспозиции на всю группу факторов. Двухфазность могла быть обусловлена также обратимостью изменений активности ингибиторов и активаторов ренина или конформации в молекуле субстрата. Но это предположить трудно, так как в работе [1] наработка ангиотензина только увеличивается в течение всего времени инкубации, что может свидетельствовать об отсутствии обратимых изменений указанных факторов. Возможно, что это имеет место и в наших условиях.

Таким образом, качественное совпадение результатов при разных исходных условиях в работе [1] (ренин присутствует в плазме) и в нашей (ренин добавляется ex tempore перед инкубацией) свидетельствует о том, что ведущей причиной в увеличении наработки ангиотензина после холодной экспозиции является влияние последней на плазменные факторы, а не на сами молекулы ренина.

Автор признателен Н. А. Колчанову за обсуждение материала.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
27/VI 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

- Osmond D. H., Ross L. J., Scaiff K. D. 1973. Increased renin activity after cold storage of human plasma.—*Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 51, 705—708.
- Dahlheim H. 1972. Nachweis und Reaktionsverhalten der in den juxtaglomerulären Apparaten der Rattenniere lokalisierten Angiotensinase(n).—*Pflüg. Arch.*, 332, Suppl., R 27.

V. I. Fyodorov

#### ON THE EFFECT OF INCREASED ANGIOTENSIN FORMATION AFTER COLD STORAGE OF PLASMA

Plasma of nephrectomized rats was stored at 4°C with EDTA from 1 to 7 days. In every date plasma was incubated at 37°C with homogenized renal cortex of rats (as renin source). A steepness of angiotensin formation was risen depending on cold exposition of plasma. The angiotensin formation after 7 days exposition was in 2,8 time higher than after 1 day exposition at the same quantity of renin added. Angiotensin did not detect in samples if plasma was incubated without renal tissue. There is qualitative coincidence of our results with data of the literature where renin was present in plasma before blood collection. It follows that the increased angiotensin formation after cold exposition is due to the cold influens not so much upon the renin molecules themselves as on plasma factors which are discussed in this paper.

УДК 591.144:599.323.4

#### Г. В. АЛЕКСЕЕВА, В. М. ЮНКЕР, Е. В. ГРУНТЕНКО СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ТИМИКО-ЛИМФАТИЧЕСКОГО АППАРАТА У НЕКОТОРЫХ ИНБРЕДНЫХ И БЕСПОРОДНЫХ МЫШЕЙ СООБЩЕНИЕ 2. МОРФОЛОГИЯ СЕЛЕЗЕНКИ И ЛИМФОУЗЛОВ У МЫШЕЙ ЛИНИИ СЗН/He, СЗН/1, А/HeJ, С57BL/6 И БЕСПОРОДНЫХ МЫШЕЙ

При изучении морфологии тимуса у мышей установлено [1], что условия гибридного изменают соотношения функциональных зон в вилочковой железе в сторону преобладания кортикального слоя. Общие

признаки для тимуса мышей генетически высокоракковых линий А/НеJ, СЗН/Не и СЗН/г следующие: дельматизация коркового слоя, гипертрофия эпителиальных элементов стромы с появлением в клетках большого количества гликопротеидных включений, усиленные некробиотические процессы в тельцах Гассала и образование кистоподобных структур, повышенные количества малодифференцированных пиронинофильных клеток и усиление активности макрофагов. Для тимуса мышей линии А/НеJ, склонных к аутоиммунным заболеваниям, характерно большое число тучных клеток в ткани железы.

В данной работе приводится морфологическое описание функциональных зон селезенки и брыжеечных лимфоузлов от тех же животных, у которых исследованы тимусы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучали по 7—8 самцов 40—50-дневного возраста мышей высокоракковых (по частоте возникновения спонтанных опухолей молочной железы) линии А/НеJ, СЗН/Не (факторные) и СЗН/г (без вируса Виттнера), низкоракковой линии С57BL/6 и беспородных животных. Учитывали количество фолликулов на площади среза, степень активности светлых центров фолликулов по числу митотирующих клеток, количество макрофагов и плазматических клеток. Методом «счетного квадрата» [1] в лимфоузлах определяли плотность лимфоцитов в парафолликулярной зоне, в селезенке подсчитывали среднее количество мегакариоцитов на поле зрения микроскопа при увеличении 200 (по 5 полям зрения на 4—5 срезах от одного животного).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования (см. таблицу) показали, что в селезенке наибольшее число хорошо развитых фолликулов имеют низкоракковые мыши линии С57BL/6 и беспородные ( $16,0 \pm 1,3$  и  $19,0 \pm 0,5$  соответственно). У высокоракковых линий СЗН/Не и СЗН/г этот показатель достоверно ниже, чем у низкоракковых ( $9,0 \pm 0,6$  и  $7,9 \pm 0,6$ ). У мышей линии А/НеJ содержатся преимущественно мелкие фолликулы однофазной структуры без центров размножения, хотя количество их не отличается от количества у низкоракковых инбредных мышей.

Подсчет числа фолликулов в лимфоузлах мышей всех исследованных групп показал аналогичные результаты (см. таблицу) с той разницей, что у мышей линии А/НеJ мы не могли вывести среднее значение этого показателя. Причина заключается в том, что на большей части препаратов брыжеечных лимфоузлов фолликулы либо совсем не оформлены, либо их насчитывается не более 3—5 на总面积 срез. Корковый слой лимфоузлов у этих мышей представлен плотной массой клеток, образующейся за счет сильной инфильтрации лимфоцитами. Для селезенки мышей А/НеJ также характерен стертый

Количество фолликулов на единицу площади среза и число митотирующих клеток в светлых центрах в селезенке и брыжеечных лимфоузлах

Линия	Селезенка		Лимфоузлы	
	Колич. фолликулов	Колич. митозов в светлых центрах	Колич. фолликулов	Колич. митозов в светлых центрах
Беспородные	$19,0 \pm 0,5$	$13,0 \pm 1,2$	$8,0 \pm 1,2$	$14,0 \pm 2,3$
С57BL/6	$16,0 \pm 1,3$	$11,8 \pm 1,0$	$9,1 \pm 0,1$	$11,2 \pm 0,8$
СЗН/Не	$9,0 \pm 0,6$	$24,0 \pm 5,1$	$5,7 \pm 0,7$	$14,4 \pm 1,4$
СЗН/г	$7,9 \pm 0,6$	$17,0 \pm 2,2$	$5,9 \pm 0,6$	$9,2 \pm 1,7$
А/НеJ	$13,0 \pm 2,9$	$2,0 \pm 0,6$	—	—

рисунок ткани. Вследствие диффузного расположения лимфоцитов у них плохо просматривается граница между белой и красной пульпой.

Митотическая активность в светлых центрах фолликулов в селезенке и лимфоузлах наиболее высокая у факторных мышей линии СЗН/Не, самые низкие показатели у мышей высокоракковой линии А/НеJ. У низкоракковых инбредных (С57BL/6) и беспородных мышей среднее количество митозов на один фолликул в селезенке меньше, чем у мышей линий СЗН/Не и СЗН/г. Но в отличие от последних, у низкоракковых мышей на единицу площади в селезенке приходится почти вдвое большее количество хорошо сформированных фолликулов с четкими реактивными центрами. Поэтому суммарная активность митозов на единицу площади среза у этих животных выше, чем у высокоракковых мышей.

Особую группу составляют мыши линии А/НеJ. Для них характерны гиперплазия белой пульпы в селезенке и коркового слоя в лимфоузлах, отсутствие оформленных фолликулов. Показатели для мышей этой линии (по селезенке) демонстрируют относительную ареактивность не тимусзависимого лимфоцитопоза, но не отражают его общей интенсивности, которая довольно высока, если судить по числу митозов в парафолликулярной зоне, особенно в лимфоузлах. Не удивительно, что при такой структуре лимфоузлов у мышей линии А/НеJ обнаруживается наибольшая плотность расположения лимфоцитов в корковом слое. (В селезенке плотность лимфоцитов оценивалась визуально.)

Плотность лимфоцитов в парафолликулярной зоне брыжеечных лимфоузлов следующая:

Линия	Беспородные	С57BL/6	СЗН/Не	СЗН/г	А/НеJ
Колич. лимфоцитов на поле зрения при $\times 900$	$700 \pm 14,0$	$630 \pm 8,2$	$332 \pm 6,3$	$516 \pm 6,0$	$820 \pm 16,7$

Как видим, генетически высокоракковым мышам линии СЗН (факторным и бесфакторным) свойственна самая низкая плотность лимфоцитов, в результате чего ткань лимфоузлов выглядит разреженной, местами четко обнажается ретикулярная строма. Аналогичная картина обнаруживается и в селезенке этих мышей. Можно предположить, что разреженность ткани лимфоидных органов у мышей линий СЗН/Не и СЗН/г обусловлена более интенсивным выходом лимфоцитов в циркуляцию. Некоторым подтверждением этому служит обнаруженный лимфоцитоз промежуточных синусов в лимфоузлах у 4 из 7 мышей линий СЗН/Не.

Плазматические клетки в значительном количестве встречаются только у беспородных мышей. У инбредных низкоракковых мышей линии С57BL/6 и высокоракковых линий СЗН/г зрелые плазматические клетки немногочисленны, а у СЗН/Не и А/НеJ единичны или не встречаются совсем. В мягкотных тяжах лимфоузлов у этих мышей выявляется большое количество гемоцитобластов и лимфоцитов с пиронинофильной цитоплазмой.

Попытка провести сравнительный анализ макрофагальной активности у разных групп животных оказалась безуспешной. Поскольку этот показатель подвержен большим индивидуальным колебаниям, выявить четкие линейные различия при таком количестве животных не удалось.

Подсчет количества мегакариоцитов в селезенке мышей (на одно поле зрения при  $\times 200$ ) показал следующее:

Линия	Беспородные	С57BL/6	СЗН/Не	СЗН/г	А/НеJ
Колич. мегакариоцитов	$25,0 \pm 4,5$	$21,0 \pm 4,4$	$60,0 \pm 12,4$	$80,0 \pm 10,2$	$74,0 \pm 9,5$

По этому показателю исследованные животные подразделяются на две контрастные группы, что совпадает с их подразделением и по онкологическим характеристикам. Низкораковым мышам (беспородные и линии С57BL/6) свойственно наименьшее содержание мегакариоцитов, тогда как у генетически высокораковых животных количество этих клеток резко повышено.

Как и в тимусе, в селезенке мышей линии А/HeJ повышено количество тучных клеток по сравнению с другими группами. В лимфоузлах самое большое число тучных клеток обнаруживается у мышей линии СЗН/He, локализируются они преимущественно в синусах и мягкотных шнурах.

Полученные данные свидетельствуют о существенных линейных различиях в морфологии лимфоидных органов у изученных животных, что согласуется с имеющимися в литературе [2] сведениями о наличии межлинейных различий и в иммунных реакциях у инбредных мышей. Однако лишь по количеству мегакариоцитов в селезенке исследованные животные могут быть разделены на две группы, совпадающие с их делением по онкологическим характеристикам. У высокораковых мышей (СЗН/He, СЗН/f и А/HeJ) число мегакариоцитов в 2—2,5 раза выше, чем у низкораковых (беспородных и линии С57BL/6).

Считают [3, 4], что мегакариобластная реакция в селезенке отражает активацию стволовых клеток под влиянием антигена.

Вместе с тем подобную реакцию наблюдали [4] не только при иммунном ответе, но и при неспецифических воздействиях на организм (вибрация, сильный звуковой раздражитель, магнитное поле большой напряженности). В связи с этим увеличение количества мегакариобластов в селезенке 40—50-дневных высокораковых и низкораковых мышей можно объяснить состоянием повышенной напряженности ретикуло-эндотелиальной системы у первых. Это подтверждается также наличием большого числа бластов и пиронинофильных лимфоцитов. Отсутствие плазматических антителосинтезирующих клеток предполагает в этом случае либо неантигенную природу раздражителя, поддерживающего хроническое напряжение лимфоидной системы, либо состояние толерантности к нему. Напомним, что в лимфоузлах и селезенке бесфакторных мышей линии СЗН/f плазматические клетки есть, хотя они не так многочисленны, как у беспородных животных.

Интересный материал дает сопоставление морфологических особенностей в лимфоидных органах у мышей двух генетически высокораковых линий СЗН/He и А/HeJ. Селезенка и лимфоузлы мышей линии А/HeJ отличаются генерализованным расположением лимфоидного компонента в ткани этих органов. В результате в селезенке стираются границы между белой и красной пульпой, в лимфоузлах мягкотные тяжи сливаются со структурой промежуточных синусов. Мозговое вещество лимфоузлов у этих животных сильно инфильтрировано лимфоцитами, в корковом обнаруживаются лишь немногочисленные фолликулы без развитых реактивных центров. По этим признакам мыши линии А/HeJ сходны в некоторой степени с гнотобионтными животными [5]. Но причина такого состояния лимфоидных органов у мышей А/HeJ зависит не от условий содержания, а от наследственных особенностей лимфоидной системы. Возможно, для этой группы животных характерно наряду с недостаточностью дифференцировки лимфоидного аппарата его повышенное функциональное напряжение.

У мышей линии СЗН/He, наоборот, большая интенсивность лимфоцитопоза сочетается с высокой скоростью дифференцировки и гибели лимфоцитов и с повышенной миграцией лимфоцитов в циркуляцию. Морфологическим свидетельством этого служит разреженность перипар-

териальных зон в селезенке, кортикального слоя в лимфоузлах и лимфоцитоз промежуточных синусов [6]. Однако для окончательного решения этого вопроса необходимо проведение специального исследования.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты морфологического изучения селезенки и лимфоузлов мышей линий СЗН/He, СЗН/f, А/HeJ, С57BL/6 и беспородных животных указывают на существование заметных межлинейных различий в гистоструктуре этих органов. У генетически высокораковых мышей линий СЗН/He, СЗН/f и А/HeJ увеличено содержание мегакариоцитов в селезенке, что отражает состояние повышенной реактивности ретикуло-эндотелиальной системы у этих животных. Мыши линии СЗН/f, не содержащие вирус Биттнера, отличаются от сингенных факторных мышей линии СЗН/He и мышей линии А/HeJ присутствием плазматических клеток в тканях селезенки и брыжеечных лимфоузлов. Мыши высокораковых линий СЗН/He и А/HeJ, сходные по частоте возникновения опухолей молочной железы, различаются между собой по интенсивности лимфоцитопоза в лимфоидных органах и, по-видимому, по скорости дифференцировки лимфоцитов.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
3/III 1975

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеева Г. В., Юнкер В. М., Грунтенко Е. В. 1976. Сравнительная морфология тимико-лимфатического аппарата у некоторых инбредных и беспородных мышей. Сообщение 1. Гистоструктурные особенности тимуса мышей линий СЗН/He, СЗН/f, А/HeJ, С57BL/6 и беспородных мышей.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 139—144.
2. Бубашвили М. Е., Исина Х. М. 1971. Сравнительная характеристика иммуногенеза у инбредных мышей разных линий.—В кн.: Биология лабораторных животных, вып. 3, М., с. 148—152.
3. Ковалевский Г. В. 1972. К функциональной морфологии лимфатических узлов.—В кн.: Клеточные основы иммунитета. Новосибирск, «Наука», с. 104—111.
4. Васильев Н. В., Гербек Г. В. 1972. О преемственности реакции средних лимфоцитов и клеток плазматического ряда в ответе лимфоидной ткани на антигенный стимул.—В кн.: Клеточные основы иммунитета. Новосибирск, «Наука», с. 94—96.
5. Хлыстова З. С., Осипова Э. А., Душкин В. А. 1971. Морфология органов ретикуло-эндотелиальной системы у безмикробных крыс линии «Вистар».—В кн.: Биология лабораторных животных, вып. 3, М., с. 175—180.
6. Ковалевский Г. В. 1970. Лимфоцитоз синусов как своеобразная реакция лимфатических узлов на антигенную стимуляцию.—ЖМЭИ, 1, 89—94.

G. V. Alexeeva, V. M. Yunker, E. V. Gruntenko  
COMPARATIVE MORPHOLOGY  
OF THE THYMO-LYMPHATIC APPARATUS  
IN SOME INBRED AND RANDOM-BRED MICE.  
COMMUNICATION 2. MORPHOLOGY  
OF THE SPLEEN AND LYMPH NODES IN THE СЗН/He,  
СЗН/f, А/HeJ, С57BL/6 AND RANDOM-BRED MICE

Strain differences were established with respect to the morphology of the spleen and lymph nodes in some inbred and random-bred mice. Characteristic for the high mammary tumour strains of mice (СЗН/He, СЗН/f; А/HeJ) increased content of megakaryocy-



tes in the spleen as compared to the low cancer strains of mice (C57BL/6 and random-bred). In the lymph nodes and spleen of C3H/He, A/HeJ mice only single plasmatic cells occur. In C3H/f mice, free of the Bittner's virus, plasmatic cells are always present. In C3H/He mice intense lymphocytopenia is associated by thinning of the cortical layer in lymph nodes and periarterial zones of the spleen.

УДК 575:591.16

Н. А. СОЛОВЬЕВА, Д. В. КЛОЧКОВ, Л. А. СЕМЕНОВА

## НАРУШЕНИЕ ВОСПРОИЗВОДИТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ И ДРУГИЕ ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ У КРЫС С НАСЛЕДСТВЕННОЙ ГАЛАКТОЗЕМИЕЙ

Скармливание крысам богатого галактозой рациона приводит к индукции ферментов печени, превращающих галактозу в глюкозу, которая сменяется стойкой репрессией их. На фоне падения активности этих ферментов у животных развиваются явления галактоземии: катаракты, задержка роста, увеличение печени и лимфоидных органов [1, 2]. Крысы обладают разной чувствительностью к «галактоземическому» действию рациона, богатого галактозой. У одних животных катаракты развиваются на 7—14-й день, у других — только на 28—35-й [3]. Путем инбридинга крайних по отношению к галактозе животных созданы сублинии крыс, высокочувствительных к повреждающему действию галактозы и устойчивых к галактоземическому эффекту этого субстрата. В печени и гемолизате крови чувствительных к галактозе животных активность галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы (КФ 2.7.7.12) резко снижена по сравнению с устойчивыми. При содержании этих животных на обычном лабораторном рационе, без богатого галактозой корма, у них наблюдалось спонтанное развитие признаков галактоземии: патологические изменения в хрусталике, увеличение печени, лимфоидных органов и др. Исследование высшей нервной деятельности показало, что у таких крыс снижена способность к долговременному хранению навыков [4]. Таким образом, у животных впервые получена наследственно детерминированная галактоземия, по основным признакам подобная этому тяжелому заболеванию у человека.

У части самок галактоземической сублинии нарушен эстральный цикл, что проявляется в изменении его регулярности и резком удлинении диэструса [3].

Исследованиями последних лет вскрыта сложная система оптико-гипофизарной регуляции воспроизводительной функции животных. Установлено, что фотопериодические стимулы через эту систему влияют на воспроизводительные процессы у животных [5—9]. При постоянном освещении у крыс нарушается нормальная половая цикличность и возникает состояние перманентного эструса [10].

В настоящей работе исследована воспроизводительная функция крыс галактоземической и устойчивой к галактозе сублиний и влияние световых воздействий на эту функцию. Изучены иные патологические явления, сопровождающие галактоземию у животных.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эксперименты проводили на 2—2,5-месячных самках (вес 150—180 г) галактоземической и устойчивой к галактозе сублиний крыс линии Вистар [2]. Крыс содержали в двух клетках, по 14 животных в каждой. На протяжении всего опыта у самок брали

влагалищные мазки. После двухнедельного пребывания в комнате с нормальным освещением (14 ч — свет, 10 ч — затемнение) их помещали в условия постоянного освещения, которое осуществляли электрическими лампами накаливания мощностью 300 Вт. Освещенность у основания клетки составляла ~300 люкс. Крысы находились при постоянном освещении в течение 30 дней. После месячной световой экспозиции по 4—5 самок рассаживали в отдельные клетки и к каждой группе подсаживали по 3 самца. При обнаружении в половых путях самок сперматозоидов крыс забивали обезглавливанием. Матку, яичники, гипофиз и эпифиз взвешивали, определяли в яйцеводах число яйцеклеток и подсчитывали число их по методу Роуланда [10]. Изменения в глазах животных исследовали с помощью офтальмоскопа марки ЭО-61: в проходящем свете просматривали или которые погибали, брали для гистологического исследования глаза, печень, почки, надпочечники, тимус, ткань больших полушарий головного мозга, а также аденомы молочных желез и опухолевидные разрастания слюнных и потовых желез, бронхо-легочные и желудочные кисты, которые встречались главным образом у крыс галактоземической сублинии. Органы и ткани фиксировали 10%-ным нейтральным формалином и заливали в парафин. Срезы толщиной 5 мк окрашивали гематоксилин-эозином, толуйдиновым синим (при pH=5,6) и комбинированным методом: коллоидное железо — ШИК-гематоксилин.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительное 15-дневное исследование эстрального цикла у крыс в условиях нормального естественного освещения показало, что из 14 самок галактоземической сублинии 3 находились в состоянии длительного диэструса. Остальные самки не отличались по этому признаку от животных сублинии, устойчивой к галактозе: продолжительность эстрального цикла у таких самок обеих групп составляла 1—2 дня.

При помещении самок в условия постоянного освещения продолжительность эструса у них увеличивалась (рис. 1). У самок галактоземической сублинии перманентный эструс начинался раньше и был более длительным, чем у самок устойчивой к галактозе сублинии. У 3 самок галактоземической сублинии, которые при нормальном освещении находились в состоянии диэструса, в условиях месячной световой экспозиции появлялись эструсы: однократный, продолжительностью 1

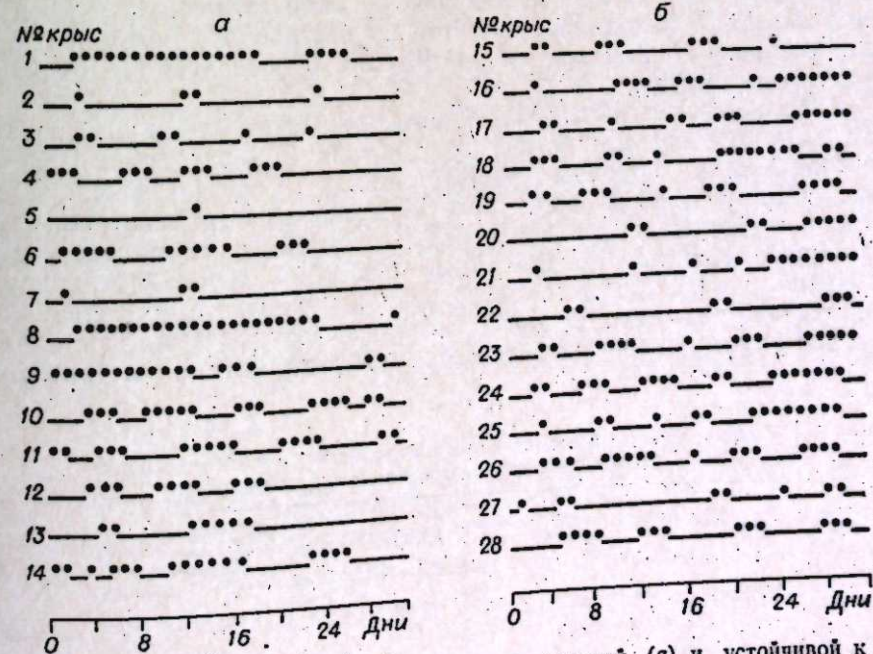


Рис. 1. Эстральный цикл у крыс галактоземической (а) и устойчивой к галактозе (б) сублиний.

..... эструс; — остальные стадии эстрального цикла.

Таблица 1

Развитие перманентного эструса у животных в условиях постоянного освещения

Сублинии крыс	Всего животных	Число животных в состоянии перманентного эструса в период	
		с 1-х по 15-е сутки, %	с 16-х по 30-е сутки, %
Устойчивая к галактозе	14	7,14 ± 6,86	57,1 ± 13,23
Галактоземическая	14	57,10 ± 13,23 $p < 0,01$	7,1 ± 6,86 $p < 0,01$

день у самки № 5, двукратный, продолжительностью 1 и 2 дня у самки № 7 и пятидневный у самки № 13 соответственно (см. рис. 1). У крыс линии, устойчивой к галактозе, в первые дни постоянного освещения продолжительность эструса лишь слегка увеличивалась, не превышая в большинстве случаев трех дней. Перманентный эструс у крыс этой группы наступал только во второй половине месячной световой экспозиции, когда у галактоземических самок он уже прекращался (см. рис. 1, табл. 1). После месячной световой экспозиции самок рассаживали по 4—5 в клетку и к ним подсаживали по 3 самца. В течение 20 дней из 14 устойчивых к галактозе самок 10 было покрыто самцами. При вскрытии и исследовании яйцеводов у 6 из них обнаружены яйцеклетки — в среднем по 6,5 на самку. Из 14 самок галактоземической сублинии только 6 было покрыто самцами и лишь у одной из них в яйцеводах обнаружено 7 яйцеклеток (табл. 2).

Ранее было показано, что скормливание богатого галактозой рациона крысам исходной популяции линии Вистар ведет к индукции ферментов, превращающих галактозу в глюкозу, которая сменяется стойкой репрессией их [1, 2]. На фоне такой репрессии не только развиваются признаки галактоземии (катаракты, задержка роста и др.), но также нарушается воспроизводительная функция [2]. Так, в типичном эксперименте из 9 самок, получавших богатый галактозой рацион в течение месяца, 5 находились в состоянии постоянного диэструса и, хотя были ссажены с самцами, на протяжении 6 последующих месяцев не принесли потомства.

У большинства животных галактоземической сублинии возникают катаракты и иные патологические явления в хрусталике. Последние морфологически подобны развивающимся у неселекционированных крыс, длительно получавших богатый галактозой рацион. При таком рационе в первые четыре дня у крыс исходной линии Вистар развивалась «шагреновость» (разноцветные блики на хрусталике); начиная с четвертых суток, в хрусталике появлялись округлые образования, напоминающие пузырьки, которые сменялись катарактами. Такие же поражения хрусталика — шагреновость, пузырьки, катаракты (рис. 2) мы

Таблица 2

Спаривание и процесс овуляции у животных после месячного пребывания в условиях постоянного освещения

Сублинии крыс	Всего животных	Покрыто самок, %	Обнаружено самок с яйцеклетками в яйцеводах, %
Галактоземическая	14	42,85 ± 13,22	7,14 ± 6,88
Устойчивая к галактозе	14	76,42 ± 11,34 $p > 0,05$	42,85 ± 13,22 $p < 0,02$

регистрировали у 92% животных галактоземической сублинии (табл. 3). Сравнительное морфологическое изучение глаз у животных чувствительной и устойчивой к галактозе сублиний (в возрасте от 1 до 4 мес.) показало, что у крыс галактоземической сублинии, начиная с четырехмесячного возраста, увеличиваются плотность и размеры ядра хрусталика и при микроскопическом исследовании определяется его слоистое помутнение. Часто ядро становится настолько плотным, что с трудом поддается резке на микротоме. Уплотнение и слоистое помутнение хрусталика можно расценивать как проявление слоистой катаракты. У животных галактоземической сублинии значительно чаще, чем у крыс, устойчивых к галактозе, возникали доброкачественные опухоли сальных и потовых желез кожи, врожденные аномалии развития бронхов, с образованием бронхо-легочных кист (рис. 3), и неправильная закладка желез в стенке желудка, приводящая к коликистозу желудка (рис. 4, а, б), а также микрофтальм (рис. 5, табл. 4).

Поскольку при опухолях придатков кожи и особенно при бронхо-легочных кистах и поликистозе стенок желудка происходит накопление железистого секрета (из-за атрезии выводных протоков), у животных возникали хронические воспалительные процессы, приводящие к множественным абсцессам в коже и подкожной клетчатке, в легких и к спайчному перитониту, с развитием непроходимости кишечника. Животных этой сублинии гибли примерно в 4 раза больше, чем животных устойчивой к галактозе сублинии (см. табл. 4). По данным некоторых авторов, и детям-галактоземикам присущи некоторые патологические явления, не вытекающие, казалось бы, из патогенеза галактоземии. Так, Ши, Гарвей и др. [11] отмечали, что дети с наследственной галактозе-

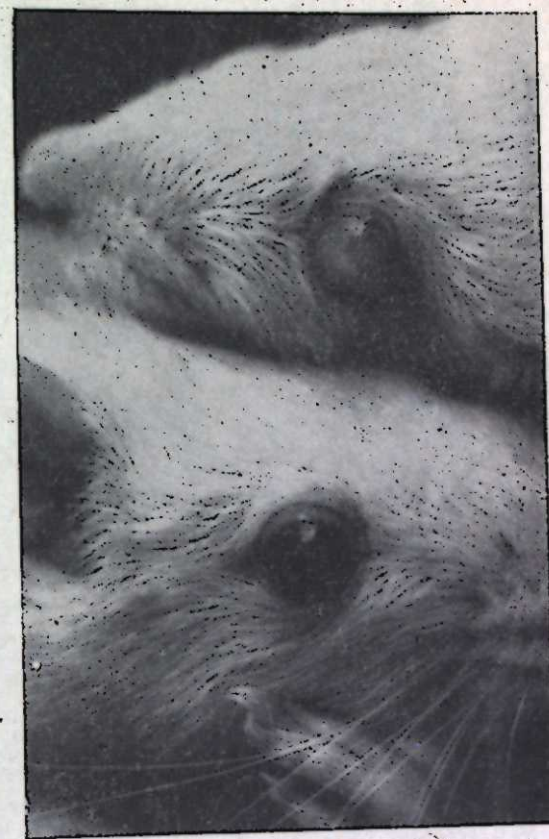


Рис. 2. Крысы галактоземической сублинии со спонтанной катарактой.

Таблица 3

Патологические явления в глазах 3—8-месячных крыс галактоземической и устойчивой к галактозе сублиний (F<sub>5</sub>—F<sub>9</sub>).

Сублинии животных	Число крыс	Катаракты	Пузырьки	Шагреновость	Всех животных с изменениями в глазах, %
Устойчивая к галактозе	260	1	1	38	14,81 ± 2,15
Галактоземическая	437	66	210	127	92,20 ± 0,64 $p < 0,001$



Рис. 3. Аномалия развития бронхов в нижней доле легкого у крысы галактоземической сублинии. Бронх представлен почти неветвящейся широкой полостью; легочная паренхима безвоздушна (врожденный ателектаз). Окраска гематоксилин-эозином,  $\times 40$ .

мией часто погибают от энтеритов и воспаления легких. Робертсон указывал на корреляцию между билиарной атрезией и гетерозиготностью по галактоземии [12].

Накапливающийся в тканях галактоземиков галактозо-1-фосфат тормозит активность ряда ферментов, ответственных за энергетические и биосинтетические процессы, в частности фосфоглюкомутазу, глюкозо-6-фосфатдегидрогеназу [13—15]. Все патологические явления, возникающие при галактоземии у крыс, могут быть следствием отбора по гену, который ответствен за повышенную чувствительность животных к действию галактозы, индуцирующему ферменты галактозного метаболизма (и позднее репрессирующему их). Если допустить, например, что у крыс галактоземической сублинии в клетках тканей глюкозо-6-фос-

Таблица 4

Частота встречаемости патологических явлений и гибель крыс галактоземической и устойчивой к галактозе сублиний

Патологические явления и гибель животных	Сублинии крыс			
	устойчивая к галактозе (I)		галактоземическая (II)	
	животные с нарушениями	% от общего количества	животные с нарушениями	% от общего количества
Всего животных . . .	379		530	
Аномалии развития органов:				
кишечника . . . . .	0	0,52 $\pm$ 0,37	15	3,39 $\pm$ 0,79 $p(1-11) < 0,001$
легких . . . . .	0		2	
молочной железы	2		1	
Дерматит . . . . .	6	1,58 $\pm$ 0,64	29	5,47 $\pm$ 0,98 $p(1-11) < 0,001$
Микрофтальм . . . . .	0		4	0,75 $\pm$ 0,37
Тремор . . . . .	0		3	0,56 $\pm$ 0,32
Погибло животных за 4 месяца . . . . .	6	1,58 $\pm$ 0,64	35	6,6 $\pm$ 1,07 $p(1-11) < 0,001$



Рис. 4. Аномалии развития желез желудка у крыс галактоземической сублинии.

а) В мышечном слое и субсерозном отделе желудка (нижнеправая часть фотографии) видны множественные полости железистых кист. Окраска гематоксилин-эозином,  $\times 40$ ; б) Кистозно-расширенные железы в мышечном слое желудка выстланы цилиндрическим эпителием, в просвете кист видны скопления слизистых клеток и жидкий секрет. Окраска гематоксилин-эозином,  $\times 100$ .

фатдегидрогеназа или фосфоглюкомутазы тормозится избытком галактозо-1-фосфата, то плейотропный эффект такого гена понятен, и это может быть причиной разнообразных патологических явлений у таких крыс.

Тем не менее токсическое действие галактозо-1-фосфата может быть не единственной причиной сопутствующих галактоземии патологических явлений. Нельзя исключить, что при отборе на чувствительность к повреждающему действию галактозы происходит отбор и по иным свойствам (и генам), которые обеспечивают развитие патологических симптомов. Это может быть повышенная чувствительность к факторам, ответственным за аномалии развития и гиперплазии, за снижение плодовитости и др.

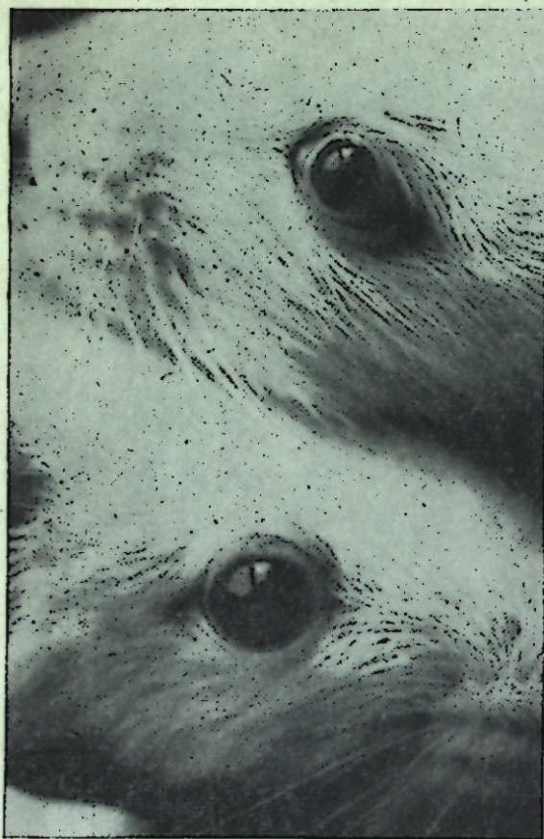


Рис. 5. Животное галактоземической сублинии с микрофтальмом (сверху).

Таким признаком, скоррелированным с падением активности галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы может быть и определенный эндокринологический статус, возникающий в результате изменения активности какой-то одной из интегрирующих эндокринных систем (гипоталамус, гипофиз). О такой возможности свидетельствует различная чувствительность крыс галактоземической и устойчивой к галактозе сублинии к световым воздействиям, эффект которых реализуется через эндокринную систему [5, 6].

Свет индуцирует падение активности ферментов эпифиза, ответственных за синтез мелатонина — гормона этой железы, который обладает антигонадотропным действием [16, 17]. Возбуждение зрительных рецепторов через гипоталамус тормозит в эпифизе синтез серотонин-N-ацетилтрансферазы, фермента, который катализирует синтез

N-ацетилсеротонина из серотонина. N-ацетилсеротонин служит предшественником мелатонина, который образуется в результате его метилирования [16]. Подавление светом эндокринной функции эпифиза обеспечивает активацию воспроизводительной функции, а длительное световое воздействие ведет, в частности, к перманентному эструсу [6].

Самки галактоземической сублинии оказались более чувствительными к непрерывному освещению, чем самки устойчивой к галактозе сублинии: перманентный эструс у них наступал раньше и продолжался значительно дольше (см. рис. 1 и табл. 1). Очевидно, у крыс галактоземической сублинии секреция эпифизом мелатонина под действием света тормозится и раньше, и сильнее.

Косвенный отбор по генам, ответственным за продукцию гормонов (или за чувствительность к ним), в свою очередь, может вести к множественным сложным эффектам и, в частности, к тем, которые сопровождают наследственную галактоземию у крыс.

Институт цитологии и генетики  
СО АН СССР,  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
2/III 1976

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Салганик Р. И., Соловьева Н. А. 1972. Индукция галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы в печени крыс под действием галактозы и экспериментальная галактоземия. — *Вопр. мед. химии*, 18, 4, 72—75.

2. Салганик Р. И., Соловьева Н. А., Древич В. Ф. 1973. Индукция ферментов, превращающих галактозу в глюкозу в печени животных, под действием галактозы. — *Докл. АН СССР*, 209, 2, 489—491.
3. Соловьева Н. А., Морозкова Т. С., Салганик Р. И. 1975. Получение сублинии крыс с признаками наследственной галактоземии. — *Генетика*, XI, 5, 62—72.
4. Елсеева А. Г., Соловьева Н. А., Морозкова Т. С. 1975. Исследование высшей нервной деятельности крыс, обладающих признаками наследственной галактоземии. — *Генетика*, XI, 5, 72—81.
5. Benoit J. 1964. The structural components of the hypothalamohypophyseal pathway with particular reference to photostimulation of the gonads in birds. — *Ann. New York Academic Sci.*, 117 (1), 23—35.
6. Reiter R. J., Gandy J., Ellison U. M. 1970. Interaction of photic and olfactory stimuli in mediating pineal induced gonadal regression in adult female rats. — *Gen. Comp. Endocrinol.*, 15 (2), 326—334.
7. Axelrod J. 1970. The pineal gland. — *Endeavour*, 29, (108), 144—148.
8. Wurtman R. J. 1967. Effect of light and visual stimuli on endocrine function. — *Neuroendocrinology*.
9. Scharrer E. 1964. Photo-neuro-endocrine systems. General concepts. — *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 117, 13—22.
10. Rowlands J. W. 1944. The production of ovulation in the immature rats. — *J. Endocrinol.*, 3 (4), 384.
11. Shih W., Harvey M. D., Beutler E., Mac Creadyk A., Isselbacher M. D., Levy H. D. et al. 1971. Galactosemia; screening of new — *Aerous in Massachusetts. New Engl. J. Med.*, 284—573.
12. Robertson A. F. 1965. Case report the coincidence of biliary atresia and the heterozygous state of galactosemia. *Pediatrics*, 35, 1008.
13. Kalckar H. M. 1960. Hereditary defects in galactose metabolism in man and microorganisms. *Federation proc.*, 19, 4, 984.
14. Хорст А. 1967. Галактоземия, в кн.: «Молекулярная патология», М., «Медицина», 182 с.
15. Schwarz V., Golberg L., Komrower G. M., Hölzel A. 1956. Some disturbances of erythrocyte metabolism in galactosemia. — *Biochem. J.*, 62, 34.
16. Klein D. C., Berg L. R., Weller J. 1970. Melatonin synthesis adenosine 3,5-monophosphate and norepinephrine stimulate N-acetyltransferase. — *Sci.*, 168, 3934, 979.
17. Klein D. C., Weller G. 1970. Indole metabolism in the pineal gland, a circadian rhythm in N-acetyltransferase. *Sci.*, 169, 3950, 1093.

N. A. Solovyeva, D. V. Klotchkov, L. A. Semenova

#### IMPAIRMENT OF THE REPRODUCTIVE FUNCTION AND OTHER PATHOLOGICAL EVENTS IN RATS WITH HEREDITARY GALACTOSEMIA

Pathological changes of the lens were observed in 92% of rats of a galactosemic substrain.

In rats of this substrain, besides characteristic signs of galactosemia (pathological changes of the lens, increase of weight of the liver and spleen) there develop a set of pathological symptoms evidencing impaired function of the endocrine system and developmental anomalies. Thus, females of the galactosemic substrain exposed to continuous illumination permanent estrous started much early and lasted longer than in rats of a control substrain.

In rats of the galactose-sensitive substrain the frequencies of the abnormal development of the gastric, intestinal gland and bronchi were elevated. The pathological event observed may be result of the toxic effect of galactose-1-phosphate and galactitol, which may accumulate in the tissues of rats of the galactosemic substrain, because of the decreased activity of galactose-1-phosphateuridylyltransferase.

The pathological events observed may be produced by some other factors than the metabolic products of galactose. It cannot be excluded that in the course of selection for sensitivity to the pathological effect of galactose, there occurs a selection for other genes which provides the development of pathological symptoms.

## ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-корр. *М. Ф. Жуков*

Заместитель главного редактора

д-р физ.-мат. наук *В. Г. Дулов*

### РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-корр. *И. А. Терсков*, д-р биол. наук *В. Ф. Альтергоф*, д-р биол. наук *А. С. Исаев*, акад. *Д. К. Белаяев*, д-р с.-х. наук *Р. В. Ковалев*, д-р биол. наук *И. Ю. Коропачинский* (ответственный секретарь), чл.-корр. *Ф. Э. Реймерс*, д-р биол. наук *Р. И. Салганик*, д-р биол. наук *В. В. Хвостова* (зам. ответственного редактора), канд. биол. наук *Б. С. Юдин*

Адрес редакции: 630099, Новосибирск, 99, ул. Советская, 18, комн. 331, тел. 22-00-44

Редактор *Т. Б. Мелкозерова*

Художественный редактор *Э. С. Филонычева*

Технический редактор *И. М. Бурлаченко*

Корректоры *С. В. Блинова*, *С. Ф. Липинская*

Сдано в набор 31 мая 1976 г. Подписано к печати 18 августа 1976 г. МН 02077. Формат 70×108<sup>1/16</sup>. Бумага типографская № 2. 10 печ. л., 14 усл.-печ. л., 14,5 уч.-изд. л. Тираж 1520 экз. Заказ 161. Цена 70 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18, 4-я типография издательства «Наука», 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

УДК 551.56

О проблеме мелиорации климата в богарном земледелии юга Западной Сибири и Северного Казахстана. Гуляев О. С. «Изв. СО АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 3—10.

В статье рассматривается современное состояние теории и практики мелиорации климата в богарном земледелии одного из крупнейших зерновых районов страны. Материалы исследований автора обобщены с литературными данными по оценке использования ресурсов увлажнения в зерновом хозяйстве региона на разных уровнях мелиорации климата. Показаны географические особенности влияния агротехнических приемов на тепловой и водный режимы поля яровой пшеницы, а также необходимость разработки теории и практики тепловых мелиораций в богарном земледелии. Намечены пути решения этой проблемы. Рис. 1, табл. 1, библ. 18.

УДК 631+551.582

Некоторые особенности температурного режима зональных почв среднетаежного Приобья. Азьмука Т. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 10—19.

Рассмотрен термический режим почв территории Приобья в динамике в зависимости от условий аэроклимата и физических свойств почвы. Освещены вопросы термических ресурсов на поверхности и в пахотном слое почвы, запасы тепла и холода на различных глубинах. Установлена связь между показателями термического режима почв и агроклиматическими условиями производства сельскохозяйственных работ. Рис. 3, табл. 3, библ. 9.

Некоторые причины развития ирригационной эрозии. Дремайлова Л. М. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2, с. 19—22.

Применяемые для полива овощных культур на склонах дальнеоструйные дождевальные установки вызывают сильный смыл почвы — не менее 3 т/га за каждый час полива. Причинами столь значительного смыва являются высокая норма полива этих установок, низкий коэффициент равномерности дождя, сильное влияние ветра на равномерность полива. Поэтому для полива на склонах лучше применять короткоструйные и среднеоструйные дождевальные установки. Табл. 1, библ. 1.

УДК 581.12

Динамика растворимых углеводов в растениях ячменя в период вегетации. Наумов А. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 23—28.

В настоящей работе описано изменение содержания растворимых углеводов в ячмене в различных условиях и его связь с динамикой роста растений. Полученные данные служат экспериментальным материалом для проверки математической модели роста растения. Рис. 2, табл. 1, библ. 13.

УДК 519.264.12:578.087.1

О некоторых коэффициентах межвидовой сопряженности. Ефимов В. М. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 28—30.

Рассмотрены некоторые меры межвидовой сопряженности. Коэффициент Брауэ — Пирсона и коэффициент, основанный на теории информации, дают хорошие результаты; ТКД-коэффициент некорректен. Библ. 5.

УДК 63:64.1.4

О формах азота в черноземах Западной Сибири. Гамзиков Г. П., Кочегарова Н. Ф. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 31—39.

Черноземам Западной Сибири, в сравнении с европейскими аналогами, свойственно повышенное содержание негидролизуемой фракции азота, более низкое трудногидролизуемой, гидролизуемой фракций и минерального азота. Запасы нитратного азота перед посевом довольно четко отражают агротехнические фоны и вынос элемента растениями в течение вегетации. В отличие от  $N-NO_3$  содержание обменного аммония и легкогидролизуемого азота при кислотном и щелочно-перманганатном гидролизе почв не может служить критерием диагностики азотного питания растений. Рис. 2, табл. 4, библ. 22.

УДК 577.472.12

Особенности распределения органического вещества в осадках придельтовых пространств (Селенгинское мелководье озера Байкал). Выхристюк Л. А., Лазо Ф. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 40—47.

Приводятся новые данные о качественном составе органического вещества (гуминовые кислоты, растительные пигменты; легкогидролизуемые компоненты ОВ). Рассматриваются особенности распределения ОВ в донных отложениях, формирующихся в условиях повышенных темпов накопления осадков на примере Селенгинского мелководья.

Рис. 4, табл. 4, библ. 10.

УДК 581.526.655

Генезис высокогорных флор Сибири. Малышев Л. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, Сер. биол. наук, вып. 2, с. 47—55.

Последние 20 лет ознаменовались прогрессом в изучении высокогорных флор Сибири. Экологический подход, математическая обработка данных и карнологический анализ флоры плодотворны для расшифровки генезиса флоры. Они позволяют расшифровать тенденции в историческом становлении высокогорных флор в связи с историей рельефа и климатами прошлого. Выявлены основные направления в формировании растительного покрова сибирских высокогорий в плейстоцене и голоцене. Библ. 20.

УДК 582.893.581.845:551.522.5

Анатомо-морфологическое строение листа сибирских представителей рода *Vipleurum* L. в связи с интродукцией. Соболевская К. А., Тюрина Е. В., Израильсон В. Ф. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 55—63.

В статье приведены данные анатомо-морфологического строения листа пяти сибирских видов рода *Vipleurum* L.—*V. aureum*, *V. mullinerve*, *V. scorzonifolium*, *V. pusillum*, *V. bicaule*. Анатомические и морфологические особенности строения листовой пластинки сибирских видов родов *Vipleurum* определены всем ходом экологической эволюции и современными условиями произрастания видов. В анатомической структуре листовой пластинки *V. mullinerve* сочетаются мезофитные и ксерофитные признаки. Этот вид сравнительно легко вводится в культуру и обладает высокой биологической продуктивностью. *V. bicaule*, *V. pusillum* — ксерофиты, как узкоспециализированные виды не дали положительных результатов в культуре. Рис. 2, табл. 2, библ. 17.

УДК 581.526.55

Количественный анализ динамики вторичных сообществ в зоне южной тайги Средней Сибири (Нижнее Приангарье). Ронгинская А. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 63—70.

Проведен количественный анализ изменения структуры травяного покрова и поведения доминирующих видов в двух сообществах березовых лесов и на лесном лугу при разных режимах его использования (сенокосение, удобрение, заповедный режим). Использованы методы среднего расстояния и автокорреляции. Установлено, что тип изменения обилия доминирующих видов на лесном лугу определяет скорость сукцессионных процессов сообществ. При преобладании осцилляций изменения в структуре приводят к относительной стабилизации сообщества, циклические же изменения обуславливают сукцессионные перестройки. Травяной покров березовых лесов отличается небольшим размахом флюктуационных изменений. Для поведения доминирующих видов характерны в равной мере как осцилляции, так и циклические изменения. Библ. 3.

УДК 581.145:581.3:581.46

Трехдомность и половой триморфизм свободноягодника колючего. Елумеев Э. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 70—75.

Установлено, что *Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.—трехдомное растение. Его тычиночным, пестичным и обоеполым цветкам, как и особям разного пола, свойственны определенные морфологические, биологические, физиологические и анатомические особенности, что является проявлением полового триморфизма.

Диагностика пола растений осуществима на протяжении всего года: до цветения — по текстуре листовых черешков, в период цветения — по достаточно резко различающимся цветкам разных половых форм и в безлистном состоянии — по отсутствию у мужских экземпляров и наличию у женских особой ножки зонтиков и части плодов, сохраняющихся до весны следующего года. Табл. 2, библ. 10.

УДК 582.478

К изучению продуктивности и химического состава *Stellera chamaejasmae* L. Осипов К. И., Резанова О. И., Найдакова Ц. А., Николаева Г. Г., Снегирева Т. А., Кузьмин В. К. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 75—79.

В статье приведены результаты исследования содержания физиологически активных веществ *Stellera chamaejasmae* L. и определены ее биологические запасы в Боргойской степи Бурятской АССР. Рис. 1, табл. 3, библ. 25.

УДК 634.0.12

Связь устойчивости лиственницы сибирской к зеленому пилильщику с ее ростом и содержанием фенольных веществ. Федорова А. И., Гагулаева А. П. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 80—85.

Среди посадок лиственницы сибирской в год нападения *Pristiphora wesmaeli* Tschb. выделены следующие группы особей: устойчивые, или иммунные, к пилильщику; относительно устойчивые; промежуточные; неустойчивые. Изучены их морфологические и некоторые биохимические признаки в год заселения и после затухания очага вредителя. Показано, что иммунитет отдельных особей лиственницы к поражению тем или иным вредителем есть многофакторная система, которая зависит от внутренних и внешних причин.

Установлено, что непоражаемость отдельных особей лиственницы зеленым пилильщиком связана с накоплением фенольных веществ и смол. В то же время меньшая повреждаемость других экземпляров имеет прямую связь с быстротой роста. Наиболее сильно поражаются пилильщиком быстрорастущие экземпляры (неустойчивые), которые характеризуются большей обводненностью тканей ауксибласт и большим количеством синтезирующихся в побегах индольных ауксинов.

УДК 576.8.77

Энтомофильные грибы вредителей защитных лесных полос Кулундинской степи. Кальвинш Т. К. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 85—89.

Изучали микрофлору погибших особей *Nematus* sp., *Pamphilus vafer* L., *Semiothisa liturata* Cl., *Phalera bucephala* L., *Euproctis karghalica* Moore — массовых вредителей лесных полос Кулундинской степи. Из 366 экземпляров выделено 215 штаммов грибов, относящихся к 9 родам. С помощью биопроб установлено, что *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuill., *B. tenella* (Del.) Siem., *Paecilomyces farinosus* (Dicks. ex Fr.) Brown. et Smith, *Aspergillus wentii* Wehmer, *Gliocladium roseum* (Lk.) Bainier, *Fusarium gibbosum* Appel et Wr. em. Bilai var. *bullatum* (Sherb.) Bilai, *F. javanicum* Koord., *F. oxysporum* Schlecht. em. Snyder et Hans., *F. oxysporum* Schlecht. em. Snyder et Hans. var. *orthoceras* (Appel et Wr.) Bilai, *F. sambucinum* Fuck. var. *minus* Wr., *F. semitectum* Berk. et Rav., *Tricholothecium roseum* Lk. ex Fr. являются энтомопатогенами и могут принимать участие в регуляции численности насекомых. Все виды грибов впервые выделены из указанных вредителей. Табл. 2, библ. 14.

УДК 634.0.411.631.37

Авиационно-бактериологическая борьба с сибирским шелкопрядом в горных лесах Тувы. Машанов А. И., Гукасян А. Б., Кобзарь В. Ф., Олех С. А., Сергеева В. Л. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 90—95.

В статье показано, что использование бактериального препарата инсектина в горных условиях Тувинской АССР в защите леса от вредителя сибирского шелкопряда в смеси с сублетальной концентрацией хлорофоса, а также с соляровым маслом повышает эффективность воздействия бактериального препарата. При этом снижается норма расхода препарата на единицу обрабатываемой площади. Рис. 1, табл. 3, библ. 13.

УДК 577.95 : 535.247.4

Микрофотометрический анализ чешуи некоторых пресноводных рыб. И. А. Терсков, Е. В. Ваганов, В. В. Спиридов. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 95—103.

Предлагается методика микрофотометрического исследования морфологических особенностей чешуи рыб на основе автоматической записи рефлектограмм отдельных чешуй и числовых расчетов по ним. Показана возможность получения осредненных гистограмм межсклеритных расстояний для отдельных годовичных колец чешуи как характеристик особенностей сезонного роста рыбы. Рис. 7, библ. 18.

УДК 611.86 : 597

Морфологическое изучение обонятельного органа байкальского омуля. Сухачев В. А., Назаров Л. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 103—107.

На 32 половозрелых экземплярах байкальского омуля изучено строение обонятельного органа. Описан носовой аппарат. В обонятельном эпителии кроме первичной складчатости (до 20 складок на одну розетку) обнаружена вторичная. Размеры обонятельных лукович и переднего мозга относятся как 1:2. Изучены форма и объем обонятельных мешков. Отмечена некоторая тенденция к увеличению объема аксессуарных мешков с ростом линейных размеров рыбы. С диаметром зрачка объем обонятельных мешков не коррелирует. Большая поверхность обонятельного эпителия (180 мм<sup>2</sup>) и еще большая поверхность сетчатки глаза (470 мм<sup>2</sup>) обуславливают относительно низкий экологический коэффициент — 38,3%. Несмотря на это есть основания отнести данный вид к типичным макросматикам. Рис. 5, библ. 19.

УДК 58.07; 576.809.54

Устойчивость аднаспор гриба *Emmonsia crescens* Emmons et Jellison к биотическим факторам. Шарапов В. М. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 107—111.

Изучали толерантность аднаспор гриба *E. crescens* в желудочно-кишечном тракте птиц мифагов трупоедов. Легкие с дозированным количеством аднаспор гриба добавляли в пищевой рацион 14 видов жуков (*Necrodes littoralis* L., *Nicrophorus investigator* Zett., *N. vespillo* L., *Silpha obscura* L., *S. carinata* Hbst., *Pterostichus versicolor* Sturm., *P. cupreus* L., *P. niger* Shall., *Carabus nitens* L., *C. regalis* Fish., *C. granulatus* L., *C. arcensis* Hbst., *C. henningi* F.—W., *Broscus cephalotes* L.) и 4 видов птиц (*Bubo bubo* L., *Asio flammens Pontoppidan*, *Lanius excubitor* L., *Falco tinnunculus* L.). В экскрементах, погадках и остатках пищи определяли наличие аднаспор и их жизнеспособность. Опытами установлено, что пищеварительный сок наиболее сильно влияет на аднаспоры у жуков (лизис клеток), менее — у птиц. У птиц на первом месте по разрушающему действию стоит механический фактор. В их мускулистом желудке в результате тщательного спрессовывания и перетирания твердых частей пищи происходит разрушение большинства аднаспор и их эвакуация с погадками и экскрементами. Обсуждается значение трофических цепей в циркуляции гриба в природе.

Библ. 11.

УДК 575.125

Активность некоторых ферментов у гетерозисных гибридов кукурузы и их исходных линий. Соколов В. А., Мертвецов Н. П., Костюк В. Г. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 112—116.

Изучались активность и изозимные спектры некоторых ферментов гликолиза и гексомонофосфатного шунта у линий кукурузы ВИР 38, ВИР 40, ВИР 40М и гетерозисных межлинейных гибридов ВИР 40М×ВИР 38, ВИР 40×ВИР 38 и ВИР 38×ВИР 40. Установлено, что активность этих ферментов у гибридов либо выше, чем у родительских форм (ЛДГ, ГК — первой и третьей серий), либо близка к активности высокоактивной родительской формы (Г-6-ФДГ, ЛДГ — 2-й и 3-й серий). Показано также, что изозимные спектры ряда ферментов у межлинейного гибрида более гетерогенны, чем у исходных линий (ЛДГ, ГК); в ряде случаев у гибрида кроме родительских наблюдаются дополнительные, возможно, «гибридные» фракции ферментов. В некоторых случаях возрастание активности ферментов у гибрида может быть обусловлено появлением новых изозимных форм и увеличением активности отдельных родительских фракций фермента. Рис. 6, табл. 1, библ. 17.

Способность панкреатической дезоксирибонуклеазы проникать через плацентарный барьер и влияние фермента на эмбриональный и постнатальный периоды развития крыс. Коваленко Г. А., Павлова М. П., Лапик А. С., Салганик Р. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 117—121.

После введения ДНКазы крысам в дозе 10 мг на 100 г веса тела активность фермента в сыворотке крови возрастает почти в 9 раз и в тканях эмбрионов — в 2 раза. Однократное и многодневное введение ДНКазы крысам в период беременности не повлияло на состояние самок и течение беременности, на численность помета, рост и развитие потомства. Сделан вывод о том, что ДНКазы проникают у крыс через плацентарный барьер.

В дозах, превышающих в 10—100 раз терапевтические, фермент не оказывает эмбриотоксического и тератогенного действия. Табл. 3, библ. 16.

УДК 535.247.4+58.08+581.132

Двухволновой сканирующий микроспектрорефлектометр. Терсков И. А., Спиров В. В., Харук В. И. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 121—128.

Описан двухволновой сканирующий микроспектрорефлектометр, работающий в диффузно-отраженном свете. Благодаря двухволновой дифференциальной схеме прибор позволяет изучать распределение и содержание селективно поглощающих веществ в непрозрачных, обладающих сложным строением объектах. Приведены примеры использования прибора для анализа распределения хлорофилла в коре древесных растений. Прибор может найти применение в гистохимических и физиологических исследованиях живых структур. Рис. 6, библиограф. 16.

УДК 612.017.1 : 616.006

Чувствительность опухолевых и нормальных клеток к клеточной иммунной реакции *in vitro*. Лавровский В. А., Разворотнев В. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 128—133.

Клетки спонтанных опухолей молочных желез мышей линии СЗН/Не обладают разной иммуночувствительностью к иммунным аллогенным лейкоцитам *in vitro*. Получены две клеточные линии из спонтанных опухолей молочных желез мышей этой линии, различающиеся по чувствительности к аллогенным иммунным лейкоцитам *in vitro*. Из двух линий только иммунорезистентная прививалась у сингенных животных. В процессе пассирования *in vitro* иммуночувствительная линия приобрела иммунорезистентность, что совпало с возникновением способности клеток этой линии прививаться у сингенных животных. Иммуночувствительность клеток к иммунным аллогенным лейкоцитам *in vitro* коррелировала со свойством клеток, которое определяет легкость проникновения в них интактных аллогенных и сингенных лейкоцитов. Нормальные клетки разных тканей мышей СЗН/Не обладают большей иммунорезистентностью, чем раковые клетки полученных культур. Табл. 4, библиограф. 30.

УДК 612.118.221.3.531.1

О видовых различиях кинетической активности каталазы интактных и гемолизированных эритроцитов некоторых животных. Кузнецова Т. А., Покровская О. Г. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 133—137.

Изучалась кинетика разложения перекиси водорода гемолизированными и интактными эритроцитами крови крупного рогатого скота, лошадей, свиней, овец и крыс. По объему выделившегося кислорода определялась активность каталазы поверхностной формы фермента в случае цельных эритроцитов, а также общая активность каталазы для гемолизированной крови. Рассчитывался коэффициент эффективности, указывающий на видовые различия в соотношении поверхностной каталазы и общего содержания фермента. Полученные данные указывают на четкие биохимические различия как в общей активности фермента, так и в относительном распределении его в клетках крови. Табл. 1, библиограф. 13.

УДК 616—003.725+612.015.1+577.15.03

Об эффекте увеличенного образования ангиотензина после хранения плазмы на холоде. Федоров В. И. «Известия Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 137—139.

Плазму крови нефрэктомированных крыс хранили в смеси с ЭДТА при 4°C 1—7 дней. В день опыта плазму инкубировали при 37°C с гомогенатом коры почек крыс (как источником ренина). Крутизна наработки ангиотензина при этом увеличивалась в зависимости от срока холодовой экспозиции. Содержание ангиотензина в пробах после 7 дней хранения было в 2,8 раза выше, чем после однодневного хранения при том же количестве добавленного ренина. Без добавления гомогената к плазме ангиотензина не обнаружено. Результаты качественно совпали с литературными данными, полученными при исследовании плазмы, в которой ренин присутствовал при взятии крови. Отсюда следует, что причиной повышения наработки ангиотензина после холодовой экспозиции является ее влияние не столько на сами молекулы ренина, сколько на плазменные факторы. Рис. 1, библиограф. 2.

УДК 591.144 : 599.323.4

Сравнительная морфология тимико-лимфатического аппарата у некоторых инбредных и беспородных мышей. Сообщение 2. Морфология селезенки и лимфоузлов у мышей линий СЗН/Не, СЗН/г, А/НеJ, С57BL/6 и беспородных мышей. Алексеева Г. В., Юнкер В. М., Грунтенко Е. В. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 139—144.

Обнаружены линейные различия в морфологии селезенки и лимфоузлов некоторых инбредных и беспородных мышей. Для генетически высокоракковых (по частоте возникновения опухолей молочных желез) линий СЗН/Не, СЗН/г и А/НеJ характерно повышенное содержание мегакариоцитов в селезенке по сравнению с низкоракковыми мышами (линия С57BL/6 и беспородные). В лимфоузлах и селезенке мышей СЗН/Не и А/НеJ встречаются лишь единичные плазматические клетки. У мышей линии СЗН/г, не содержащих вируса Биттнера, плазматические клетки являются постоянно присутствующей клеточной формой. У мышей линии СЗН/Не интенсивный лимфоцитопоз сочетается с разряженностью кортикального слоя в лимфоузлах и перилартеральных зон в селезенке. Табл. 1, библиограф. 6.

УДК 575:591.16

Нарушение воспроизводительной функции и другие патологические явления у крыс наследственной галактоземией. Соловьева Н. А., Ключков Д. В., Семенова Л. А. «Изв. Сиб. отд. АН СССР», 1976, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, с. 144—151.

У 92% животных галактоземической сублинии обнаружены патологические явления в хрусталике. Помимо этого отмечено развитие других патологических симптомов, свидетельствующих о нарушении эндокринной системы, об аномалиях развития. Так, при непрерывном освещении у самок галактоземической сублинии перманентный эструс появляется значительно раньше и продолжается дольше, чем у крыс контрольной сублинии. Число стерильных самок у крыс галактоземической сублинии выше, чем в контроле. У животных чувствительной к галактозе сублинии значительное количество аномалий развития желез желудка, кишечника, бронхов.

Отмеченные патологические явления могут быть следствием токсического действия галактозо-1-фосфата и галактитола, которые могут накапливаться в тканях крыс галактоземической сублинии из-за сниженной активности галактозо-1-фосфатуридилтрансферазы. Нельзя исключить и другие причины сопутствующих галактоземии патологических явлений. При отборе на чувствительность к повреждающему действию галактозы происходит отбор и по иным генам, которые обеспечивают развитие патологических симптомов.



СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»

готовит к выпуску следующие книги:

- Терновский Д. В. Биология кунцеобразных.  
Швецов Ю. Г. Мелкие млекопитающие Байкальской котловины.  
Фауна и систематика позвоночных Сибири.  
Максимов А. А. Типы вспышек и прогнозы массового размножения грызунов.  
Хлебников А. И. Экология соболя Западного Саяна.  
Полиморфизм белков крови сельскохозяйственных животных Якутии.  
Попов М. В. Определитель млекопитающих Якутии.  
Вспышка размножения водяной крысы.  
Судаchkова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины.  
Киреев Д. М. Методы изучения лесов по аэроснимкам.  
Леса Среднего Приангарья.  
Панарин И. И. Леса Читинского Забайкалья.  
Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев.  
Митрофанов Д. П. Химический состав лесных растений Сибири.  
Обмен веществ и продуктивность хвойных.  
Географические культуры и плантации хвойных в Сибири.  
Почвенные факторы продуктивности сосняков.  
Савина Л. Н. Новейшая история лесов Западного Саяна.

Книги высылаются наложенным платежом: Заказы направляйте по адресу: 630090, Новосибирск, 90, Морской проспект, 22. Магазин «Наука».