

П-167/2
10

ИЗВЕСТИЯ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

ВЫПУСК 2

1975

№ 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(250) Вып. 2	Август 1975
--	---	---------------------	----------------

СОДЕРЖАНИЕ

В. Н. Спиридонов. Влияние уплотнения почвы на прирост деревьев в лесопарках Новосибирского научного центра	3
Ю. Б. Алексеев. Строение насаждений припоселковых кедровников	8
В. П. Попов, О. С. Попова. Рост и развитие тополя бальзамического в защитных насаждениях Северного Казахстана	14
Т. П. Некрасова. Рефрактометрический индекс концентрации клеточного сока у кедра сибирского	19
Э. В. Степанов. Роль метаболитов корневых систем хвойных как фактора среды лесных биогеоценозов	25
Н. Н. Лашинский. Ценогенетический анализ флоры травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья	30
Н. Н. Лашинский, А. В. Рогинская. Особенности флористического состава травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья	38
В. А. Кузьмин. Фитомасса и химические элементы в растениях степных сообществ северо-западного побережья оз. Байкал	50
Т. Г. Демина, В. Д. Федоровский, Т. Н. Владимирова. О биологически активных соединениях плодов смородины Забайкалья	60
В. Б. Ильин. Элементарный химический состав растений и один из возможных аспектов его практического использования	65
О. П. Зубкус, А. Н. Новоселова, О. К. Севрова. Изучение биоэлектрической реакции проростков пшеницы в связи с тепловой закалкой	70
Ю. С. Григорьев. О некоторых важнейших закономерностях гидроадаптации растений	77
Г. Н. Массель, А. С. Рожков, Л. Н. Вольский, В. А. Пенегова. Защитные преобразования состава монотерпеновых углеводородов у хвойных при повреждении ствола	82
Г. А. Баутина, А. И. Шапова, В. Е. Горин. Линейная дифференциация хромосом <i>Vicia sativa</i> L.	90
А. Г. Майстренко, Н. Б. Христорождина, Г. М. Рогинская, В. И. Рыкова, Л. И. Черниченко. Действие очищенной РНК, гликопептида и комплекса на клетки первичной культуры опухоли молочной железы у мышей линии С ₃ H	96
А. Г. Майстренко. Субмикроскопическое и морфометрическое изучение клеток асцитной карциномы Эрлиха при введении мышам РНК и ее ферментативного гидролизата	99
Л. Н. Никифоровская, Л. Д. Мартынец, А. Л. Кононова. Влияние водного голодания на мукополисахаридный состав почек белой крысы и большой песчанки	107
О. С. Бенимцевский. Сезонные изменения активности щитовидной железы водяной крысы	112
Н. Гетманова. Ангиоархитектоника почек у грызунов с различной экологической специализацией	118
А. А. Дорошенко, Н. И. Тищенко-Попова. Сравнительная морфология и гистохимия обонятельного эпителия акул и скатов	120

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИИ

Е. Стефанович, С. М. Савченко, Л. С. Саудахчиев. Механическая очистка <i>Acetabularia mediterranea</i> от бактериальных загрязнений	134
С. Панин, И. Б. Долженко. Определение засоленности и солонцеватости почв методом гипсовых вытяжек	140

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

И. Изерская, Г. Е. Пашинева. Содержание микроэлементов в илстой фракции черноземов Томской области	143
А. Башмаков, В. А. Рогинская. Использование дрожжей <i>Saccharomyces cerevisiae</i> для количественного определения активности грибов <i>Helminthosporium sativum</i> P. K. ET V.	145
Г. Розин. О скорости фильтрации одиночных клубочков, относящихся к разным популяциям нефронов. Анализ результатов нескольких экспериментальных работ	147
М. Никулина, В. И. Арав. Роль ядра шва среднего мозга в различных формах агрессивного поведения самцов белых крыс	149
Е. Горюнова, И. А. Дробышевская, В. П. Климова, Л. Ф. Никифоровская. Активность гялуранонидазы в функционально различных зонах почечной ткани белых крыс и кроликов	152
В. Вольф, В. П. Леутин, С. Б. Цветковский. Изменения сердечного ритма как индикатор качества эмоциональной реакции	155

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. Грунтенко, Ю. А. Уманский. Иммунологическая реактивность при раке. Киев, «Здоров'я», 1974, 240 с.	161
Л. И. Д. Градобоева	162



CONTENTS

V. N. Spiridonov. Influence of the soil compaction on the increase of trees in natural Plantings of the Novosibirsk Scientific centre	3
V. N. Gabeev. Productivity and biometric indices of pine cultures at the early age	8
Yu. B. Alekseev. Structure of the <i>Pinus sibirica</i> stands near the settlements	14
V. P. Popov, O. C. Popova. The growth and development of poplar (<i>Populus balsamifera</i> L.) in protective planting of Northern Kazakhstan	19
T. P. Nekrasova. Refractometric index of the cell sap concentration in siberian cedar pine	25
E. V. Stepanov. Role of root systems metabolites of the conifers as environmental factor of the forest biogeocenoses	30
N. N. Lashchinsky. Cenogenetic flora analysis of the grassy pine forests of the Nizhnee Prilangarye	38
N. N. Lashchinsky, A. V. Ronginskaya. Specific features of floristical composition of grassy pine forests of the Nizhnee Prilangarye	50
V. A. Kuzmin. Phytomass and mineral elements in plants of steppe communities of the north-western coast of Lake Baikal	60
T. C. Demina, V. D. Fedorovsky, T. N. Vladimirova. Biological active compounds of currant berries of the Transbaikal	65
V. B. Il'in. Elemental chemical composition of the plants and one of the possible Aspects of its practical use	70
O. P. Zubkus, A. N. Novoselova, O. K. Sevova. Study on the bioelectrical reaction of the wheat seedlings as related to the heat hardening	77
G. S. Grigor'ev. On some significant regulatiles in plant Hydroadaptation	82
G. I. Massel, A. S. Rozhkov, L. N. Volsky, V. A. Pentegova. Protective transformations in monoterpene hydrocarbon composition of conifers with the trunk injured	90
T. A. Bautina, A. I. Shchapova, V. E. Gorin. Strain differentiation of Chromosomes <i>Vicia sativa</i> L.	96
A. G. Maystrenko, N. B. Khristoiyubova, G. M. Ronichevskaya, V. I. Rykova, L. N. Chernichenko. Effects of purified RNA, glycopeptide and a complex (glycopeptide with ribonucleotides) on cells of primary culture of mammary tumour in C ₃ H mice	99
A. G. Maystrenko. Submikroskopicheskoe i morfometricheskoe issledovanie Ehrlich'skoy sarkomy v mysyach pri primeneniye upravlyayemykh i ne upravlyayemykh RNA i ikh glikopeptidnykh gidrolizatov	107
L. F. Nikiforovskaya, L. D. Martynets, A. L. Kononova. Effect of water deprivation on the mucopolysaccharide composition of kidneys from rats and gerbilles	112
Y. S. Bentmetsky. Seasonal variations in thyroid activity of water rat (<i>Arvicola terrestris</i>)	118
T. N. Getmanova. Angioarchitektonics of the kidneys in rodents with different ecological specialization	120
M. A. Doroshenko, N. I. Tishchenko-Popova. Comparative morphological olfactory epithelium of selachoidel and Badoidel	127
RESEARCH METHODS	
L. E. Stefanovich, S. M. Savchenko and L. S. Sandakhchev. Purification of <i>Acetabularia mediterranea</i> from bacterial contaminations by mechanical treatment	134
R. S. Panin, I. B. Dolzhenko. Determination of salinity and solonetzlicity of the soils by method of gypsum extracts	140
SHORT NOTES	
L. A. Izerskaya, G. E. Pashaeva. Contents of Microelements in the chernozem clay fraction of Tomsk Region	143
R. A. Bashmakov, V. A. Roginskaya. Yeast application of <i>Saccharomyces cerevisiae</i> in determination of antibiotic activity of <i>Helminthosporium Sativum</i> P. K. et B.	145
V. G. Rozin. On the problem of single glomerular filtration rate in different nephron populations. Analysis of several experimental Works	147
E. M. Nikulina, V. I. Arav. Role of nucleus medianus raphe in different forms aggressive behaviour of white rat males	152
T. E. Goryunova, N. A. Drobishevskaya, V. P. Klimova, L. Ph. Nikiforovskaya. Activity of hyaluronidase in different functional regions of tissue from kidney of rats and rabbits	155
N. V. Volf, V. P. Leutin, S. B. Tsvetovsky. Changes of heart rate as indicator of emotional reaction	158

© Издательство «Наука»,
«Известия Сибирского отделения АН СССР», 1975 г.

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

№ 10, вып. 2

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

1975

УДК 634.0.561.21(571.14)

В. Н. СПИРИДОНОВ

ВЛИЯНИЕ УПЛОТНЕНИЯ ПОЧВЫ НА ПРИРОСТ ДЕРЕВЬЕВ
В ЛЕСОПАРКАХ НОВОСИБИРСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА

Изучалось влияние уплотнения дерново-подзолистой супесчаной почвы пешеходами на радиальный прирост сосны, березы и осины в естественных (рекреационных) насаждениях, входящих в зеленую зону г. Новосибирска. Установлено резкое снижение прироста под влиянием этого фактора. С ухудшением роста и переходом деревьев из категории хорошего и удовлетворительного роста в категорию ослабленного роста и усыхания радиальный прирост соответственно уменьшается у березы в 1,9—2 и 4,5—5,6 раза, у осины в 1,6 и 3,4 раза, у сосны в 1,8 и 3,5 раза. По изменению прироста установлена наименьшая продолжительность периодов от начала уплотнения почвы до появления первых признаков ослабления роста, суховершинности и полного отмирания деревьев. На основании полученных данных сделаны некоторые практические выводы.

Прирост — это «... обобщающий комплексный показатель, синтезирующий не только результаты жизнедеятельности организма дерева, но и аккумулирующий в себе влияние на дерево окружающей его среды» [1, с. 3]. Поэтому по величине прироста можно с высокой достоверностью судить о качественных и количественных изменениях, происходящих и в отдельном дереве, и в древостое под действием различных факторов: климатических, антропогенных и др.

Многие антропогенные факторы отрицательно влияют на лес. Загазованность и запыленность воздуха, например, нарушают ритм развития, угнетают образование репродуктивных органов и рост деревьев, ухудшают состояние и товарную структуру насаждений, снижают их долговечность и т. д. [2—6].

В последние годы значительно возросло рекреационное использование лесов. Вследствие пребывания в них большого числа людей почва уплотняется. По мнению ряда исследователей [7—11], это один из основных факторов, отрицательно влияющих на жизнеустойчивость насаждений в зеленых зонах, особенно в парках и лесопарках.

В лесах Новосибирского научного центра СО АН СССР были определены реакция сосны, березы и осины на уплотнение дерново-подзолистой супесчаной почвы и средние величины объемного веса ее верхнего 10-сантиметрового слоя, при которых наступает ослабление роста или усыхание этих пород [12]. В дальнейшем была предпринята попытка выяснить влияние уплотнения почвы на их прирост по толщине и на основании этого установить продолжительность периодов от начала действия антропогенного фактора до появления первых признаков ослабления роста, суховершинности и полного отмирания деревьев. Полученные при этом результаты излагаются ниже.

Исследования проводились в разнотравных насаждениях сполнотой 0,7—0,8, произрастающих на дерново-подзолистой супесчаной почве в лесопарковой хозяйственной части и зоне застройки. Для наблю-

дений подбирались деревья 45—50- и 100—110-летней сосны, 25—30- и 45—50-летней березы и 25—30-летней осины четырех категорий: хорошего и удовлетворительного роста (контроль, почва под ними не уплотнена); ослабленного роста; суховершинные и сухостойные; усохшие в год, предшествующий наблюдениям. Ослабление роста деревьев трех последних категорий произошло только вследствие уплотнения почвы. К моменту исследований они не были угнетены кронами соседних деревьев, поражены грибными болезнями и заселены вторичными энтомофагами, а также не имели каких-либо механических повреждений на стволах. Уплотненная почва под ними занимала не менее половины площади проекции кроны. У некоторых деревьев корни были частично оголены.

Динамика радиального прироста деревьев изучалась по методике, описанной в литературе [13, 14], с некоторыми изменениями с учетом поставленных задач. Образцы древесины (не менее 20 годичных слоев в каждом) брали возрастным буром на высоте груди с южной стороны ствола у деревьев со средним или близким к нему диаметром древостоя (элемента леса). Допускались отклонения на 2—3 ступени толщины (двухсантиметровые) в ту или другую сторону. Образцы отбирались в конце августа — начале сентября 1971 г. Обследовано 496 деревьев.

Ширина годичных слоев измерялась под микроскопом МБС-1 с точностью 0,1 мм. Всего произведено более 11 тыс. измерений.

Исходя из того, что радиальный прирост изменяется пропорционально диаметру ствола [15—17], ширина измеренных годичных слоев всех деревьев была приведена к ширине годичных слоев деревьев со средним диаметром. При этом толщина каждого годичного слоя деревьев, отличающихся по диаметру от среднего, умножалась на коэффициент $K = D/D_{ср}$, где D — ступень толщины исследуемого дерева; $D_{ср}$ — средняя ступень толщины древостоя (элемента леса). Затем для каждой древесной породы по категориям роста деревьев были вычислены средние значения годичного радиального прироста за последние 15—20 лет. Результаты обработаны с применением методов вариационной статистики [18].

Проведенные исследования показывают, что в лесопарках под влиянием уплотнения почвы пешеходами ухудшаются ее структура, водно-воздушный и температурный режимы, нарушаются условия минерального питания растений. Так, на участках с естественным сложением поверхности почвы объемный вес ее в слое 0—5 см равен $0,85 \pm 0,03$ — $0,91 \pm 0,03$ г/см³. На тропах он возрастает до $1,21 \pm 0,01$ — $1,34 \pm 0,01$ г/см³, т. е. на 32—58%, в отдельных случаях (в центре спортивных площадок) достигает $1,58$ — $1,61$ г/см³. При этом его увеличение наблюдается в основном до глубины 10—15 см. В более глубоких слоях объемный вес почвы определяется ее механическим составом.

От плотности почвы зависят ее общая порозность и капиллярная влагоемкость. Установлено, что с повышением объемного веса верхнего 10-сантиметрового слоя почвы с 0,77 до 1,34 г/см³ ее общая порозность уменьшается с 70 до 48,9%, почти в 1,5 раза, а капиллярная влагоемкость — с 48,1 до 31%, т. е. более чем в 1,5 раза. Уплотнение почвы в лесу в 2—4 раза увеличивает глубину ее промерзания.

Уплотненный слой, затрудняя проникновение влаги в почву, ускоряет ее иссушение в течение вегетационного периода. По данным наблюдений 1970 г., в березняке разнотравном запасы влаги в метровый толще почвы на участках с площадью уплотненной поверхности 32 и 80% были соответственно в 1,3—1,6 и 2,4—2,6 раза меньше, чем на участках, относительно слабо используемых для отдыха, площадь троп на которых не превышала 5—8%.

Уплотнение почвы, ухудшение ее физических свойств и водно-воздушного режима ослабили рост и снизили долговечность деревьев. В таблице приведены средние (за 3 года) величины годичного радиального прироста деревьев до начала действия (1955—1957 гг.) и спустя 12 лет с момента возникновения антропогенного фактора (уплотнения почвы). Сравнивая их, можно заметить, что средняя толщина годичного слоя деревьев хорошего и удовлетворительного роста всех пород и возрастов уменьшилась за эти годы на 29,8—41,5%, т. е. примерно на одинаковую величину. На прирост деревьев этой категории основное влияние оказали климатические факторы и в частности осадки. Среднее количество их в Новосибирской обл. с 1949 г. постепенно снижалось, достигнув минимума в 1965 г. [19, 20]. Кроме того, 1962, 1963, 1965 и 1967 гг. были засушливыми. Определенное влияние на прирост оказало также изменение возраста насаждений.

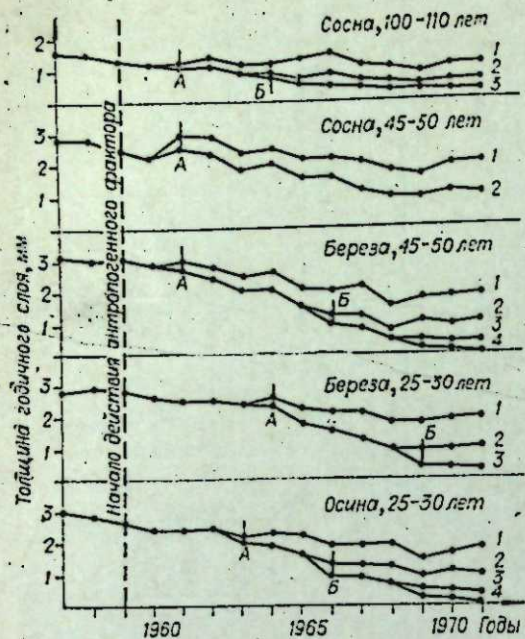
В одних и тех же климатических условиях уплотнение почвы пешеходами вызвало сильное снижение прироста. Так, средняя (за 1969—1971 гг.) толщина годичного слоя 100—110-летней сосны хорошего и удовлетворительного роста равна $1,06 \pm 0,04$ мм, а ослабленного роста и суховершинной — $0,58 \pm 0,04$ и $0,30 \pm 0,03$ мм, или в 1,8 и 3,5 раза меньше (см. таблицу). Радиальный прирост 25—30- и 45—50-летней березы и осины хорошего и удовлетворительного роста достигает $1,89 \pm 0,07$; $1,86 \pm 0,07$; $1,68 \pm 0,06$ мм. У деревьев этих же пород ослабленного роста он меньше соответственно в 2, 1,9 и 1,6 раза, а у суховершинных — в 5,6; 4,6; 3,4 раза. За 1—2 года до полного прекращения роста прирост по радиусу 45—50-летней березы и осины составил всего $0,15 \pm 0,03$ и $0,19 \pm 0,03$ мм, т. е. уменьшился по сравнению с приростом деревьев хорошего и удовлетворительного роста в 12,4 и 8,8 раза.

Для лесов зеленых зон и лесопарков со свободным режимом пользования необходимо, кроме то-

Зависимость среднего годичного радиального прироста от состояния деревьев

Порода и возраст, лет	Средние показатели для деревьев														
	хорошего и удовлетворительного роста				ослабленного роста				суховершинных				сухоствольных (за 1-2 года до прекращения роста)		
	1955—1957 гг.		1969—1971 гг.		1969—1971 гг.		1969—1971 гг.		1969—1971 гг.		1969—1970 гг.				
Средняя ступень толщины, см	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %	n	M±m	V, %
Сосна, 100—110	44	180	$1,54 \pm 0,04$	38,98	109	$1,06 \pm 0,04$	38,70	52	$0,58 \pm 0,04$	48,31	14	$0,30 \pm 0,03$	31,23	He опр.	He опр.
Сосна, 45—50	24	234	$2,75 \pm 0,08$	43,23	130	$1,93 \pm 0,05$	29,52	95	$1,06 \pm 0,05$	48,09	48	He опр.	He опр.	0,15±0,03	53,32
Береза, 45—50	24	270	$2,92 \pm 0,07$	38,36	124	$1,86 \pm 0,07$	39,23	79	$0,98 \pm 0,05$	47,98	15	$0,34 \pm 0,04$	44,12	He опр.	He опр.
Береза, 25—30	14	167	$2,83 \pm 0,07$	33,90	110	$1,89 \pm 0,07$	38,09	45	$0,96 \pm 0,07$	51,04	61	$0,49 \pm 0,05$	69,39	0,19±0,03	52,63
Осина, 25—30	12	284	$2,87 \pm 0,05$	31,01	139	$1,68 \pm 0,06$	40,50	41	$1,03 \pm 0,06$	37,86	61	$0,49 \pm 0,05$	69,39	0,19±0,03	52,63

Примечание. n — количество измеренных годичных слоев, M±m — средняя толщина годичного слоя в мм, V — коэффициент вариации.



Изменение радиального прироста деревьев:
1 — хорошего и удовлетворительного роста; 2 — ослабленного роста; 3 — суховершинных; 4 — усохших за год до исследований. а) начало ослабления роста; б) начало усыхания деревьев.

го, знать, в течение какого периода от начала уплотнения почвы наступает ослабление роста или усыхание деревьев. Это позволит своевременно заметить приближение критического состояния в их жизнедеятельности и принять меры к сохранению и предотвращению распада древостоев.

Для установления этих периодов были построены графики изменения толщины годичного слоя с ухудшением роста деревьев (см. рисунок). При этом обращалось внимание на то, что первые жители поселились в Академгородке в 1959 г. [21]. Следовательно, и систематическое уплотнение почвы в лесу началось с этого же года.

Ослабление роста 45—50- и 100—110-летней сосны и 45—50-летней березы стало заметным уже с 1961 г., т. е. спустя 2 года от начала уплотнения почвы. Осина ослабила рост,

видимо, даже раньше, хотя данные графика не соответствуют этому. Снижение прироста 25—30-летней березы началось с 1964 г.

Относительно данных для 25—30-летней березы и осины следует сделать пояснения. За время существования городка в лесопарковой хозяйственной части и зоне застройки было вырублено в результате рубок ухода и санитарных 12—20% (от первоначального количества) усохших и суховершинных деревьев, доля осины среди них составляла 75—85%. Подавляющее большинство деревьев усохло в связи с уплотнением почвы. На некоторых участках рубки проведены уже 2—3 раза. Поэтому такие деревья невозможно было учесть при исследовании.

Березовые насаждения 25—30-летнего возраста, которым в 1959 г. было всего 12—17 лет, в первые годы строительства городка были загущены, находились на некотором удалении и в связи с этим их мало посещали отдыхающие. По мере расширения зоны застройки они начали интенсивно использоваться для отдыха.

Первые признаки усыхания (суховершинности) ослабленных деревьев березы отмечаются через 6 лет, 100—110-летней сосны и осины — через 4 года (см. рисунок). Среди 45—50-летних сосен деревьев, усыхающих только вследствие уплотнения почвы, обнаружить не удалось. От появления суховершинности до полного прекращения роста березы и осины проходит 6 лет. Наименьший период от начала уплотнения почвы до полного усыхания продолжается для 45—50-летней березы в среднем 13—17 лет, для осины — 7—10 лет.

Хотя кривые прироста ослабленных деревьев (см. рисунок) постепенно удаляются от кривых прироста деревьев хорошего и удовлетворительного роста, тем не менее все подъемы и понижения первых соответствуют подъемам и понижениям вторых. То есть деревья ослабленного роста еще реагируют на изменение климатических факторов. Кривые прироста суховершинных деревьев быстро снижаются и почти не повторяют изгибов первых двух линий. В связи с этим можно предположить, что у деревьев этой категории начался необрати-

мый процесс затухания роста. И, видимо, без проведения активных лечебных мероприятий его уже невозможно или трудно приостановить. Следовательно, в целях сохранения на длительный период деревьев в лесопарках их нельзя доводить до стадии суховершинности, т. е. до такого состояния, когда их радиальный прирост в 3,5—5 раз меньше, чем деревьев хорошего и удовлетворительного роста.

Таким образом, интенсивное рекреационное использование лесов и связанное с ним уплотнение почвы способны в течение сравнительно короткого периода (10—15 лет) привести к ослаблению роста насаждений. По изменению прироста деревьев можно установить начало действия антропогенного фактора, а также определить отношение различных древесных пород к нему. Лесохозяйственные мероприятия по повышению долговечности и улучшению состояния рекреационных насаждений следует проводить одновременно с началом использования лесов, а также с учетом их устойчивости и интенсивности антропогенной нагрузки на них.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
6/VIII 1974

ЛИТЕРАТУРА

- Смирнов В. В. 1964. Сезонный рост главных пород. М., «Наука», 167 с.
- Состояние насаждений лесопаркового пояса Москвы и меры по их улучшению. 1966, М., «Лесная промышленность», 163 с.
- Мамаев С. А., Шкарлет О. Д. 1972. Особенности сезонного развития генеративных органов сосны обыкновенной в условиях загрязнения воздуха и почвы отходами промышленности.—Сезонное развитие природы. 1969 год. М., с. 83—85.
- Нестеров В. Г., Ишин Ю. Д. 1969. Влияние антропогенных факторов на прирост сосняков лесопаркового пояса г. Москвы.—Докл. Тимирязевской с.-х. акад., вып. 154, 301—306.
- Ружницкая С. С. 1970. Влияние антропогенных факторов на рост основных древесных пород.—Автореф. канд. дис., М., 26 с.
- Гальперин М. И. 1972. Особенности строения и роста сосновых древостоев в зеленых зонах промышленных центров Среднего Урала.—Лесная таксация и лесоустройство, раздел III. Красноярск, с. 44—50.
- Машинский Л. О. 1960. Некоторые особенности роста городских древесных насаждений и задачи агротехники.—В кн.: Озеленение городов Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, с. 33—49.
- Машинский Л. О. 1963. Город и природа (городские зеленые насаждения).—В кн.: Проблемы советского градостроительства, с. 3—44.
- Зеликов В. Д., Пшоннова В. Г. 1961. Влияние уплотнения почвы на насаждения в лесопарках.—Лесное хоз., № 12, с. 34—37.
- Карпионов Р. А. 1967. Дубравы лесопарковой зоны Москвы. М., «Наука», 104 с.
- Будрюнас А. Р. 1971. Антропогенная дигрессия лесов в густонаселенных районах.—В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., «Наука», с. 48—53.
- Спирidonov В. Н. 1973. Отношение сосны, березы и осины к уплотнению почвы.—Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 160—162.
- Антанайтис В., Битвинскас Т. 1963. Исследование текущего прироста насаждений в Литовской ССР.—Изв. вузов. Лесной ж., № 4, 35—38.
- Битвинскас Т. Т. 1964. Динамика прироста насаждений и возможность ее прогнозирования.—Докл. Тимирязевской с.-х. акад., вып. 99, 497—503.
- Воронанов П. В. 1961. Определение текущего древесного прироста. М.—Л., Гослесбумиздат, 134 с.
- Тарасов А. И. 1968. Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий.—Лесоведение, № 2, 24—32.
- Vogel J. 1962. Hrubkovy prirastok ako funkcia postavenia stromu v poraste.—Lesnicky Casopis, roč. VIII, čís. 5, 325—336.
- Плохинский Н. А. 1961. Биометрия. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 364 с.
- Сляднев А. П. 1970. Некоторые особенности атмосферного увлажнения на юго-востоке Западной Сибири.—В кн.: Комплексное освоение водных ресурсов Обского бассейна. Новосибирск, «Наука», с. 99—110.

20. Азьмука Т. И., Воронина Л. В., Пазухина Р. А., Сляднев А. П., Тихонова Э. Л., Черникова М. И. 1972. Ресурсы климата.— В кн.: Оценка природных ресурсов Новосибирской области. Новосибирск, с. 20—41.
21. Строительство города науки. 1963, Новосибирск, 147 с.

V. N. Spiridonov.

INFLUENCE OF THE SOIL COMPACTION
ON THE INCREASE OF TREES
IN NATURAL PLANTINGS OF THE NOVOSIBIRSK
SCIENTIFIC CENTRE

The effects of the artificial compaction of pedestrains of the soddy-podzolic sandy loam soil on the change of the radial increase of the pine, the birch and the asp in natural plantings were studied. The duration of periods beginning from the soil compaction to the appearance of the first signs of the growth weakening or the drying of trees of these breeds was determined. From the data obtained some practical conclusions were drawn.

УДК 634.928.53 : 582.475.4

В. Н. ГАБЕЕВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ И БИОМЕТРИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ
КУЛЬТУР СОСНЫ В РАННЕМ ВОЗРАСТЕ

В течение 5 лет изучались биометрические показатели и динамика биомассы культур сосны, созданных посевом.

Выявлена связь между весом хвои и диаметром и весом древесины (стволов и ветвей) 3—5-летних сосенок.

Установлено, что в культурах, созданных посевом, с первых лет жизни темпы прироста биомассы исключительно высоки и не уступают темпам ее прироста во взрослых насаждениях.

Совершенствование методов выращивания леса на всех этапах его жизни — будь то с целью создания насаждений высокой продуктивности или устойчивых к неблагоприятным условиям произрастания — важнейший вопрос лесной науки. Его решение становится все более актуальным не только в связи с увеличением объема работ по лесовосстановлению в различных районах страны, но и в связи с ростом потребности народного хозяйства в самых разнообразных видах лесного сырья. Это дает основание полагать, что изучение продуктивности органической массы фитоценозов важно не только в спелом возрасте, но и в течение всей их жизни.

В многочисленной отечественной и зарубежной лесоводственной литературе по выращиванию посевов в питомниках рассматриваются преимущественно вопросы выхода посадочного материала (в возрасте до 2—3 лет) с единицы площади, влияния удобрений на рост деревьев в высоту и по диаметру и т. д. Что же касается представления о количестве растительной массы молодняков, то в этом отношении наши знания очень ограничены [1]. В. П. Тимофеев рассматривает про-

дуктивность 11-летних культур лиственницы сибирской и липы крупнолистной и 12-летних культур сосны обыкновенной при разной густоте произрастания.

Следует отметить, что в культурах сосны в возрасте 6—15 лет проведены определения их продуктивности [1—3] и массы хвои [4—8]. Об этих показателях более молодых насаждений сосны почти ничего не известно, кроме тезисных данных В. К. Макенко [9], относящихся к «нормальным» (не загущенным) посевам.

В связи с этим мы поставили перед собой задачу изучить биометрические показатели культур сосны обыкновенной в возрасте до 6 лет. Объекты исследования выращены нами в питомнике Бердского механизированного лесхоза Новосибирской области. Семена посеяны в 1967 г. по двум схемам. В метровой ленте равномерно размещали в варианте 1 6 посевных строчек (борозд) шириной 5 см каждая, расстояние между которыми составляло 12 см, в варианте 2—3 строчки шириной 15—17 см каждая через 25 см. В обоих вариантах между метровыми лентами оставляли дорожки шириной 35 см.

Уход за сеянцами заключался лишь в проведении полива в течение 1967 и 1968 гг. Наиболее дружные всходы были получены в варианте 1. В варианте 2 прорастание сеянцев растянулось на 15 дней. Потом было выяснено, что в некоторых бороздах часть семян была заделана на глубину 20—25 мм. По-видимому, этим и следует объяснить продолжительный процесс появления всходов. Таким образом, в силу неравномерной всхожести вариант 2 был разбит на два подварианта (табл. 1).

В обоих вариантах посевы оказались очень густыми, значительно превосходящими обычные нормы, предусмотренные для выращивания двухлетних сеянцев сосны. Естественно, большая густота произрастания сеянцев способствовала их интенсивной дифференциации. В возрасте двух лет этот процесс был наиболее сильно выражен в варианте 2, особенно 2б. Возможно, это было вызвано в определенной степени и отмеченной неравномерной всхожестью семян. В результате 43,3% сеянцев оказались нестандартными, т. е. отставшими в росте. На третий год они в основном усохли, а на четвертый год в варианте 1 сеянцы произрастали в большей густоте (см. табл. 1). Количество нестандартных сеянцев в конце второго года в варианте 1 составило всего 1,5%, остальные сеянцы были хорошо развиты (табл. 2).

Таблица 2

Средние размеры надземных органов сеянцев ($M \pm m$)

Вариант	Возраст, лет	Диаметр у шейки корня, мм	Высота, см	Длина хвои, см	Толщина хвои, мм	Ширина хвои, мм
1	2	2,8±0,14	8,6±0,7	8,8±0,8	0,74±0,007	1,49±0,02
	3	4,1±0,26	22,0±0,39	79±0,89	0,65±0,009	1,26±0,002
	5	9,6±0,44	80,8±1,04	64±0,53	0,62±0,008	1,20±0,004
2а	2	2,4±0,01	6,2±0,07	87±0,82	0,74±0,006	1,40±0,03
	3	3,5±0,01	20,4±0,18	67±0,71	0,64±0,007	1,21±0,004
	5	11,9±0,53	88,7±0,78	66±0,50	0,61±0,004	1,18±0,005
2б	4	8,1±0,18	52,7±0,23	61±0,91	0,62±0,008	1,22±0,004

Длина хвон была наибольшей у двухлетних сеянцев, что, по-видимому, следует объяснить тем, что в 1967 и 1968 гг., т. е. в период формирования и роста этой хвон, производился регулярный полив сеянцев. Хвон трехлетних сеянцев имела большую длину в варианте 1, очевидно, это было вызвано разной густотой произрастания сеянцев. В 5-летнем возрасте разница в густоте произрастания сеянцев в вариантах 1 и 2 была уже невелика и, как следствие этого, хвон имела одинаковые размеры.

Коэффициент изменчивости (C_v) хвон был наименьшим у сеянцев в возрасте 2—3 лет. Он колебался от 8,3 до 13,8%. У хвон 1970 г. (4-летние сеянцы) он составил до 25,01%, у хвон 1971 г. (5-летние) — 18,8%, а у хвон 1972 г. (6-летние сеянцы) — 39,4%. Для хвон всех возрастов (1970, 1971 и 1972 гг.) у 6-летних сосенок общий C_v выразился величиной 24,7%*.

Изменение веса хвон в связи с изменением диаметра сосенок у шейки корня и веса их стволиков и ветвей приводится на рис. 1.

Зависимость веса хвон от диаметра у 3-летних сеянцев и от веса стволиков и ветвей у 3—4-летних сеянцев прямолинейная:

- 1) для веса хвон от диаметра у 3-летних сеянцев $y = -3,34 + 1,56x$;
- 2) для веса хвон от веса ствола и ветвей у 3-летних сеянцев $y = -0,09 + 1,54x$;
- 3) для веса хвон от веса ствола и ветвей у 4-летних сеянцев $y = -0,85 + 1,47x$.

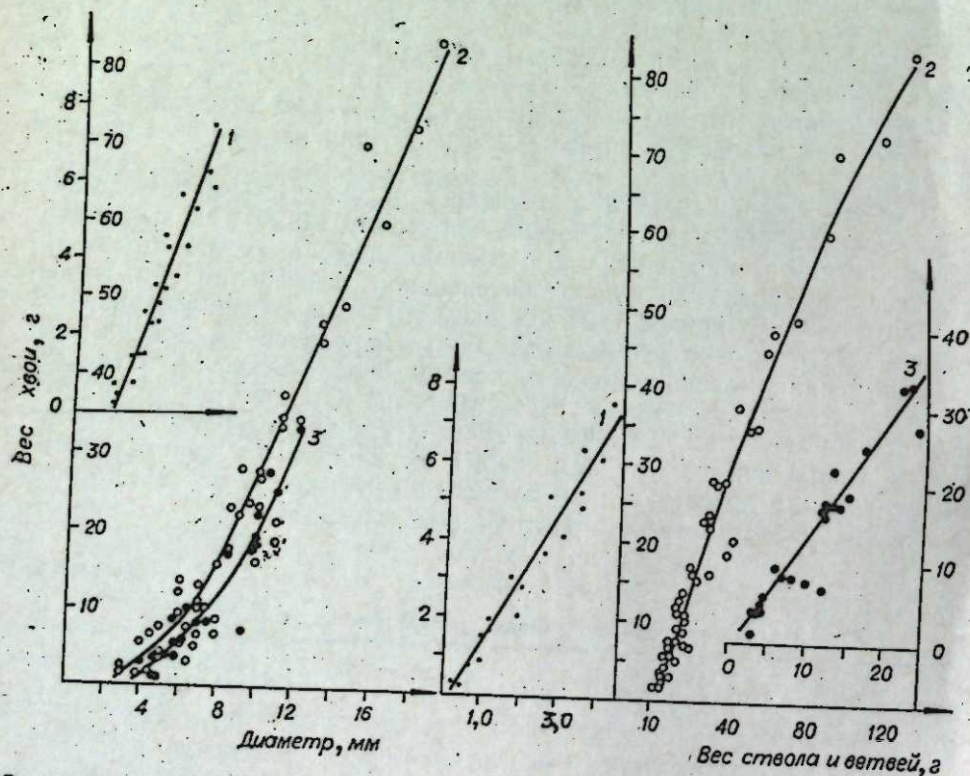


Рис. 1. Изменение веса хвон в связи с изменением диаметра и веса ствола и ветвей сеянцев.
1 — 3-летние сеянцы (вариант 1); 2 — 5-летние сеянцы (вариант 1); 3 — 4-летние сеянцы (вариант 26).

* Изменчивость хвон в возрасте до 3 лет, а также в последующие 3 года, т. е. за 1970, 1971 и 1972 гг., была определена с большой точностью, так как с сосенок обрывалась и замерялась (с точностью до 1 мм) вся хвон. В результате выполнения большого количества замеров с высокой точностью величина квадратического отклонения (σ) равнялась 0,067—0,019, а точности опыта (p) — 1,22—0,43%.

Зависимость веса хвон от диаметра у 4—5-летних сеянцев и от веса стволиков и ветвей у 5-летних сосенок выражается уравнением параболы второго порядка.

1) для веса хвон от диаметра у 4-летних сеянцев $y = 6,37 - 2,648x + 0,403x^2$;

2) для веса хвон от диаметра у 5-летних сеянцев $y = -18,44 + 4,22x + 0,058x^2$;

3) для веса хвон от диаметра у 5-летних сеянцев $y = -3,626 + 0,929x - 0,00215x^2$.

Масса сосенок в возрасте до 4 лет более чем на 50% представлена хвоей. Особенно велика (более 70%) доля хвон от общего веса надземных органов у 2-летних сеянцев (табл. 3).

В короткий промежуток времени с 2 до 5 лет у молодых культур идет интенсивный процесс изреживания (количество сосенок в возрасте 5 лет по сравнению с количеством их в 2-летнем возрасте уменьшилось в 7—10 раз) и увеличения веса надземных органов у каждого индивидуума (более чем в 27—28 раз) и на единице площади (в 3 раза). Еще более интенсивное увеличение веса каждого растения сдерживается большой объемной полнотой культур. Большая объемная полнота культур и сильное затенение нижней части сосенок (в ясный солнечный день освещенность почти в 200 раз меньше, чем на открытом месте) приводят к тому, что на долю хвон первого года в конце вегетационного периода у 4—5-летних сеянцев приходится 60—84% от общего веса их хвон. На многих побегах к осени полностью выпадает хвон второго года. С ростом сосенок возрастает объем пространства, занятого культурой, при этом наблюдается тенденция к уменьшению доли хвон последнего года, так как с улучшением светового режима в зоне, занятой кронами сосенок, хвон прошлых лет держится дольше.

Для строения полога объектов наших исследований характерна исключительная сомкнутость и концентрация большого количества фотосинтезирующего аппарата в незначительном объемном пространстве. Так, в варианте 1 у сосенок в возрасте 2 и 3 лет в 1 м³ объемного пространства абсолютно сухой вес хвон составляет соответственно 4,21 и 5,73 кг. Это в 59,3 и 80,7 раз больше веса хвон в 1 м³ в зоне кроны деревьев в 80—85-летнем сосняке, имеющем высоту 26,4 м и протяженность кроны 14,8 м. С возрастом количество хвон в переводе на 1 м³ уменьшается. Так, в варианте 1 уже в возрасте 5 лет в 1 м³ вес хвон составляет 1,6 кг, т. е. в 3,6 раз меньше, чем в 3-летнем возрасте. В то же время до 5 лет вес хвон и в целом всей надземной массы постепенно увеличивается, хотя общее количество сосенок на единице площади интенсивно уменьшается. Увеличение массы происходит благодаря нарастанию веса хвон, ветвей и ствола живых деревьев. У последних вес надземной массы в 5-летнем возрасте по сравнению, например, с 3-летними сеянцами возрастает в 9—10 раз. Наиболее интенсивно увеличивается вес стволиков и ветвей. В переводе на 1 га продуцирующей площади, включая и дорожки, оставленные между посевными строчками, в возрасте 5 лет вес всей надземной биомассы составляет 260 ц/га, а хвон — 70—96 ц/га. Масса хвон близка к весу хвон 3-летних сеянцев (92,9 ц/га) в посевах, выращенных В.К.Макиенко [9] при обычной норме высева семян.

Таблица 3

Масса надземных органов в посевах сосны (абсолютно сухой вес, г/м²)

Вариант	Возраст, лет	Вес хвон, г	Вес стволиков и ветвей, г	Общий вес сосен, г	% хвон от общего веса сосен
1	2	691	244	935	73,9
	3	935	635	1570	59,6
	4	1080	911	1991	54,3
	5	1296	2159	3455	37,5
2a	2	741	223	965	76,8
	3	910	682	1592	57,2
	5	929	1849	2878	33,4
2б	2	658	227	865	76,1
	4	947	825	1772	53,4

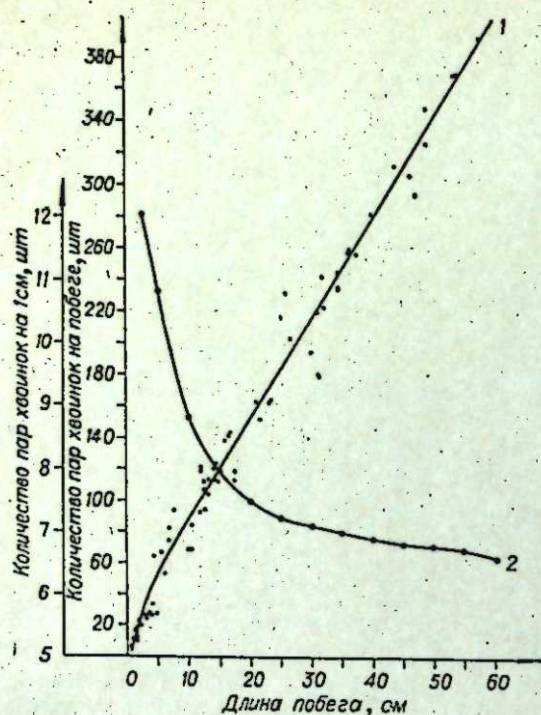


Рис. 2. Охвоенность побегов сосны в возрасте 5 лет.
Количество пар хвоек, шт.: 1 — на побеге, 2 — в пересчете на 1 см.

Ежегодно, начиная с 2-летнего возраста сеянцев, на 1 м² посевной площади прирост хвон равняется 700—800 г. В варианте 1 за 5 лет вес прироста хвон составил около 3,0 кг, из него на долю опавшей пришлось 1,7 кг, в том числе за первые 3 года — 0,4 кг, 4 года — 0,7 и 5 лет — 0,6 кг. Прирост хвон по годам в переводе на 1 м² за 1—2-й годы 0,7 кг, за 3-й — 0,67, за 4-й — 0,80 и за 5-й год — 0,83 кг.

В течение всех 5 лет наиболее густо охвоены, как правило, побеги последнего года. В конце 5-го года у сосенок имелась хвоя только последних 2 лет, на долю хвон последнего года приходилось 63,8%. В 4-летнем возрасте культур доля хвон последнего года составляла 70,6%, а в 3-летнем — около 67%. Выпадение значительной части 2-летней хвон и почти полный опад 3-летней

объясняются чрезмерно большой густотой произрастания. Густота охвоения побегов по мере увеличения их длины уменьшается, хотя общее количество хвон возрастает с увеличением длины побега (рис. 2).

За рассматриваемый промежуток времени прирост массы древесины (стволов и ветвей) в варианте 1 посевов на площади 1 м² составил 2,87 кг, из нее на долю опада пришлось 0,61 кг. Прирост ветвей и стволиков на этой же площади за первые два года 0,24 кг, за 3-й год — 0,44, за 4-й — 0,61 и за 5-й — 1,58 кг. На долю опада этих частей сосенок приходилось соответственно 0,09, 0,33 и 0,33 кг. Из данных о приросте и опаде хвон и древесины (табл. 4) видно, что в возрасте до 4 лет в лесных культурах сосны в большем количестве накапливается хвоя. В 5 лет прирост древесины почти в два раза превышает прирост хвон. В дальнейшем интенсивное увеличение массы, очевидно, следует ожидать преимущественно за счет древесины. Об этом свидетельствуют и наши исследования в 10-летних культурах [3], и данные В. П. Тимофеева по 12-летним молоднякам сосны [1].

Наряду с высокой сомкнутостью объектов наших исследований, близкой, очевидно, к максимальной, для них характерна и большая площадь сечения диаметров у шейки корня — до 50 м²/га и выше.

Из сказанного вытекает, что накопление биомассы в искусственных молодняках с первых лет жизни протекает чрезвычайно интенсивно. Уже в возрасте 3—5 лет на 1 га накапливается количество хвон, близкое по весу к максимальному, которое в дальнейшем, в процессе формирования насаждения, в весовом отношении претерпевает лишь незначительные изменения. Иначе дело обстоит с возрастным составом хвон и интенсивностью ее прироста. Если в приспевающих и спелых сосняках от общего веса хвон на долю однолетней (при продолжительности ее жизни до 7 лет) приходится около 25—30%, то в культурах до 5 лет с высокой сомкнутостью хвоя практически живет только два

Таблица 4
Динамика прироста и опада (отпада) надземной массы в 5-летних культурах на примере варианта 1 (ц/га)

	Возраст, лет				Итого
	1—2	3	4	5	
<i>Хвоя</i>					
Прирост	51,2	49,6	57,8	61,4	222
Опад	—	29,6*	51,9	44,5	126
<i>Древесина стволиков и ветвей</i>					
Прирост	17,8	32,6	45,2	117,1	212,7
Отпад	—	6,7*	24,7	24,7	56,1
Всего прироста	51,2	82,2	103,0	178,5	434,7
опада и отпада	—	36,3	76,6	69,2	182,1

* Опад и отпад за 3 года.

года. При этом на долю однолетней хвон в конце вегетационного периода приходится около 70%. Таким образом, в молодых культурах годичный прирост хвон в 2,5—3 раза выше, чем в спелых древостоях.

Темпы накопления древесной массы в культурах до 5 лет в среднем за год составляют около 4 т/га, за последние два года — около 8 т/га.

В чрезмерно густых посевах, как и в 12-летних культурах [1], уже в 5-летнем возрасте вес массы надземных частей меньше, чем в более редких (см. табл. 3). На основании этого, а также при сравнении наших данных с материалами В. К. Макенко [9] можно предположить, что в еще более редких посевах уже с 3 лет биомассы будет накапливаться на 1 га не меньше, если не больше.

Таким образом, в насаждении в первые же годы накапливается значительное количество биомассы. Темпы ее прироста в абсолютных единицах не уступают темпам во взрослых древостоях или даже выше. Это дает основание сделать важный биологический вывод о чрезвычайно больших потенциальных возможностях фотосинтеза фитоценозов сосны в начальный период их жизни.

Знание этих возможностей и совершенствование методов выращивания леса с первых лет жизни — один из основных путей наиболее полного и рационального использования потенциальных ресурсов почвы, влаги, солнечной энергии и биологических особенностей сосны с целью выращивания насаждений, обеспечивающих в любом возрасте накопление максимально возможного количества биомассы с единицы площади.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
22/XI 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Тимофеев В. П. 1970. Продуктивность лесных насаждений в молодом возрасте. — Лесоведение, № 6, 3—13.
2. Зражевский А. И., Крот Е. И. 1955. Роль соснового насаждения в накоплении азота, фосфора и калия в почве. — Тр. Ин-та леса АН СССР, 24, 195—203.
3. Габеев В. Н. 1969. Фитомасса 10-летних культур сосны. — Лесоведение, № 3, 75—78.

4. Ахромейко А. И. 1950. Бузулукский бор. т. III. М.—Л., Гослесбумиздат. 264 с.
 5. Иванов Л. А., Сирина А. А., Жмур Д. Г., Цельникер Ю. Л. 1951. Об определении транспиративного расхода древостоя леса.— Бот. ж., 36, № 1, 5—20.
 6. Савина А. В. 1961. Физиологическое обоснование рубок ухода. М.—Л., Гослесбумиздат. 98 с.
 7. Пинчук А. М. 1965. Влияние густоты древостоя на развитие ассимиляционного аппарата сосны.— В сб.: Леса Подмосковья. М., «Наука», с. 115—131.
 8. Воронков Н. А. 1970. Запасы хвой в культурах сосны в связи с их возрастом и водным режимом.— Лесоведение, 37—45.
 9. Макненко В. К., Степанов Э. В. 1973. Продуктивность сеянцев сосны обыкновенной в условиях питомников Кузбасса.— В кн.: Лесоводственные и экономические проблемы использования и воспроизводства лесных ресурсов Западной Сибири. Новосибирск, с. 88—89.

V. N. Gabeev

PRODUCTIVITY AND BIOMETRIC INDICES OF PINE CULTURES AT THE EARLY AGE

The aboveground phytomass and dependence of weight needle from diameter and weight wood (trunks and branches) trees was studied in the 2—5-year old *Pinus sylvestris*. Cultures have been grown by sowing seeds.

Analysis of data on the productivity of young pine cultures showed that rate of annual accumulation phytomass was very high.

The relation between needle weight and diameter and wood weight of trees has been expressed by parabola formula of the first and second order.

УДК 631.0.55

Ю. Б. АЛЕКСЕЕВ

СТРОЕНИЕ НАСАЖДЕНИЙ ПРИПОСЕЛКОВЫХ КЕДРОВНИКОВ

В насаждениях припоселковых кедровников южнотаежного Приобья выделено три типа строения древостоев: таежный, окультуренный и промежуточный. Приведены таксационные и статистические показатели по типам строения и дана схема типов строения насаждений. Основное внимание уделено морфометрическим параметрам кроны.

Припоселковые кедровники южнотаежного Приобья, известные своей высокой орехопродуктивностью, сформировались в результате многолетнего хозяйственного воздействия. На протяжении десятков лет человек охранял массивы припоселковых кедровников от пожаров, вырубал сопутствующие породы, фаутовые деревья, сухостой. Все проводившиеся работы были вызваны хозяйственными потребностями и велись бессистемно, но при любой рубке кедр шадил. Осветление кедр в основном положительно сказалось на состоянии кедровых древостоев и их орехопродуктивности [1—3]. В результате неоднородного хозяйственного давления в припоселковых кедровниках сформировались насаждения, различные по динамике и строению.

Таблица 1

Таксационная характеристика пробных площадей

Тип строения насаждений	№ пробной площади	Состав, возраст	Преобладающий элемент леса			Бонитет, тип леса	Полнота	Запас сырья	
			порода	высота, м	диаметр, см			растущего леса, м³	сухостойного леса, м³
Таежный	7	8К(137) 2Е(113) ед. Б	К	20,7	32,6	III, кедровник низкоразнотравный	0,98	478 3	603
Промежуточный	2	10К(101)+Е(105) ед. С	К	22,5	40,4	II, кедровник низкоразнотравный	0,75	415	286
Окультуренный	8	10К(96)	К	21,4	49,1	II, кедровник низкоразнотравный	0,52	261	132

В настоящей работе по данным 15 пробных площадей, заложенных в лесных дачах Томского и Шегарского лесхозов, приведен анализ строения насаждений припоселковых кедровников южнотаежного Приобья. Пробные площади заложены в древостоях I—IV классов бонитета разнотравной и мшистой групп типов леса [4, 5]. На пробных площадях все деревья нумеровали, картировали с проекциями кроны. У 25—30 учетных деревьев кедр и 3 средних деревьев остальных элементов леса измеряли диаметр, высоту, протяжение кроны, отмечали форму кроны. По методике В. В. Лебединского [6] получены данные о площади вертикального сечения и объеме кроны. Возраст определяли при помощи бурава Пресслера. Принята классификация древостоев по возрастной структуре Н. Ф. Петрова [7].

Имеющийся материал позволил отнести насаждения припоселковых кедровников по степени хозяйственного воздействия к трем типам строения: 1) таежный; 2) промежуточный; 3) окультуренный.

Ниже приводятся данные пробных площадей, характеризующие разные типы строения насаждений (табл. 1).

Кедровники таежного типа. Из-за удаленности от поселений влияние человека на динамику и морфоструктуру рассматриваемых древостоев незначительно.

Для них характерны примесь в составе других пород (2—4 единицы), наличие сухостоя, разновозрастность, высокие полноты и запасы древесины, большое количество деревьев на единицу площади (400—600 шт/га). Стволы малосбежисты, полнокровны, кроны высоко подняты над землей, слабо развиты, часто однобоки, сжаты в горизонтальной плоскости (рис. 1, а). Диаметры кроны кедр в 130-летних насаждениях составляют 4,0—4,6 м, а средние объ-

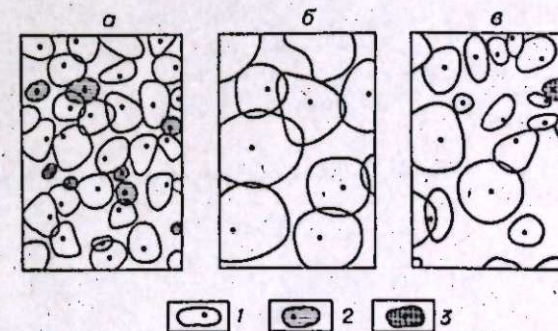


Рис. 1. Горизонтальная структура различных типов строения насаждений (фрагменты пробных площадей 20×30 м).

а) таежные кедровники, б) окультуренные, в) промежуточного типа строения. 1 — кедр, 2 — ель, 3 — сосна.

Таблица 2

Статистические показатели древостоев по типам строения насаждений

Тип строения насаждений	№ пробной площади	Статистические показатели	Возраст, лет	Диаметр ствола, см	Высота ствола, м	Протяжение кроны, м	Диаметр кроны, м	Вертикальная проекция кроны, м ²	Объем кроны, м ³
Тасжный	6	M_0	137,4	32,6	20,7	12,1	4,3	34,7	111,0
		m_M	6,8	0,9	0,7	0,6	0,1	2,9	12,5
		σ	38,2	13,6	3,9	3,7	1,4	22,9	108,5
		C	27,8	41,9	18,9	30,6	34,0	66,2	98,6
Промежуточный	2	M_0	101,0	40,4	22,5	14,5	5,5	51,2	238,0
		m_M	1,9	0,7	0,4	0,6	0,1	4,3	17,1
		σ	10,4	9,6	2,4	3,5	1,5	31,9	159,0
		C	10,3	23,8	11,0	23,8	27,6	62,0	67,0
Окультуренный	8	M_0	96,5	49,1	21,4	17,4	7,4	110,2	609,0
		m_M	1,9	0,7	0,3	0,4	0,1	4,4	48,6
		σ	9,7	7,1	1,6	2,0	1,4	28,4	309,0
		C	10,0	14,5	7,6	11,2	18,7	25,6	50,7

Примечание. M_0 — среднее значение признака; m_M — основная ошибка среднего; σ — среднеквадратическое отклонение; C — коэффициент вариации.

емы крон 110—160 м³. Ввиду разновозрастности значительны коэффициенты вариации деревьев по диаметру ствола (27—42%) и высоте (11—19%), что характерно для естественных древостоев кедр. [7, 8]. Велико варьирование и по морфометрическим параметрам кроны. Так, коэффициенты изменчивости по диаметру кроны лежат в пределах 25—35%, а по объему кроны — 60—100% (табл. 2). Уравнения связи диаметра кроны с диаметром ствола близки к предложенному Л. Ф. Правдиным [9] для кедра уравнению $d_{кр} = 0,1d_{1,3} + 1,0$ (табл. 3). Специфика строения и морфологические особенности подобных насаждений указывают на то, что рассматриваемые лесные сообщества слабо затронуты хозяйственной деятельностью человека и в настоящее время находятся на различных этапах восстановительно-возрастной динамики [10, 11].

Окультуренные кедровники. Расположены вблизи границ поселений. Возраст кедра, когда произведена вырубка угнетающего полога, 15—40 лет. Сравнительно небольшое количество оставшегося кедра (90—200 шт/га) при равномерном его размещении позволило развиваться деревьям в условиях свободного стояния. Окультуренные кедровники по составу чистые, одновозрастные, имеют полноты 0,3—0,7,

Таблица 3

Параметры связи с диаметром ствола на высоте груди диаметра кроны, объема кроны по типам строения насаждений

Тип строения насаждений	№ пробной площади	Параметры связи с диаметром ствола на высоте груди							
		диаметр кроны, м				объем кроны, м ³			
		r	a	σ	$\sigma_{ур}$	r	a	σ	$\sigma_{ур}$
Тасжный	6	0,73	0,096	+1,18	1,00	0,78	4,6	—39	68,0
Промежуточный	2	0,72	0,125	+0,45	1,06	0,80	11,2	—215	95,0
Окультуренный	8	0,74	0,131	+1,05	0,91	0,81	29,6	—842	183,0

Примечание: r — коэффициент корреляционной связи с диаметром ствола на высоте груди; a и σ — коэффициенты прямой $y = ax + b$; $\sigma_{ур}$ — сигма уравнения.

запасы древесины небольшие, кроны хорошо развиты, правильной формы (см. рис. 1, б), значительны сбеги ствола и его диаметр. И если диаметр ствола в окультуренных древостоях в 1,3—1,5 раза больше, чем в тасжных, то диаметр кроны в 1,5—2,0, а объем кроны в 4—7 раз превышает эти же показатели естественных насаждений. Коэффициенты вариации по диаметру ствола (14—20%) и его высоте (8—9%) в 100—120-летних окультуренных кедровниках намного ниже, чем в древостоях тасжного типа. Ниже также изменчивость по морфометрическим показателям кроны (табл. 2). Значительны различия и по характеру связи параметров кроны с диаметром ствола. Стволы одного диаметра в окультуренных кедровниках несут в 2—3 раза больший ассимиляционный аппарат, чем в насаждениях тасжного типа (табл. 3, рис. 2).

Кедровники промежуточного типа строения представляют собой лесные сообщества, где пространства с загущенными куртинами деревьев чередуются с площадями с более или менее свободным и равномерным их размещением (см. рис. 1, в). Такая мозаичность вызвана бессистемным вмешательством человека в жизнь леса. Рассматриваемые насаждения сочетают в себе черты строения тасжного и окультуренного типов. По местоположению, числу деревьев на единицу площади, составу, полноте, запасу, по морфометрическим показателям ствола и кроны, а также по характеру связи пространственных параметров кроны с диаметром ствола насаждения промежуточного типа строения занимают среднее положение между тасжными и окультуренными кедровниками (табл. 2, 3, рис. 2). Вариабельность же всех рассматриваемых признаков, несмотря на преобладание насаждений с простой возрастной структурой, находится на уровне древостоев тасжного типа, что объясняется искусственно созданными неравномерными условиями для отдельных особей.

Строение припоселковых кедровников характеризуется участием в сложении древостоев большого количества многовершинных деревьев. Это в значительной степени определяет их высокую орехопродуктивность. Многовершинных деревьев в насаждениях промежуточного типа строения 40—60%, а в насаждениях окультуренного 70—100%. Отметим, что в тасжных древостоях доля двух-трехвершинных деревьев колеблется от 2 до 12% [12]. Высокий процент интенсивной эксплуатации деревьев в припоселковых кедровниках вызван интенсивной эксплуатацией последних. В условиях разреженных побегов крону с мощным жестким генеративным ярусом, что обеспечивает высокую орехопродуктивность многовершинных деревьев. В целом семенная продуктивность многовершинных деревьев в 2—3 раза выше одновершинных.

Влияние антропогенных факторов отразилось в первую очередь на развитии кроны и на возрастной структуре насаждений припоселковых кедровников. Поэтому для отнесения отдельного насаждения к тому или иному типу строения мы предлагаем пользоваться среднеекватрическими отклонениями возраста и протяжения кроны (табл. 4).

Маршрутное обследование части припоселковых кедровников показало, что наибольшее распространение получили насаждения промежуточного типа строения, за ними следуют тасжные кедровники, а затем окультуренные.

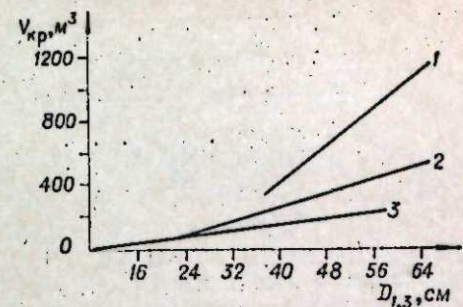


Рис. 2. Соотношение диаметра ствола и объема кроны.

1 — в окультуренных кедровниках, 2 — в насаждениях промежуточного типа строения, 3 — в тасжных кедровниках.

Таблица 4

Тип строения насаждений	Возраст (σ), лет	Протяжение кроны (σ), м
Таежный	Более 12	2,1 и более
Промежуточный	До 12	2,1 и более
Окультуренный	До 12	2,0 и менее

Примечание. σ — среднеквадратическое отклонение признака.

Ранее отмечалось [13], что наибольшей орехопродуктивностью в припоселковых кедровниках южнотаежного Приобья обладают насаждения, разреженные смолоду, с равномерным размещением деревьев по площади, насаждения, где кроны хорошо развиты, густо охвоены, правильной формы. По нашей классификации это окультуренные кедровники.

ВЫВОДЫ

1. Припоселковые кедровники южнотаежного Приобья сложены неоднородными по динамике и строению насаждениями. Выделено три типа строения кедровников: таежный, промежуточный и окультуренный.
2. Наиболее распространены в припоселковых кедровниках насаждения промежуточного типа строения.
3. Окультуренные кедровники могут служить эталонами хозяйственной деятельности человека при создании орехопродуктивных древостоев на базе существующих кедрово-лиственных насаждений.

Биологический институт
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
28/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Барышевцев В. В. 1917. Кедровники — плодовые сады. — Лесной ж., Пг., вып. 1—2, 35—55.
2. Крылов Г. В. 1971. Народнохозяйственное значение кедровых лесов и задачи лесоводственной науки. — В сб.: Использование и воспроизводство кедровых лесов. Новосибирск, «Наука» с. 5—15.
3. Некрасова Т. П. 1971. Припоселковые кедровники как потенциальная база семеноводства кедра сибирского. — Сб.: Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири. Новосибирск, с. 248—255.
4. Крылов Г. В., Потапович В. М., Кожеватова Н. Ф. 1958. Типы леса Западной Сибири. Новосибирск, 211 с.
5. Бех И. А. 1972. Лесоводственная характеристика кедровых лесов южнотаежного Приобья. — Тр. Ин-та СО АН СССР. Новосибирск, «Наука», вып. 15, 171—178.
6. Лебединский В. В. 1972. Определение пространственных параметров кроны растущих деревьев. — Лесоведение, № 6, 69—76.
7. Петров Н. Ф. 1970. Новые теоретические основы классифицирования древостоев по возрастному строению. — В сб.: Лесоводственные исследования в лесах Сибири. Красноярск, вып. 2, 72—81.
8. Семечкин И. В. 1963. Особенности таксации древостоев в связи с типами возрастной структуры. — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, М., 66, с. 3—18.
9. Правдин Л. Ф. 1963. Селекция и семеноводство кедра сибирского. — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, М., 62, с. 5—21.
10. Колесников Б. П., Смолоногов Е. П. 1960. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральяского Приобья. — В кн.: Проблемы кедра. Новосибирск, изд. СО АН СССР, с. 21—32.
11. Седых В. Н. 1974. Динамика кедровых лесов среднетаежного Приобья (Тюменская область). — Автореф. канд. дис. Свердловск, с. 31.
12. Правдин Л. Ф. 1963. Итоги работ по изучению плодоношения кедра сибирского. — Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР, М., 62, с. 174—189.
13. Седых В. Н. 1970. Некоторые особенности строения припоселковых кедровников. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 169—170.

Yu. B. Alekseev

STRUCTURE OF THE *PINUS SIBIRICA* STANDS NEAR THE SETTLEMENTS

There are three types of the structure of the stands: taiga, cultured and intermediate. Indices on valuation and statistics have been proposed according to the structural types, the scheme of the latter has been proposed as well. A special attention has been paid to the morphometric crown parameters.

УДК 634.0.266

В. П. ПОПОВ, О. С. ПОПОВА

РОСТ И РАЗВИТИЕ ТОПОЛЯ БАЛЬЗАМИЧЕСКОГО В ЗАЩИТНЫХ НАСАЖДЕНИЯХ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

В работе рассматриваются вопросы роста и развития тополя бальзамического в лесных полосах Северного Казахстана при площади питания одного дерева 8 и 12 м².

Делается вывод о том, что изменение площади питания в пределах изучаемой с наличием кустарника в опушечных рядах не влияет существенно на рост тополя в высоту до 14-летнего возраста. На основе расчета долговечности тополя предполагается дальнейший лучший рост его в насаждениях с большей площадью питания и меньшим числом рядов.

Улучшение условий питания деревьев в защитных насаждениях сухой степи включает в себя не только уменьшение густоты стояния их на единице площади, но и сокращение числа рядов.

Полезащитное лесоразведение — неотъемлемая составная часть комплекса мероприятий по повышению интенсификации сельского хозяйства в зоне сухих степей.

Наукой и практикой полеззащитного лесоразведения доказано преимущество узких разреженных насаждений в засушливых степях. Они обеспечены большей площадью питания, экономичнее и продуктивнее по своим защитным свойствам. Имеется и противоположное мнение, согласно которому узкие лесные полосы считаются недолговечными и маложиизнеспособными. Причина разногласия заключается в том, что опыт применения их крайне невелик. Изучение роста и развития древесных пород в таких насаждениях позволит с достаточной достоверностью установить их долговечность, способствовать повышению защитных свойств. Один из основных приемов — изменение площади питания растений, схем смешения.

В связи с этим нами были проведены исследования особенностей роста и развития тополя бальзамического при площади питания одного дерева 8 и 12 м². Объектами исследования служили однородные и смешанные (с березой бородавчатой) насаждения 14-летнего возраста с первоначальной редкой посадкой растений, созданные В. Я. Векшегоновым в совхозе «Московский» Есильского района Тургайской области.

В изучаемых лесных полосах заложены постоянные пробные площади длиной 100 м и шириной по ширине лесной полосы, с последующим проведением сплошного пересчета и взятием модельных деревьев. Ниже приводится описание объектов исследования.

21-я лесная полоса — 6-рядная, главные породы — береза и тополь. Схема смешения: береза — тополь — береза — тополь — береза — жимолость татарская. Схема посадки — $1,75 \times 4,0$ м. Первоначальная густота посадки 1428 стволов на 1 га. В настоящее время сохранность всех пород (с учетом кустарника) — 73%, в том числе тополя — 86, березы — 59, жимолости — 89%. Площадь питания тополя в насаждении 12 м². Тополь характеризуется неплохими показателями роста и развития. Стволы его гладкие, светло-зеленого цвета. Однако в местах старых сучьев отмечены грибковые заболевания в начальной стадии. Ответвленность начинается с 60 см, крона — с 50 см. Береза имеет угнетенный вид. Ее средняя высота 4,35 м, диаметр 5,08 см. Наблюдается хорошее очищение стволов от сучьев. В насаждении много самосева жимолости. В среднем на 1 м² приходится 0,6 штук. Самосев 5-летнего возраста, имеет среднюю высоту 50 см.

Степень задернелости средняя. Общий процент проективного покрытия составляет 50. Из травянистой растительности преобладают сорняки: *Lactuca tatarica* С. А. М., *Agropyrum repens* Р. В., *Artemisia austriaca* Jacq. Размещение их куртинное. Встречаются *Convolvulus awensis* L., *Taraxacum vulgare* (Lam.) Schank., *Verbascum phoeniceum* L.

25-я лесная полоса в отличие от 21-й 8-рядная. Схема смешения: тополь — тополь — тополь — тополь — тополь — тополь — береза — яблоня. Схема посадки — $2,0 \times 5,0$ м. Первоначальная густота посадки 1000 посадочных мест на 1 га. В настоящее время общий процент сохранности пород сохранность тополя — 79%, березы — 33, яблони — 60%. Средняя высота березы 5,73 м, диаметр 8,85 см. Яблоня имеет кустарникообразную форму. Ее средняя высота 1,40 м.

Из травянистой растительности преобладают *Agropyrum repens* Р. В., *Artemisia austriaca* Jacq. Распространение их куртинное. Встречаются *Euphorbia virgata* W. K., *Sonchus arvensis* L., *Potentilla argentea* L., *Linaria vulgaris* Mill., *Lactuca tatarica* С. А. М., *Convolvulus arvensis* L. Общий процент проективного покрытия 25.

24-я лесная полоса — 7-рядная, в обоих опушечных рядах имеет кустарник: в одном жимолость татарскую, в другом жимолость и смородину золотистую. Средняя их высота 1,4 м. Схема ее смешения: жимолость — тополь — тополь — тополь — тополь — жимолость (смородинна). Схема посадки — $1,75 \times 4,0$ м. Первоначальная густота посадки при такой схеме 1428 посадочных мест на 1 га. В настоящее время общий процент сохранности равен 87, в том числе тополя — 83. Площадь питания одного растения 8 м². Из травянистой растительности в насаждении преобладают *Artemisia austriaca* Jacq., *Agropyrum repens* Р. В. Встречаются *Convolvulus awensis* L., *Lactuca tatarica* С. А. М., *Sonchus arvensis* L., *Tragopogon pratensis* L. Расселение по площади равномерное. Общий процент проективного покрытия составляет 25.

Детальное обследование лесных полос показало, что тополь в 21-й лесной полосе характеризуется наиболее благоприятными условиями произрастания. При равной площади питания с 25-й лесной полосой тополь в 21-й имеет лучшее водобеспечение. Береза, по нашим данным, отличается более экономным расходом влаги. К тому же это насаждение более узкое благодаря меньшему числу рядов. В данном случае конструктивные особенности создания его сыграли решающую роль. Следует отметить, что хотя в данной зоне запас влаги в почве и достаточен для роста молодых посадок [1, 2], необходимо иметь в виду и большую величину транспирации вследствие интенсивного ветрового режима. По данным многолетних наблюдений Есильской метеостанции, средняя годовая скорость ветра 4,6 м/с, в том числе за вегетационный сезон 4,3 м/с. Величина испаряемости, рассчитанная по формуле Н. Н. Иванова [3], — 678 мм, значительно превышает количество

выпадающих осадков — 245 мм.

В результате анализа хода роста модельных деревьев нами получены данные о том, что наиболее интенсивным ростом отличаются насаждения в первое пятилетие после посадки. Эти данные согласуются с выводами Л. А. Князевой [4]. Во второе пятилетие прирост снижается в среднем на 10%, в третье — до 40%. В целом же наиболее интенсивное снижение роста наблюдается начиная с 7 лет, хотя в отдельные годы и происходит возрастание прироста (рис. 1). На его величину в основном влияют сложившиеся климатические особенности года, при этом главное — количество выпавших осадков (рис. 2). Тополь — быстрорастущая древесная порода и в силу своих биологических особенностей резко реагирует на водообеспеченность и почвенное плодородие. В связи с этим средние величины текущего прироста, взятые по однолетним периодам по высоте и диаметру, имеют скачкообразный характер. Максимальный текущий прирост по высоте отмечен в 6-летнем возрасте независимо от площади питания и конструктивных особенностей лесных полос.

В насаждениях с редкой первоначальной посадкой, как и в загущенных (с площадью питания одного дерева 2,5—4 м²), отмечается неравномерность в росте деревьев в высоту и по диаметру в зависимости от их местоположения в насаждении, хотя и выраженная более слабо. Так, в изучаемых лесных полосах деревья в опушечных рядах отличались большей толщиной (табл. 1). Наивысшая высота наблюдалась у ряда с заветренной стороны*, по направлению к наветренной стороне высота постепенно прогрессивно снижалась. В среднем уменьшение от одного опушечного ряда к другому колебалось от 7 до 17%, что объясняется разными запасами почвенной влаги. Снежный шлейф в крайнем заветренном ряду имел максимальную величину. Например, по данным снегомерной съемки 1974 г. запас воды в снеге в наветренном ряду 25-й лесной полосы составлял 218 мм, в заветренном — 332 мм. Соответственно этому изменялась и влажность почвы. К началу вегетационного периода на наветренной опушке двухметровый почвенный слой содержал 618,4 мм влаги, на заветренной — 665,7 мм.

Проведенные исследования позволяют предположить, что изменение площади питания в пределах изучаемой, изменение числа рядов в лесных полосах не оказывают существенного влияния на рост тополя в высоту (см. рис. 1). В 14-летнем возрасте деревья характеризуются одинаковой высотой (табл. 2).

В 21-й лесной полосе тополь отличается более развитой кроной. Величина ее проекции на 5—10% выше, чем у деревьев 24-й и 25-й лесных полос. Его крона имеет не только большие размеры, но и большую массу. Свежий вес всех ветвей составляет 26,5 кг, в то время как у то-

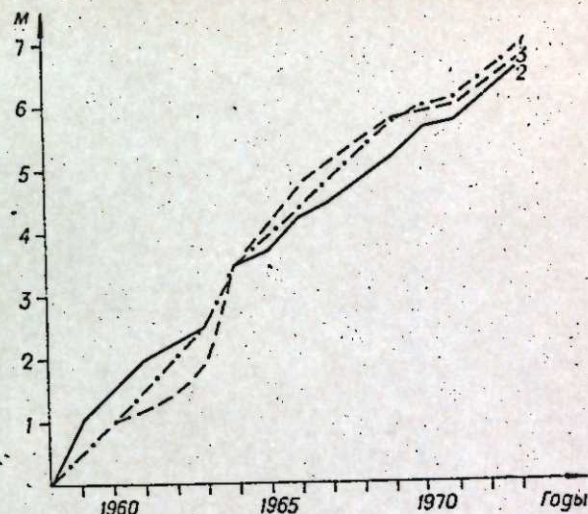


Рис. 1. Рост тополя в высоту в лесных полосах. 1 — 21-я лесная полоса; 2 — 24-я лесная полоса; 3 — 25-я лесная полоса.

* Заветренная сторона нами взята по преобладанию зимних ветров.

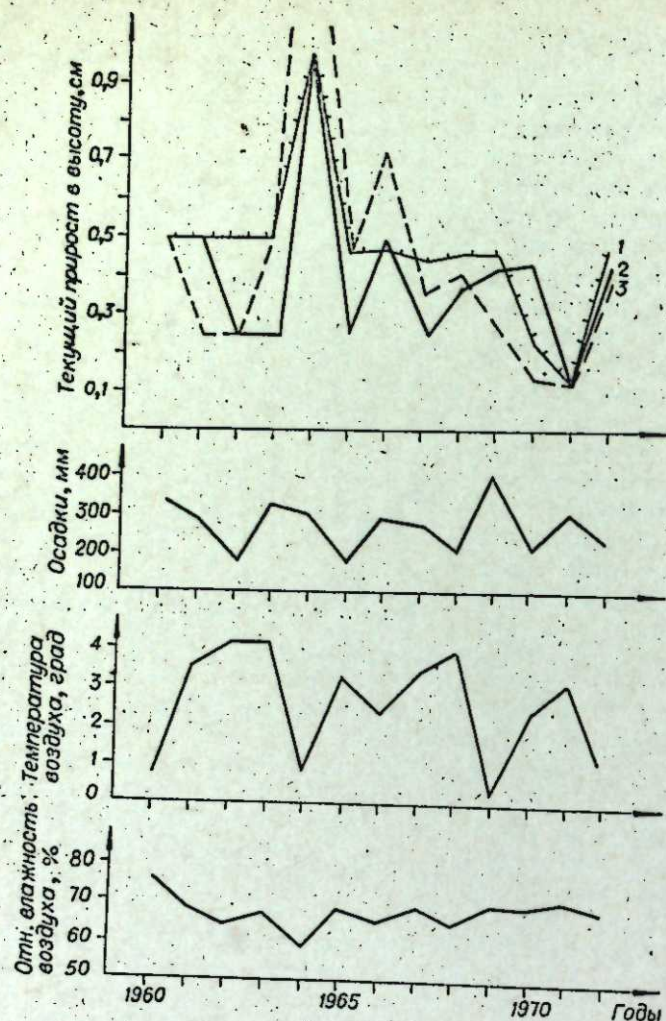


Рис. 2. Текущий прирост в высоту у тополя и погодные условия в годы роста. Обозначения те же, что и на рис. 1.

поля в 24-й лесной полосе — 13,4 кг, в 25-й — 15,9 кг. (Влажность древесины сучьев тополя по насаждениям изменялась незначительно и не повлияла на закономерности веса ветвей.) Благодаря этому тополь в 21-й лесной полосе характеризуется наивысшей листовой массой, в результате чего может синтезировать органическое вещество в большем объеме. Действительно, если в 21-й лесной полосе свежая листовая масса одного дерева равняется 15,01 кг, то в 24-й — 11,0, в 25-й — 13,1 кг. В то же время схема смешения 21-й лесной полосы (чередование березы с тополем) придавала ей большую степень ажурности, так как по сравнению с тополем береза имеет более ажурную крону. Ее ветропроницаемость в состоянии полного облиствения составляет 63%, у 25-й лесной полосы — 50%, у 24-й — 34%. Уменьшение густоты стояния растений на единице площади почти на 30% в 21-й и 25-й лесных полосах по сравнению с 24-й позволяет деревьям размещаться более равномерно, разреженно. Увеличение ветропроницаемости 21-й лесной полосы, уменьшение количества в ней рядов способствуют еще большему возрастанию освещенности. По данным Гаст [5], образование сухого вещества увеличивается почти прямо пропорционально интенсивности света.

Таблица 1

Линейные показатели роста тополя в зависимости от местоположения ряда в насаждении

№ лесной полосы	Ряды							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Средняя высота, м								
25	6,40	6,43	6,47	6,53	7,20	7,71	—	—
21	—	6,48	—	6,98	—	—	—	—
24	—	6,33	6,56	6,77	6,47	7,09	—	—
Средний диаметр на высоте 1,3 м, см								
25	10,60	9,89	9,90	10,52	11,74	14,96	—	—
21	—	12,42	—	12,64	—	—	—	—
24	—	11,20	10,18	10,80	10,37	12,96	—	—

Все это послужило причиной того, что при одинаковых высотах тополь в 21-й лесной полосе имел явные преимущества в росте по диаметру по сравнению с другими изучаемыми насаждениями (см. табл. 2).

Повышенная величина органической массы деревьев тополя в 21-й лесной полосе определяет и более высокую ее жизнеспособность. Об этом свидетельствует величина продуктивности камбия, которая характеризует деятельность меристематических тканей и отражает состояние дерева. Она представляет собой отношение прироста древесины по объему за год к площади камбиальной ткани. Определение показало, что с увеличением возраста насаждений происходит ее уменьшение. На деятельность камбия влияют в первую очередь погодные условия, поэтому в отдельные годы она несколько возрастает. Ее кривая имеет не плавный, а скачкообразный характер, как бы повторяя собой кривую текущего прироста.

С. С. Пятницким [6] установлено, что при неблагоприятных условиях снижение продуктивности камбия идет значительно быстрее, вследствие чего дерево оказывается менее долговечным. В нашем опыте более резкое ее сокращение отмечено в 24-й и 25-й лесных полосах, т. е. тополь в 21-й лесной полосе более жизнеспособен (рис. 3).

Пользуясь способом С. Я. Краевого [7], мы попытались, хотя и весьма ориентировочно, рассчитать долговечность тополя в защитных насаждениях в зависимости от изменения площади питания и схем смешения, числа рядов. Расчет произведен на основе сопоставления среднего прироста модельных деревьев за 10 лет и средней величины его уменьшения начиная с 6-летнего возраста, так как до этого снижение прироста у тополя в лесных полосах не наблюдалось. Полученная величина долговечности тополя в защитных насаждениях при разрежен-

Таблица 2

Показатели роста тополя в лесных полосах

№ лесной полосы	Площадь питания 1 дерева, м ²	Средняя высота, м	Средний диаметр на высоте 1,3 м, см	Проекция кроны, м	
				вдоль ряда	поперек ряда
25	12	6,78±0,07	11,25±0,22	3,93±0,049	3,93±0,035
21	12	6,73±0,15	12,58±0,39	4,00±0,076	4,24±0,066
24	8	6,63±0,05	11,13±0,19	3,74±0,056	3,74±0,056
НСР ₀₅		0,40	1,13	0,27	0,23

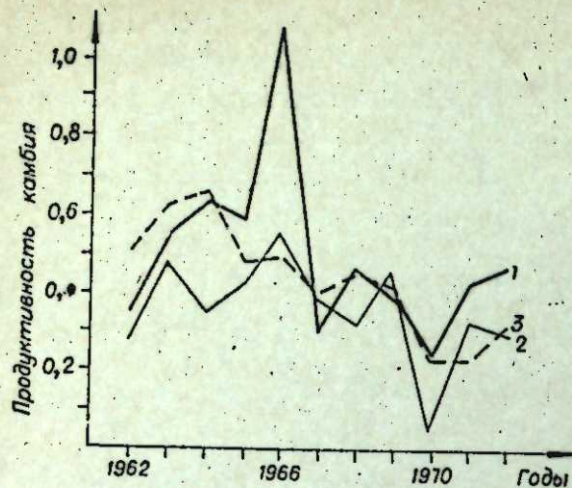


Рис. 3. Продуктивность камбия тополя в лесных полосах на темно-каштановых тяжелосуглинистых слабосолонцеватых почвах.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

шей существенной разности, в будущем следует ожидать значительного отставания в росте деревьев 24-й и 25-й лесных полос по сравнению с деревьями 21-й.

Изложенное выше позволяет заключить, что основное решающее условие успешного полевосащитного лесоразведения в сухих степях — это создание лесных полос с учетом их конструктивных особенностей, не только контроль водообеспеченности, но и создание оптимальных условий для их роста и развития.

Под улучшением условий питания деревьев в защитных насаждениях следует подразумевать не только уменьшение густоты стояния их на единице площади, но и сокращение числа рядов.

Уменьшение ширины (рядности) лесных полос способствует не только повышению их жизнестойкости, но и увеличению эффективного влияния на прилегающие поля, поскольку в таких полосах ветропроницаемость приближается к оптимальной.

Институт леса и древесины
СО АН СССР,
Красноярск

Поступила в редакцию
15/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Федорова А. И., Карпова Н. В. 1966. Динамика влажности почвы под различными участками в Целиноградской области. — В сб.: Защитное лесоразведение в Сибири и Северном Казахстане. Красноярск, с. 71—86.
2. Акимов Е. А. 1972. Расходование почвенной влаги тополем болззамическим в полевосащитных лесных полосах при различной площади питания. — В сб.: Изучение при-роды лесов Сибири. Красноярск, с. 212—216.
3. Иванов Н. Н. 1954. Об определении величин испаряемости. — Известия ВГО, 86, 2, 189—195.
4. Князева Л. А. 1970. Защитное лесоразведение в сухой степи. М., «Лесная промышленность», 81 с.
5. Gast P. R. 1930. A thermoelectric radiometer for silvical research with preliminary results on the relation of insolation to the growth of white pine — Haward Forest Bull., 14, 73—76.
6. Пятницкий С. С. 1955. Жизнестойкость, долговечность и возобновляемость лесных насаждений в степи. — Зап. Харьковского сельскохоз. ин-та им. В. В. Докучаева. Харьков, 10, 3—14.
7. Краевой С. Я. 1970. Эколого-физиологические основы защитного лесоразведения в полупустыне. М., «Наука», 240 с.

V. P. Popov, O. C. Popova

THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF POPLAR (*POPULUS BALSAMIFERA* L.) IN PROTECTIVE PLANTING OF NORTHERN KAZAKHSTAN

The growth and development of poplar (*Populus balsamifera* L.) in forest belts of the Northern Kazakhstan was analyzed when feeding area of single tree being 8 and 12 sq m.

It has been demonstrated that the increase in viability and longevity of forest belts was due to the decrease in their width.

УДК 581.175

Т. П. НЕКРАСОВА

РЕФРАКТОМЕТРИЧЕСКИЙ ИНДЕКС КОНЦЕНТРАЦИИ КЛЕТОЧНОГО СОКА У КЕДРА СИБИРСКОГО

Показана возможность применения рефрактометрического метода изучения концентрации клеточного сока (ККС) к хвойным растениям.

В хвое кедрового ККС колебалась от 4,0 до 14,0%, в среднем составляла 8,7%, в женских стробилах во время цветения — 13,2%. В пределах кроны дерева ККС в хвое возрастает с повышением ее возраста. В кронах взрослых деревьев проявляется закон Заленского: более высокой ККС отличается хвоя верхних ветвей в сравнении с нижними. В хвое этот показатель находится в обратной зависимости от ее влажности. Изменчивость по этому признаку однолетних деревьев изученной популяции кедрового сибирского была незначительной ($C_v = 6,11\%$).

При характеристике физиологического состояния растений существенная роль отводится водному режиму. В числе различных показателей водообеспеченности исследуются сосущая сила, осмотическое давление и концентрация клеточного сока (ККС).

В поисках наиболее простого и точного метода оценки водообеспеченности, необходимой для установления сроков полива сельскохозяйственных растений, исследователи пришли к выводу о возможности использования рефрактометрической оценки ККС в отжатом соке из листьев [1—5]. Этот метод наиболее удобен в полевых исследованиях.

Однако метод имеет и недостатки, связанные с тем, что рефрактометром определяется не истинная ККС, а оптическая характеристика среды сложного биохимического состава, условно приравняемая к оптической характеристике сахарозы [6, 7]. Методическая работа Л. А. Филиппова [7] показала, что рефрактометр несколько завышает данные, но соотношение их с истинной концентрацией, определенной по сухому остатку, постоянно, а для яблони данные, полученные двумя методами, даже совпали. Установлена также высокая прямолинейная зависимость между осмотическим давлением и ККС, несколько меньшая — между сосущей силой и ККС. Уточняя терминологию, Л. А. Филиппов предложил говорить о рефрактометрическом индексе ККС. Этой рекомендации мы и следуем в данной статье, но для краткости обозначаем его ККС.

Автор рефрактометрического метода изучения ККС М. Ф. Лобов подвел первые итоги исследований этого вопроса [8]. Он отметил, что ранее были установлены некоторые общие закономерности, например обратная зависимость ККС от водообеспеченности растения или отдельных органов; повышение градиента ККС от нижних листьев к верхним в пределах одного растения (так называемый закон Заленского); способность растения регулировать ККС между отдельными органами и др. Он выяснил, что активные ростовые процессы у всех растений происходят при низком осмотическом давлении, не превышающем 8 атм, тогда как в созревающих плодах оно составляет 15 атм (что соответствует приблизительно 10 и 18% ККС.— Т. Н.).

В обширных исследованиях плодоношения яблони [9] было выявлено значение высокой ККС для закладки генеративных органов.

У хвойных ККС почти не изучалась. Исследователи отдавали предпочтение другим методам, определяли сосущую силу или осмотическое давление. Такие данные имеются для лиственницы сибирской, сосны обыкновенной, кедра сибирского и пихты сибирской [10, 11]. К сожалению, они не могут быть пересчитаны на ККС, так как соотношение между этими показателями у хвойных неизвестно. Вместе с тем рефрактометрический метод оценки ККС имеет большие перспективы благодаря его чувствительности, простоте и возможности использования в полевых условиях.

В 1973 г. автором проведены работы разведочного характера, имевшие целью: 1) выяснить возможность получения сока из хвои и его рефрактометрирования; 2) получить некоторые сведения о закономерностях изменения величины ККС в кроне дерева, в насаждении и сезонном аспекте. Работы велись в Бибеевском лесничестве Болотинского лесхоза Новосибирской обл. (подзона южной тайги).

МЕТОДИКА

Для получения сока использовался ручной пресс, изготовленный согласно описанию, данному в [12]. Пучок хвои, разрезанный на отрезки длиной 3—4 см, завертывали в кусочек марли в виде патрончика с диаметром, соответствующим ширине камеры пресса. От использования мелко изрезанной хвои мы отказались, так как она забивает отверстие, через которое должна выйти капля, при этом расходуется немало времени на чистку канала после каждого определения. Выжимание сока из хвои требует значительных усилий, особенно при ее пониженной влажности. Первая капля, более светлая и жидкая, имеет меньшую концентрацию, вторая, более темная и густая,— большую. Учитывая это, мы выжимали на нижнюю полупризму рефрактометра две капли и определяли концентрацию смеси из них. Третью каплю из исследуемого объема хвои было уже почти невозможно выжать.

Пробы хвои отбирали в разных случаях в разном количестве деревьев, в зависимости от задачи исследования, но всегда с учетом возраста хвои и места ветви в кроне, что при работе с древесными имеет большое значение. Хвою доставляли в лабораторию либо в пакетах из плотной бумаги, либо не отделенной от крупных ветвей, а в случае взятия модельных деревьев (подроста) стволы привозили целиком. Доставка проб в лабораторию и их обработка занимали от одного до двух часов. За это время существенных изменений в ККС не происходило. Есть данные о том, что даже в сочных листьях овощных растений, помещенных в пробирки, закрытые пробками, ККС оставалась стабильной в течение 3—4 ч [4]. Чтобы ускорить обработку, работали втроем: один подготавливал пробы хвои, второй отжимал сок, третий работал с рефрактометром. Использовали рефрактометр ИРФ-22 с диафрагмой для измерения показателей преломления окрашенных или мутных проб. Показатели рефрактометра переводили в проценты концентрации сахарозы с помощью таблицы и с учетом поправки на температуру окружающей среды. Повторность определений указана ниже. Данные обработаны статистически.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В порядке испытания работы ручного пресса были сделаны пробы, которые показали, что из хвои кедра сок отжимается легче, чем из хвои сосны, а из хвои пихты его отжать не удалось. В однолетней хвое взрослой сосны 16 июня ККС составила 10,6%, а в молодых шишечках.

только что сомкнувшихся чешуйки после опыления,—15,5%. В дальнейшем исследование касалось только кедра сибирского.

Прежде всего был поставлен вопрос: каковы фактические величины ККС в хвое кедра сибирского, сопоставимы ли они с ККС у других растений?

На семенном участке кедра 19 июня было подобрано 10 деревьев в возрасте около 60 лет, находящихся в сравнимых условиях произрастания хорошо освещенного леса паркового типа. С каждого дерева брали по две ветки из верхней и нижней частей кроны, ККС определяли в растущей хвое текущего года ($n=20$). Получены следующие данные: $M=8,7\pm 0,12$, среднее квадратическое отклонение 0,53; точность 1,4%, коэффициент вариации 6,1%. Таким образом, в растущей хвое молодого кедра, еще не вступившего в плодоношение, ККС была невысокой, как и у других вегетирующих растений, она не превышала 10%. Низкий коэффициент вариации показывает, что изменчивость этого признака в данной популяции незначительна.

Разовые определения ККС у взрослых плодоносящих деревьев кедра высотой более 20 м 18 и 21 июня показали близкие результаты: ККС в однолетней хвое ростовых побегов составила $9,9\pm 0,48\%$, соседних женских $9,9\pm 0,30$, мужских $10,8\pm 0,32$, а на другом дереве 11,7%. Более высокой была ККС в женских стробилах, находившихся в это время в рецептивной фазе — $13,2\pm 0,53$ и в их черешках $11,6\pm 0,64\%$. Из приведенных данных видно, что в хвое взрослых деревьев ККС несколько выше, различие средних статистически достоверно. Тем более достоверна повышенная ККС в генеративных органах. Это дает возможность использовать ККС в качестве одного из показателей особого физиологического состояния деревьев при изучении генеративной фазы онтогенеза. Развитие этой темы — дело будущих исследований.

Полученные величины ККС близки к приведенным выше данным [8] для многих травянистых и некоторых плодовых древесных растений, они близки также к ККС чайного куста, у которого при благоприятном водном режиме эта величина составляет 8—9%, а повышение ее до 10% свидетельствует о наступлении водного дефицита [13].

Невысокая ККС в хвое кедра сибирского объясняется повышенной обводненностью его тканей и более высоким содержанием свободной воды по сравнению с другими хвойными породами [11]. Во всяком случае, по литературным данным [14, 15], ККС у хвойных в лесостепных посадках значительно выше.

Далее был поставлен вопрос об изменчивости ККС в пределах кроны одного дерева.

В разные сроки были срублены четыре модельных дерева кедра в возрасте около 40 лет из подроста в лесу и на соседних вырубках. ККС определяли в хвое четырех возрастов последовательно по всем мутовкам кроны или через несколько мутовок. Таким путем крону исследовали сверху вниз и от периферии к стволу. Данные по каждой модели имеют самостоятельное значение, так как отражают разные условия произрастания: под пологом леса, на вырубке умеренной интенсивности (50% древостоя) и сплошной; кроме того, июльские сроки относятся к более обеспеченному влагой периоду, чем августовские (см. таблицу).

Абсолютные величины ККС и по этим данным в большинстве случаев не превышают 10%.

Анализ таблицы выявил решительное влияние на ККС возраста хвои, причем это сказывается не только на средних величинах, но и на вариабельности признака. У всех четырех моделей ККС в хвое старших возрастов выше, чем в более молодой, хотя статистической достоверности различие достигает обычно только при сравнении однолетней хвои

Рефрактометрический индекс концентрации клеточного сока в хвое кедрового сибирского, %

№ модели	Характеристика модели	Дата	Число опр.	Статист. показатели	Возраст хвои, лет			
					1	2	3	4
1	Сосняк разнотравный, $H=6,0$ м, $d=6,0$ см, протяженность кроны 5,3 м, возраст 47 лет	24/VII	75	$M \pm m$ σ $m, \%$ C_v	$4,0 \pm 0,22$ 0,8 5,5 21,2	$4,5 \pm 0,41$ 1,5 9,1 34,2	$4,2 \pm 0,36$ 1,2 8,5 29,2	$6,0 \pm 0,58$ 1,9 9,6 32,0
2	Сплошная вырубка сосняка разнотравного, $H=5,2$ м, $d=5,5$ см, протяженность кроны 3,4 м, возраст 35 лет	28/VII	55	$M \pm m$ σ $m, \%$ C_v	$3,8 \pm 0,34$ 1,3 8,9 33,6	$4,7 \pm 0,68$ 2,3 14,5 49,1	$5,6 \pm 0,83$ 2,6 14,8 47,3	$7,4 \pm 0,84$ 2,4 11,3 32,1
3	Вырубка с удалением 50% полога сосны, $H=5,6$ м, $d=7,0$ см, протяженность кроны 5,7 м, возраст 42 г	6/VIII	32	$M \pm m$ σ $m, \%$ C_v	$6,3 \pm 0,74$ 2,2 11,7 35,3	$8,7 \pm 1,27$ 3,6 14,6 41,3	$9,7 \pm 1,20$ 2,9 12,3 30,2	$14,5 \pm 1,60$ 2,8 1,6 11,2
4	Сплошная вырубка сосняка разнотравного $H=2,7$ м, $d=3,5$ см, протяженность кроны 3,0 м, возраст 35 лет	9/VIII	47	$M \pm m$ σ $m, \%$ C_v	$4,0 \pm 0,47$ 1,9 11,9 48,0	$5,4 \pm 0,80$ 3,0 14,9 55,8	$7,8 \pm 1,08$ 3,9 3,0 108,6	—

с трех- и четырехлетней. Эта закономерность проявилась и в хвое ствола. Так, у модели 2 хвоя имела на пяти годичных приростах ствола, ККС колебалась от 3,5% на мутовке 1973 г. до 12,4% на мутовке 1969 г. Таким образом, установленная для травянистых растений обратная зависимость ККС от ростовой активности [8] отчетливо выражена и у кедрового сибирского. Изменчивость признака по длине кроны также связана с возрастом хвои. Наименьшие колебания обнаруживает молодая хвоя, например, у модели 1 коэффициент вариации ККС в однолетней хвое равен 21,2%, в двухлетней — 34,2, в трехлетней — 29,2, в четырехлетней — 32,0%. При этом характерно, что умеренное колебание ККС вокруг средней величины нарушается внезапным резким скачком в сторону повышения концентрации на некоторых ветвях. Например, у модели 1 ККС в двухлетней хвое составляла по дереву в целом около 4,0%, но на одной ветви она повысилась до 9,0%. По-видимому, это связано с началом усыхания хвои, когда еще отсутствуют внешние признаки отмирания. Поэтому и изменчивость ККС в хвое старших возрастов значительно выше. Для сравнительных исследований ККС предпочтительнее основываться на данных по однолетней хвое.

Чтобы выяснить вопрос о сравнимости одно-возрастной хвои верхней и нижней частей кроны, данные по тем же моделям были обработаны в другом сочетании. Срав-

нивали ККС в хвое пяти верхних и нижних мутовок. Оказалось, что у неплодоносящих деревьев в возрасте около 40 лет высотой 5—7 м различия ККС недостаточно выражены. У более взрослых деревьев (старше 60 лет), достигающих высоты около 10 м и вступающих в плодоношение, ККС в хвое с верхней части кроны равнялась 10,1%, а с нижней части — 8,7%, различие достоверно. Этот результат соответствует закону Заленского о повышении ККС от нижних ярусов листьев к верхним, но достоверно проявляется лишь у деревьев, достигших значительного возраста и большой высоты. Это обстоятельство также необходимо учитывать при отборе проб. ККС в листьях кедрового сибирского проявляет столь же высокую степень зависимости от внешних условий, как и ряда цветковых растений [16].

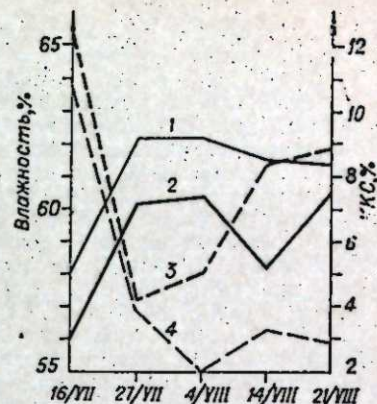
Связь ККС с влажностью хвои показана на рисунке для двухлетней хвои в смешанных пробах с трех деревьев на вырубке и в контроле под пологом сосны. В первой половине июля после длительного сухого периода влажность хвои была пониженной (55—58%), а ККС довольно высокой (10,0—12,0%). Во второй половине июля прошли дожди, влажность хвои к началу августа повысилась до 60—62%, а ККС снизилась до 2,0—5,0%. Новый бездождевой период в начале августа опять понизил влажность, но повысил ККС. В связи с характерной для кедрового сибирского особенностью залегания всасывающих корней в неглубоком верхнем слое почвы [17] влажность хвои чутко реагирует на осадки, это сразу же сказывается на величине ККС.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
19/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Лобов М. Ф. 1948. О концентрации клеточного сока листьев яровой пшеницы при недостаточном водоснабжении. — Тр. Ин-та физиологии растений, 6, вып. 1. М., с. 245—247.
2. Лобов М. Ф. 1949. К вопросу о способах определения потребности растений в воде при поливах. — Докл. АН СССР, 66, № 2, 277—280.
3. Лобов М. Ф. 1957. Диагностирование сроков поливов овощных культур по концентрации клеточного сока. — В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР, с. 147—156.
4. Гарин К. С. 1957. К вопросу определения сроков поливов по концентрации клеточного сока. — В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М., Изд-во АН СССР, с. 157—163.
5. Чуносова В. Н. 1963. Диагностика сроков поливов сахарной свеклы по концентрации клеточного сока. — Физиология растений, X, вып. 2, 234—237.
6. Гусев Н. А. 1960. Некоторые методы исследования водного режима растений. — Тр. Всес. бот. общ. Л., 60 с.
7. Филиппов Л. А. 1970. О величинах концентрации клеточного сока, определяемых при помощи рефрактометра. — Физиология растений, 17, вып. 5, 950—955.
8. Лобов М. Ф. 1951. Соотношение между ростом и концентрацией клеточного сока у растений. — Бот. ж., 36, № 1, 21—28.
9. Коломиец И. А. 1961. Стадийное развитие цветка у высших растений. — В кн.: Морфогенез растений, т. II. М., Изд-во Моск. ун-та.
10. Гирс Г. И. 1965. Физиологические процессы у древесных пород на юге Минусинской котловины в зависимости от состояния корневых систем. — В кн.: Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. Красноярск, с. 59—76.



Концентрация клеточного сока (ККС) и влажность двухлетней хвои.

Влажность: 1 — под пологом леса, 2 — на вырубке; ККС: 3 — на вырубке; 4 — под пологом леса.

11. Судачкова Н. Е., Расторгуева Е. А., Коловский Р. А. 1967. Физиология подростка кедр. М., «Наука», 122 с.
12. Хасанбеков Ч. С., Пономарев В. Д. 1969. Карманный прибор для получения сока растений в полевых условиях. — Физиология растений, 16, вып. 1, 167—168.
13. Филиппов Л. А., Бушин П. М. 1969. Зависимость между влажностью почвы, концентрацией клеточного сока и ростом побегов (флешей) чайного растения. — Физиология растений, 16, вып. 1, 61—65.
14. Расторгуева Е. А. 1971. Годичная динамика водного режима некоторых древесных пород в степных районах Хакасии. — В кн.: Физиолого-биохимические особенности древесных растений Сибири. М., «Наука», с. 77—84.
15. Зайков Г. И. 1964. Сравнительная характеристика лесоводственных свойств елей сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и европейской (*Picea excelsa* Link.) в культурах в лесостепной и степной зонах Омской области и Северного Казахстана. — Тр. Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова, LIV, 125—138.
16. Вальтер Г. О. 1931. Физиологическое и экологическое значение осмотической силы клеточного сока растений. — Собр. статей в честь 25-летия педагогической и общественной работы В. А. Келлера.
17. Некрасова Т. П. 1964. Строение корневой системы кедр сибирского, ее значение в повышении урожая семян. — Тр. по лесному хозяйству Сибири, вып. V. Новосибирск, Изд-во Сиб. отд. АН СССР, с. 145—155.

T. P. Nekrasova

REFRACTOMETRIC INDEX OF THE CELL SAP CONCENTRATION IN SIBERIAN CEDAR PINE

The cell sap concentration (CSC) squeezed out of the needle of young trees fluctuated within the limits 4,0—14,0%, it increased with the needle age. In adult trees CSC in the needle of branches from the upper part of crown is higher than that of the lower. In female strobiles it makes up more than 13%. There is a reverse dependence of CSC on the needle humidity.

Э. В. СТЕПАНОВ

РОЛЬ МЕТАБОЛИТОВ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ХВОЙНЫХ КАК ФАКТОРА СРЕДЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Установлено, что корневые системы всех исследованных видов хвойных — *Pinus sibirica* Mayr., *Abies sibirica* Ldb., *Picea obovata* Ldb., *Larix sibirica* Ldb., *Pinus silvestris* L. — продуцируют летучие органические вещества. Основное количество приходится на долю легколетучих монотерпеновых углеводородов, что закономерно для всех видов. С учетом этого рассмотрены некоторые особенности строения темнохвойных лесных формаций.

Выделение метаболитов, образовавшихся в результате жизнедеятельности растений — неотъемлемое внешнее проявление свойства постоянного обмена веществ между растительными компонентами биогеноценозов и окружающей средой. Общий фонд, или пул, свободного

органического вещества (экзометаболиты, растворимый гумус и др.) в большей или меньшей степени постоянно присутствует в каждом растительном сообществе [1]. В его пополнении и расходовании участвуют все слагающие фитоценоз организмы. Характер складывающихся между ними взаимоотношений, их рост, развитие и продуктивность во многом определяются участием каждого вида в потреблении и расходовании экологических метаболитов. В этих процессах главная роль принадлежит корневым системам: они поглощают и выделяют в среду определенное количество экологических метаболитов.

Поглотительно-метаболическая активность корней в отношении экзометаболитов для растений весьма существенна, если учитывать способность их к гетеротрофному типу питания, неопровержимо доказанному длительными культурами изолированных корней на питательных средах, содержащих сложные органические вещества — сахарозу, аминокислоты, витамины, ростовые вещества и др. [2, 3]. Межкорневой обмен возможен при нахождении метаболитов в жидком или газообразном состоянии. Вопросу о водорастворимых метаболитах уделено большое внимание в литературе [4—10]. Нами исследовались летучие органические вещества.

В процессе научного познания фотосреды исследователи обращались к летучим веществам корневых систем и почв. Запах почв как индикатор готовности их для посевов использовали еще древние земледельцы [11]. В целой серии экспериментов Н. Г. Холодный [12] продемонстрировал влияние газообразных веществ почв на рост и развитие микроорганизмов, изолированных корней, проростков семян. В последнее время летучие биогенные вещества почв и корневых систем, а также механизм их действия изучал А. М. Гродзинский [13, 14]. Он показал значение и особенности обмена корневыми выделениями. Однако данная проблема недостаточно изучена.

Объектами нашего исследования были хвойные лесные формации Западной Сибири, эдификаторная площадь ареала которых составляет 63,7 млн. га из 80 млн. га лесной площади этого края. Работы выполнены в пихтовой (лесообразующий вид — пихта сибирская — *Abies sibirica* Ldb.), кедровой (кедр сибирский — *Pinus sibirica* Mayr.), еловой (ель сибирская — *Picea obovata* Ldb.), сосновой (сосна обыкновенная — *Pinus silvestris* L.) и лиственничной (лиственница сибирская — *Larix sibirica* Ldb.) лесных формациях. Использованы методы лесоведения, лесной таксации, геоботаники, методы экспериментальной экологии. Качественный и количественный состав летучих веществ коры и древесины двухлетних корней изучали с помощью метода газовой хроматографии, в том числе метода прямого газохроматографирования растительного материала и почв [15]. На участках исследований в хвойных лесных формациях заложены пробные площади.

Необходимость детального изучения летучих биогенных веществ корневых систем и почв обусловлена тем, что объем воздушного пространства почв, в состав которого кроме азота, кислорода и углекислого газа входят продуцируемые растениями и микроорганизмами летучие органические вещества, весьма значителен. Общий объем всех пор и пустот, или порозность, в зависимости от типа почв составляет 26—70% от всего объема почвы. Например, в дерново-подзолистой почве под низкогорными пихтачами Салаира порозность по горизонтам имеет следующие величины (в %): A_1 — 68, A_1A_2 — 59, B_1 — 54, B_2 — 56, C — 59. Эти данные, а также аналогичные показатели по другим лесным формациям свидетельствуют о том, что в верхних наиболее корнеобитаемых горизонтах порозность составляет половину и более (50—75%) от общего объема. Порозность лесной подстилки еще выше — от 65 до 95%. Именно в ней происходит прорастание и первоначальное развитие семян растений.



Рис. 1. Общий характер распределения и количества корней на участке раскопок в пихтаче мшистом.

В почвенной среде лесных фитоценозов сосредоточено большое количество фитомассы корней, которые выполняют важнейшие трофические, физиологические, физиолого-биохимические и другие функции. На рис. 1 показан общий характер распределения и количества корней на участке раскопок в пихтаче мшистом. Их количество может быть сопоставимо с весом крон, также имеющих большое фитоценологическое значение и выполняющих важнейшие функции жизнедеятельности. Например, в пихтаче кислично-мшистом III бонитета в возрасте 90 лет, средняя высота 18,8 м, диаметр 19 см, полнота 0,85, вес корневых систем составляет 191,7 ц/га абсолютно-сухого вещества, а вес крон 303,4 ц/га абсолютно-сухого вещества. По отношению к количеству всей фитомассы этого участка леса доля корней составляет 13,8%, крон — 22,0%. В пихтаче мшистом соответствующие показатели равны 16,6 и 20,5%.

В двух сосняках разнотравных I бонитета, возраст 50 и 55 лет, полнота 0,8 и 1,0, средняя высота 18,3 и 19,4 м, диаметры 20 и 24 см, вес корневых систем составляет 15,3 и 15,7%, вес крон — 9,5 и 11,6%. В пихтачах вес крон выше, чем корней, а в сосняках фитомасса корней больше фитомассы крон. Для кедровой, еловой и лиственничной формаций аналогичные показатели также сопоставимы, но с определенными соотношениями в каждом случае.

В результате анализов установлено, что кора и древесина корней всех пяти лесобразующих видов хвойных продуцируют летучие органические вещества. Для сравнения ниже рассмотрены показатели, характеризующие участки исследований, расположенные в северной части низкогорной тайги Салаира на дерново-подзолистых почвах. Их таксационное описание дано нами ранее [15]. Приведем здесь таксационную характеристику только лиственничников, которой нет в работе [15]. Состав 7Л (80) 1С (80) 2Б (70), средняя высота 21 м, диаметр 32 см, полнота 0,6, запас 220 м³/га, тип леса — лиственничник разнотравный. Количество летучих веществ рассчитывалось по отношению к абсолютно-сухому весу анализируемого материала, что позволяет исключить весьма динамичный фактор влажности и получить сравнимые результаты. Процент абсолютно-сухого вещества следующий: пихта — кора корней 43,7±0,8, древесина корней 37,1±1,0; ель — соответственно 48,9±1,2 и 45,2±2,7; кедр — 40,1±2,1 и 42,3±2,2; сосна — 30,9±0,6 и 35,3±0,9; лиственница — 42,7±1,6 и 36,2±0,4.

По составу летучих веществ корневых систем у изученных видов хвойных — пихты сибирской, ели сибирской, кедра сибирского, сосны обыкновенной и лиственницы сибирской как представителей одного семейства сосновых *Pinaceae* — выявлена закономерность: преобладающей группой соединений являются монотерпеновые углеводороды (табл. 1, 2). В табл. 1 из этой группы не вошли обнаруженные у пихты сибирской сабинен (древесина корней 0,5%) и у кедра сибирского транс-β-оцимен (кора корней — 0,1%, древесина корней — 0,2%).

Таблица 1

Состав (в % от всей суммы веществ) монотерпеновых углеводов коры и древесины корней видов хвойных

Соединения	Пихта		Ель		Кедр		Сосна		Лиственница	
	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина
Трициклен	—	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,4	—	0,3	0,3
Саптен	0,4	0,1	5,6	0,7	—	—	0,4	—	0,6	—
α-Пинен	35,9	72,3	40,8	58,1	17,1	19,1	45,5	44,3	26,5	43,5
α-Туйен	—	—	1,0	+	0,4	0,4	0,1	—	0,2	0,3
β-Фенхен	+	0,1	2,0	0,3	0,5	0,4	2,0	—	1,3	0,8
Камфен	1,1	12,3	2,2	3,5	1,4	0,4	9,0	0,9	1,6	0,9
β-Пинен	8,8	1,6	36,6	27,9	10,8	5,9	9,2	1,7	12,3	10,6
Δ ³ -Карен	32,3	7,9	1,1	0,8	27,5	41,7	23,4	42,3	40,9	31,6
Мирцен	4,7	0,7	1,0	1,1	3,8	5,9	1,8	2,6	3,9	3,2
Лимонен	1,2	2,2	1,0	1,2	8,5	6,8	3,5	2,4	1,5	1,3
β-Фелландрен	11,4	1,2	4,0	4,3	23,4	11,7	1,2	1,1	4,0	3,2
γ-Терпинен	0,4	0,3	0,2	0,5	1,0	1,2	0,2	0,2	0,6	0,4
Терпинолен	2,2	0,4	0,2	0,2	2,8	3,8	1,9	4,3	3,4	2,2

Примечание. + следовые количества.

Из монотерпеновых углеводов основное количество у всех видов приходится на долю 4 соединений: α- и β-пиненов, Δ³-карена и β-фелландрена. Если представленные в табл. 1 средние данные, полученные в результате пяти и более повторностей, обозначить *M*, то средние квадратические ошибки среднего $\pm m$ для этих компонентов, например корней пихты сибирской, будут иметь следующие значения ($M \pm m$): α-пинен — 35,9±1,4; β-пинен — 8,8±0,6; Δ³-карен — 32,3±1,3; β-фелландрен — 11,4±1,1. Для основного соединения древесины корней пихты — α-пинена $M \pm m$ равно 72,3±3,4. Аналогичные данные характерны и для других видов хвойных.

Рассматривая содержание α-пинена (табл. 1), можно отметить, что у пихты, ели и лиственницы его количество в древесине корней больше, чем в коре: пихта — кора корней 35,9%, древесина корней 72,3%; ель — соответственно 40,8 и 58,1%; лиственница — 26,5 и 43,5%. У кедра и сосны как представителей одного рода *Pinus* содержание α-пинена примерно одинаково и в коре, и в древесине корней; кедр — ко-

Таблица 2

Выход и состав (в %) групп летучих веществ коры и древесины корней видов хвойных

Группы соединения	Пихта		Ель		Кедр		Сосна		Лиственница	
	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина
% выхода летучих веществ	0,48	0,15	0,36	0,55	0,55	0,93	0,16	0,19	0,11	0,25
Монотерпеновые углеводороды	98,4	99,7	95,9	98,7	97,4	97,6	98,6	99,8	97,1	98,3
Сесквитерпены	0,9	0,3	2,8	0,9	2,0	2,2	0,9	0,2	1,8	1,1
Кислородсодержащие соединения	0,7	+	1,3	0,4	0,6	0,2	0,5	+	1,1	0,6

Примечание. + следовые количества.

ра корней 17,1%, древесина корней 19,1%; сосна — соответственно 45,5 и 44,3%. Заметна разница в содержании β-пинена между елью (кора корней 36,6%, древесина корней 27,9%) и другими видами, где его участие намного меньше — от 1,6% (древесина корней пихты) до 12,3% (кора корней лиственницы). Количество же Δ³-карена у ели значительно ниже, чем у других хвойных. Камфен в количествах 9,0 и 12,3% отмечен только в коре корней сосны и древесине корней пихты. Во всех других вариантах анализов его доля мала (0,9—3,5%).

Остальные группы соединений, летучесть которых ниже, чем у монотерпеновых углеводов, представлены в составе весьма незначительно. Если доля основных кислородсодержащих компонентов борнил-ацетата и борнеола в надземных частях хвойных значительна (например, в коре и древесине ветвей пихты количество первого соединения равно соответственно 10,5 и 26,6%), то среди летучих веществ корневых систем суммарное количество этой группы колеблется от следового содержания всего до 1,3%. Такое же участие характерно и для сесквитерпеновых углеводов, включающих α-лонгипинен, иланген, лонгициклен, изолонгифолен, сибирен, лонгифолен, α-, γ-, ε-муролены, β-гумулен, β-бизаболен, γ- и δ-кадинены и др. Надземные же части деревьев продуцируют соединения этой группы в значительных количествах (например, хвоя пихты — 7,3%, ели — 3,2, кедра — 9,4, сосны — 26,8%). В следовых количествах представлены и нетерпеновые летучие соединения корней.

Установленная для изученных видов хвойных закономерность продуцирования корневыми системами легколетучих соединений, очевидно, одно из приспособительных свойств подземных тканей растений к почвенным условиям, в том числе и к значительно меньшему количеству тепла в зоне корневых систем по сравнению с надземным пространством. Процент выхода летучих соединений по отношению к абсолютно сухому весу анализируемого материала различен (табл. 2) и колеблется от 0,11 (кора корней лиственницы) до 0,93 (древесина корней кедра).

Летучая продукция корневых систем хвойных имеет важное экологическое значение. Это выражается в фитонцидном воздействии на микрофлору, что выяснено к настоящему времени достаточно полно, на грибы — микоризообразователи; корневые системы играют большую роль в физиолого-биохимических взаимодействиях между компонентами фитоценозов и т. д. Полностью их фитонотическое значение пока не изучено, но, вероятно, оно весьма существенно, тем более, что не все особенности строения и складывающихся взаимоотношений могут быть объяснены только влиянием эдафических условий хвойных фитоценозов.

Одна из таких особенностей связана с широким распространением в условиях хвойных лесов большой группы травянистых кустарничковых и кустарниковых растений, характерных только для этих растительных ассоциаций. Таковы, например, кислица обыкновенная — *Oxalis acetosella* L., майник двулистный — *Majanthemum bifolium* Schm., линнея северная — *Linnaea borealis* L., рамишия однобокая — *Ramischia secunda* L., грушанка малая — *Pyrola minor* L., г. круглолистная — *P. rotundifolia* L., гудьера ползучая — *Goodiera repens* R. Br., седмичник европейский — *Trientalis europae* L., вороний глаз — *Paris quadrifolia* L., звездчатка Бунге — *Stellaria bungeana* Fenzl., хвощ лесной — *Equisetum silvaticum* L., плаун булавовидный — *Lycopodium clavatum* L., п. колючатый — *L. annotinum* L., черника — *Vaccinium myrtillus* L., брусника — *V. vitis-idaea* L. и др. Необходимо учитывать, что виды живого напочвенного покрова в своей жизнедеятельности связаны в основном с подстилкой и верхними горизонтами почв, где порозность весьма высока.



Рис. 2. Пихтач зеленомошной группы типов леса.

Виды — спутники тайги не приурочены конкретно к определенному лесообразующему виду, а связаны с хвойными лесами как типом растительной формации. Связь эта не абсолютная, некоторые из перечисленных видов могут произрастать и под пологом, например березового леса, но наибольшую устойчивость и распространение они имеют в хвойных лесах. Многие из них вне данных формаций не растут.

Наблюдения на опытных площадках, заложенных под пологом хвойных, когда воздействие корневых систем видов-лесообразователей на напочвенный покров устранялось путем их обрубки, прокладкой по границам площадок материала, препятствующего последующему проникновению корней хвойных, показали, что это приводит к развитию на площадках ранее угнетенных растений, к появлению и развитию новых видов. На рис. 2 показан фрагмент участка пихтача зеленомошной группы типов леса, где в состав покрова входят зеленые мхи и типичные для данных участков виды травянистых растений. На рис. 3 в качестве примера показана опытная площадка с развившимся напочвенным покровом, заложенная в условиях показанного на рис. 2 пихтача с обрубкой по границам корневых систем.

В таких условиях виды-спутники в основном незначительно увеличивают проективное покрытие, хотя некоторые, например кислица обыкновенная, развиваются весьма обильно. Из угнетенных видов улучшают развитие ветреница мелкоцветная — *Anemone reflexa* Steph., в. лесная — *A. silvestris* L., щитовник Линнея — *Dryopteris linnaeana* C. Chr., скерда сибирская — *Crepis sibirica* L., какалия высокая — *Cacalia hastata* L., вейник наземный — *Calamagrostis epigeios* Roth. и др. Из новых видов появляются василистник малый — *Thalictrum minus* L., костяника каменная — *Rubus saxatilis* L., малина лесная — *Rubus idaeus* L., борец высокий — *Aconitum excelsum* Rchb., сныть обыкновенная — *Aegopodium podagraria* L. и др. Происходит постепенная деградация покрова из зеленых мхов — *Rhytidiadelphus triquetrus* Warnst., *Pleurozium schreberi* Mitt., *Hylocomium splendens* Br. Cur., *Ptilium*

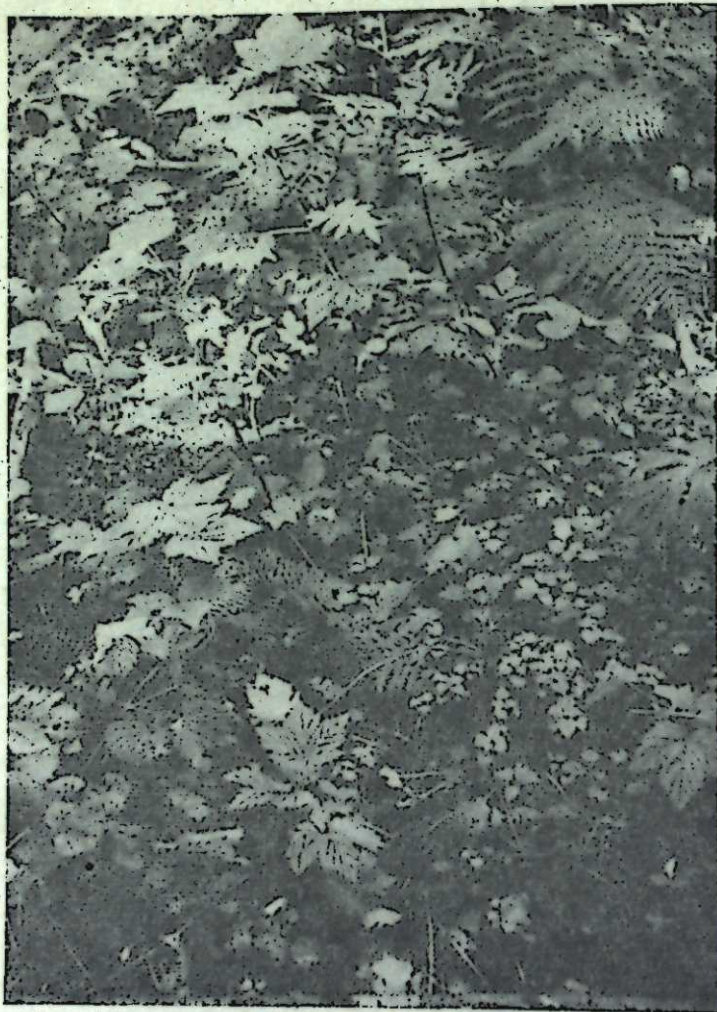


Рис. 3. Развитие напочвенного покрова на опытной площадке в нише мшистом.

crista castrensis Dc. Not., *Mnium cuspidatum* Hedw., *Climacium dendroides* Not. и др.

Установленная для всех изученных хвойных закономерность в продуцировании летучих веществ одной и той же группы наряду с приуроченностью видов-спутников не к отдельным лесообразующим хвойным, а к хвойным формациям, позволяет предположить наличие здесь определенной связи. Мы не склонны отмеченные особенности строения фитоценозов объяснять только действием летучих веществ корневых систем видов-лесообразователей. Вместе с водорастворимыми соединениями они являются экологическими факторами хвойных формаций. Можно сказать, что их роль многогранна.

Установлено [1,4—10,13—14], что под влиянием корневых выделений и поглощения различных минеральных и органических веществ, а следовательно, обменные процессы разного уровня всего организма. Корневые выделения влияют на энергию проростания и рост развивающихся всходов, т. е. служат, по определению А. М. Гродзинского [14], живым окружением для семян и проростков, меняют ферментативную активность, производят существенные сдвиги в метаболизме взаимодействующих растений и т. д. Общее действие корневых выделений вместе

с водорастворимыми и летучими веществами опавших растительных остатков, выделениями микрофлоры (косвенная аллелопатия), с веществами почвенного гумуса, происходящее на фоне водного режима, минерального питания и климатических факторов обуславливает формирование, сложение и динамику фитоценозов.

Биологический институт СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
3/VII 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Гродзинский А. М. 1972. Круговорот биологически активных веществ в биосфере.— В кн.: Основы химического взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, «Наукова думка», с. 3—5.
2. Уайт Ф. Р. 1949. Культура растительных тканей. М., ИЛ., 160 с.
3. Смирнов А. М. 1970. Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре. М., «Наука», 455 с.
4. Рахтеенко И. Н. 1963. Рост и взаимодействия корневых систем древесных растений. Минск, Изд-во АН БССР, 254 с.
5. Ахромейко А. И. 1965. Физиологическое обоснование создания устойчивых лесных насаждений. М., «Лесная промышленность», 312 с.
6. Гродзинский А. М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, «Наукова думка», 200 с.
7. Колесниченко М. В. 1968. Биохимические взаимодействия древесных растений. М., «Лесная промышленность», 150 с.
8. Рахтеенко И. Н., Мартинович Б. С., Майснер А. Д. 1971. Корневое питание ели, осины и травянистых растений при взаимодействии их корневых систем.— В кн.: Корневое питание растений в фитоценозах. Минск, «Наука и техника», с. 12—84.
9. Лобанов Н. В. 1971. Микотрофность древесных растений. М., «Лесная промышленность», 216 с.
10. Иванов В. П. 1973. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов. М., «Наука», 295 с.
11. Плиний С. 1957. Естественная история.— В кн.: Катон, Варрон, Колумелла, Плиний о сельском хозяйстве. М., Сельхозгиз, с. 213—327.
12. Холодный Н. Г. 1949. Биологическое значение летучих органических веществ, выделяемых растениями.— В кн.: Среди природы и в лаборатории, вып. 1, М., Изд-во МОИП, с. 156—173.
13. Гродзинский А. М. 1971. Изучение летучих биогенных веществ почвы.— В кн.: Физиологически активные соединения биогенного происхождения. М., Изд-во МГУ, с. 26—27.
14. Гродзинский А. М. 1972. О механизмах действия летучих и водорастворимых соединений.— В сб.: Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах, вып. 3. Киев, «Наукова думка», с. 3—7.
15. Степанов Э. В., Дубовенко Ж. В. 1970. Исследование летучих органических веществ прямым газохроматографированием растительного материала. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, с. 152—158.

E. V. Stepanov

ROLE OF ROOT SYSTEMS METABOLITES OF THE CONIFERS AS ENVIRONMENTAL FACTOR OF THE FOREST BIOGEOCENOSSES

On the basis of the performed gas-chromatographic analyses it has been determined that the root systems of all the coniferous species under investigation i. e. *Abies sibirica* Ldb., *Picea obovata* Ldb., *Pinus sibirica* Mayr., *Pinus silvestris* L., *Larix sibirica* Ldb. produce volatile organic substances. The producing relationship has been revealed that monoterpane hydrocarbons were the predominant compounds. Determined and possible biogeocenologic role of root systems metabolites of forest-forming coniferous species has been described.

Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ

ЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ТРАВЯНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ

Предпринята попытка подойти к выяснению путей эволюции травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья с позиций ценогенеза, используя метод сопоставления сходных ценогенетических групп пяти травяных лесных формаций Сибири: травяных лесов Нижнего Приангарья, Западной Сибири (березовые леса), предгорной и горной части Алтая.

Выделено 7 ценогенетических групп: боровая, бетулярная, луговая, тасжская, степная, болотная и антропогенная.

Для анализа результатов использован математический метод.

Сделано заключение о роли каждой ценогенетической группы в становлении современного растительного покрова и доминировании в ценогенезе травяных лесных формаций бетулярной группы.

Формация травяных сосновых лесов в южной тайге Средней Сибири представлена рядом сообществ, отличающихся большим разнообразием травянистых видов и жизненных форм.

Сравнение фитоценологических систем одного уровня (леса близких регионов, например, Средней и Западной Сибири), одного типа (травяные леса с разнообразным видовым составом), выявляет многие общие черты в их экологии и фитоценологии, показывает специфику их флоры, региональные и формационные ее черты и помогает в решении вопроса о путях формирования каждого сообщества. Нами проведен ценогенетический анализ флоры сосновых травяных боров Нижнего Приангарья в сравнении с травянистыми типами лесов Западной Сибири: березовыми лесами южной тайги (формацией одной зоны [1]), травяными сосновыми лесами Кузнецкой котловины [2], с травяными борами Северного и Северо-Восточного Алтая [3] и лиственничными лесами Горного Алтая [3, 4].

Для выявления состава травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья помимо 11-летних сборов (1961—1971 гг.) была использована «Флора Средней Сибири» [5], а для лесов Западной Сибири дополнительно к перечисленным работам — «Флора Западной Сибири» [6].

Ценогенетический анализ основан на выделении в составе конкретных флор (в данном случае флоры травяных лесных формаций) ценогенетических групп, близких по объему ценогенетическим элементам Ю. Д. Клеопова [7], и несколько уже — ценогенетических комплексов И. М. Крашенинникова [8] и генетических групп А. В. Куминовой [9, 10].

Выделяемые нами группы (элементы) следует понимать не только как географические (ареалогические), но и как группы фитоценологического формирования типов растительности, и на определенном этапе формирования элементов к современным фитоценозам. При расчленении на группы исходили из состава флоры сосновых лесов, ориентируясь на фитоценологическое поведение того или иного вида, преимущественно в пределах Западной и Средней Сибири и с учетом ареалов сосны и березы.

Выделено 7 ценогенетических групп.

1. Группа боровых растений объединяет виды, в настоящее время больше свойственные сосновым и лиственничным лесам. Для большинства видов этой группы характерна способность развиваться и существовать независимо от древесного яруса при соответствующих условиях.

2. Группа бетулярных видов связана в своем развитии с березовыми лесами. Ядро этой группы — растения, входящие в «бету-

лярный ценоэлемент» Ю. Д. Клеопова [7] или в «плейстоценовый комплекс» И. М. Крашенинникова [8], или в состав березняковой исторической свиты Г. М. Зозулина [11]: — *Adenophora liliifolia* (L.) Bess., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Lathyrus gmelinii* (Fisch.) Fritsch., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Bupleurum aureum* (Hoffm.) Fisch. ex Spreng*. Все эти виды в современных березовых лесах создают облик травостоя и проходят полностью свой жизненный цикл. Бетулярные виды характеризуются холодостойкостью, относительным влаголюбием, распространением на почвах зонального типа, широким ареалом в пределах лесной зоны.

3. Группа луговых видов отличается от лесных морфологией побегов и ритмом сезонного развития [12]. По ценогенетическим связям это растения лугов, однако и под пологом светлохвойных и лиственных лесов они играют довольно заметную роль. Их обилие часто указывает на длительность, интенсивность и направленность антропогенных воздействий.

4. Группа степных видов объединяет растения, основное распространение которых приурочено к зоне степей и лесостепи. Под влиянием хозяйственной деятельности человека эта группа обогащается за счет степных видов с двойственной экологией, проникающих под полог леса, особенно в контактной полосе.

5. Группа тасжских видов объединяет виды, связанные филоценогенезом с темнохвойными лесами Сибири, и представлена растениями, различными по генезису и жизненным формам.

6. Группа болотных видов, как и предыдущая, гетерогенна по происхождению, однако все ее представители экологически приурочены к местообитаниям с избыточным увлажнением. В лесных же формациях они встречаются единично и, как правило, в наиболее гидрофильных вариантах.

7. Группа антропогенных видов — сборная, состоит из сеgetальных и рудеральных сорных и полусорных растений, генетически не связанных историей развития. Присутствие ее в каждой формации не отражает какой-то этап в формировании травяных лесных формаций, а свидетельствует о степени нарушенности фитоценоза и его окружении в настоящее время.

Количественные отношения этих групп растений в травяных лесных формациях отражают современное состояние этих лесов, особенности экологического режима среды местообитания и хозяйственного использования и в значительной степени обусловлены историческими процессами, в которых происходило формирование каждой из этих формаций.

Флора травяных сосновых, березовых и лиственничных формаций очень разнообразна по составу ценогенетических групп (табл. 1). Наибольшую часть видового состава во всех формациях занимают бетулярная и луговая группы (от 40 до 60%). Этот факт свидетельствует об известной выравненности условий в лесу и на лугу, о близких, а может быть, и равных возможностях развития этих ценогенетических групп в травяных лесах. В то же время этот факт говорит об особенностях эколого-исторического прошлого бетулярной и луговой групп и вероятности формирования их в плейстоценовой сосново-лиственнично-березовой лесостепи.

Бетулярная группа наиболее представлена в сосновых лесах Приангарья, Северо-восточного Алтая и в березовых лесах южной тайги Западной Сибири (23,34—32,5%). В лиственничных лесах Горного Алтая и сосновых травяных борах Кузнецкой котловины преобладают виды луговой группы. Их участие в структуре этих формаций составляет от

* Названия растений даны по «Флоре СССР» т. I—XXX.

Таблица 1
Соотношение ценогенетических групп видов в формациях травяных лесов

Ценогенетическая группа	Общее число видов	Районы распространения травяных лесных формаций*									
		1		2		3		4		5	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Боровая	62	52	23,54	32	12,40	34	9,51	19	12,60	25	10,25
Бетулярная	92	63	28,50	81	31,30	73	20,45	50	33,10	58	23,75
Луговая	119	52	23,54	75	29,14	75	21,01	34	22,50	63	25,80
Таежная	67	26	11,80	22	8,52	47	13,20	25	16,60	24	9,84
Степная	104	18	8,10	24	9,30	71	19,88	14	9,25	54	22,13
Болотная	26	2	0,90	10	3,87	17	4,75	5	3,30	8	3,29
Антропогенная	50	8	3,62	14	5,47	40	11,20	4	2,65	12	4,94
	520	221	100,0	258	100,0	357	100,0	151	100,0	244	100,0

* 1 — сосновые травяные боры Нижнего Приангарья; 2 — березовые леса Западной Сибири; 3 — сосновые травяные боры Кузнецкой котловины; 4 — травяные боры предгорий Алтая; 5 — лиственничные леса Горного Алтая. Аналогичные цифровые обозначения районов даны и в других таблицах.

20,4 до 25,8%, Очевидно, это связано с широкой экологической амплитудой видов, входящих в эти группы, и с разреженностью древесного полога этих лесов.

На состав флоры травяных лесных формаций влияют зональные факторы (см. табл. 1). Это видно из того, что в южнотаежных лесах Западной и Средней Сибири от 72 до 75% флоры составляют боровые, бетулярные и луговые виды; участие степных видов незначительно (8,3—9,2%). Наоборот, во флористическом спектре лиственничных лесов Алтая и сосновых лесов Кузнецкой котловины степнякам принадлежит третье место по видовому представительству (19—23%).

Таким образом, процентное соотношение ценогенетических групп в отдельных формациях дает наглядное представление об экологической обстановке, в которой шло формирование каждой группы, а также позволяет выявить степень влияния ценогенетических факторов на состав видов отдельных групп.

Для выяснения различий во флорах травяных лесных формаций нами для каждой ценогенетической группы был вычислен коэффициент различия и сходства, который служит дополнительным (к ареалогическому) средством нахождения флористических связей между формациями и подтверждает выводы при анализе родственных отношений видов, характерных для каждой формации.

Коэффициент различия и сходства видов ценогенетических групп вычисляли по уравнению Престона [13] для анализа флор на уровне видов, родов и семейств, введенного в отечественную литературу Л. И. Малышевым [14]:

$$\left(\frac{F_1}{F_{1+2}}\right)^{\frac{1}{2}} + \left(\frac{F_2}{F_{1+2}}\right)^{\frac{1}{2}} = 1,$$

где F_1 — количество видов в одной сравниваемой группе; F_2 — количество видов в другой группе; F_{1+2} — общее количество видов (не сумма) в обеих сравниваемых флорах.

Если обозначить выражение $\frac{F_1}{F_{1+2}}$ через x , а $\frac{F_2}{F_{1+2}}$ через y , то уравнение Престона будет иметь вид

$$x^{\frac{1}{2}} + y^{\frac{1}{2}} = 1.$$

Для определения величины z — показателя различия сравниваемых флор — Престон предлагает готовую таблицу, в которой z легко определяется при известных значениях x и y . Величина z , равная 0,27; служит критическим порогом. Она свидетельствует о том, что сравниваемые флоры развивались изолированно, но между ними шел беспрепятственный обмен видами. Если значение z уменьшается и приближается к нулю, различий между флорами не существует, они идентичны. При значении z , превышающем 0,27, следует считать, что сравниваемые флоры группы формировались независимо на изолированных территориях и являются изолятами. Различию 0,27 соответствует сходство 0,73; эта величина служит критическим порогом сходства.

Боровая ценогенетическая группа видов в сравниваемых лесных формациях достаточно специфична для каждой из них. Невысокие коэффициенты сходства (табл. 2) видов боровой группы в разных формациях (0,38—0,63) обусловлены главным образом слабой эдификаторной ролью сосны и лиственницы и отсутствием генетического единства видов, поскольку эта ценогенетическая группа развивалась вне заметного влияния этих пород [15]. Об этом свидетельствует и невысокий процент общих видов, свойственных всем формациям (табл. 3). Общие для формаций виды — виды плейстоценового флористического комплекса И. М. Крашенинникова [16]: *Carex macroura* Meish., *Lathyrus humilis* Fisch. ex DC или виды, имеющие пан- или палеобореальный ареал: *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth., *Hieracium umbellatum* L., *Solidago virgaurea* L., и голарктический вид *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Специфических боровых видов в сосновых травяных лесах Нижнего Приангарья — восемь (табл. 3). По характеру распространения это преимущественно виды с широким голарктическим — *Botrychium virginianum* (L.) Sw., *Pyrola virescens* Schweigg., *Melampyrum pratense* L., или панбореальным — *Anemone crinita* Juz., *Alnus fruticosa* Rupr., или сибирско-монгольским и азиатским — *Pyrola incarnata* Fisch. ex DC., *Scorzonera radiata* Fisch. ареалами, и только *Luzula rufescens* Fisch. et E. Mey. имеет восточносибирский ареал.

Распространение этих видов в указанных выше лесах связано с особенностями экологического режима среды их обитания (маломощные дерново-подзолистые почвы, легкие по механическому составу). Они приурочены чаще к вейниковым типам лесов.

Видов, свойственных только травяным сосновым лесам Кузнецкой котловины три: *Campanula rotundifolia* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch. и *Dendranthema zawadski* (Herbich.) Tzvel.; сосновым лесам предгорий Алтая — два: *Festuca extremiorientalis* Ohwi. и *Rhododendron dahuricum* L.; лиственничным лесам Алтая — один: *Sibiraea altaensis* (Laxm.) Schneid. И только березовые леса Западной Сибири не имеют в составе специфических боровых видов (табл. 3). Приуроченность перечисленных видов всего к одной из указанных формаций легко объясняется ограниченностью ареала распространения в Сибири. Как правило, это виды с узлокализированным распространением: европейские виды, находящиеся на восточной границе (*Campanula rotundifolia* L., *Caragana frutex* (L.) C. Koch.), или маньчжурские — на западной границе своего

Таблица 2
Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов боровой ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различие (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,37	0,40	0,54	0,49
2	0,63	XXX	0,41	0,62	0,48
3	0,60	0,59	XXX	0,55	0,38
4	0,46	0,38	0,45	XXX	0,44
5	0,51	0,52	0,62	0,56	XXX
Сходство (1 — z)					

Количественное и процентное соотношение общих и специфических видов для травяных лесных формаций отдельных районов по ценогенетическим группам

Таблица 3

	Боровая		Бетулярная		Луговая		Тяжелая		Степная		Болотная		Антропогенная	
	Коллч.	%	Коллч.	%	Коллч.	%	Коллч.	%	Коллч.	%	Коллч.	%	Коллч.	%
Общие виды для всех формаций	8	12,9	38	41,3	14	11,8	2	2,8	3	2,88	1	3,85	1	2,0
Специфические виды сосняков Нижнего Приангарья	8	12,9	3	3,3	7	5,9	3	4,2	1	0,96	—	—	1	2,0
березовых лесов южной тайги Зап. Сибирн	—	—	7	7,7	12	10,2	3	4,2	4	3,85	7	26,9	4	8,0
сосняков Кузнецкой котловины	3	4,8	4	4,4	14	11,8	8	11,3	38	36,5	8	30,8	29	57,0
сосняков предгорий Алтая	2	3,2	—	—	—	—	4	5,6	2	1,92	—	—	—	—
лиственничников Алтая	1	1,6	1	1,1	3	2,5	7	9,9	15	14,1	—	—	2	8,0
Общие виды: сосняков Нижнего Приангарья и березовых лесов	29	48,0	59	64,1	34	28,6	11	18,3	9	8,65	1	3,85	4	8,0
сосняков Нижнего Приангарья и Кузнецкой котловины	28	45,2	56	60,8	36	30,2	20	29,6	11	10,6	1	3,85	7	14,0
сосняков Нижнего Приангарья и предгорий Алтая	16	25,8	44	48,0	21	17,6	8	11,3	5	4,8	1	3,85	3	6,0
сосняков Нижнего Приангарья и лиственничников Алтая	21	33,8	45	49,0	29	24,4	7	11,3	13	12,5	2	7,7	4	8,0
Всего видов	62		92		119		67		104		26		50	

ареала (*Festuca extremorientalis* Ohwi.), или эндемики (*Sibiraea altaensis* (Laxm.) Schneid.).

Коэффициенты сходства боровых видов (табл. 2) в рассматриваемых формациях свидетельствуют не только о регионально-формационной их специфичности, но и о некотором зональном своеобразии. Так, боровые виды травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья (зональная формация южной тайги Средней Сибири) имеют более высокие коэффициенты сходства с боровыми видами березовых травяных лесов (также зональные для южной тайги, но Западной Сибири), чем с боровыми видами сосновых травяных формаций других зон (0,63). Это еще раз подчеркивает слабую эдификаторную роль сосны и широкий экологический диапазон адаптивных возможностей боровых видов. В то же время невысокие коэффициенты сходства в составе боровых видов и региональная специфика их — свидетельство сложного пути эволюции травяных сосновых лесов со времен плейстоцена и отсутствия беспрепятственного обмена видами в пределах рассматриваемой нами территории в голоцене. Именно в голоцене в результате неоднократных сдвигов растительных зон светлохвойные леса ассимилировали множество ингредиентов других формаций, причем перемешивание видов боровой ценогенетической группы шло с северо-востока на юго-запад.

Бетулярная ценогенетическая группа, несмотря на небольшую общую численность видов (92), занимает господствующее положение во всех сравниваемых формациях. Для этой группы характерна мезофитная структура, светолюбие и обширные ареалы. Она объединяет не только древние — *Aegopodium podagraria* L., *Angelica silvestris* L., *Thalictrum minus* L., *Lathyrus pisiformis* L. и др., собственно бетулярные (по Зозулину, [11]) — *Betula pendula* Roth., *Dactylis glomerata* L., *Primula macrocalyx* Vge., *Polygonatum officinale* All. и др. виды, но и значительное число видов других формаций, ассимилированных в процессе селектоценогенезиса. Большинство бетулярных видов являются эдификаторами и доминантами травяного покрова во многих фитоценозах и составляют по массе от 40 до 60%. Ядро этой группы представлено преимущественно наиболее пластичными озимыми формами видов, требующими для прохождения стадии покоя в малом цикле развития воздействия низких температур. Неоднократные резкие изменения климата в плейстоцене позволили многим видам этой группы выработать морозостойкость соцветий, которые перезимовывают без повреждений, а также цветков, которые не повреждаются морозами и дают плоды в начале лета.

Большое количество общин (48,4—62,6%) и очень малое специфических (1—7,7%) для всех формаций видов — свидетельства выработанности ритма развития, постоянства структуры и тесных фитоценологических связей между лесными травяными формациями.

Своеобразие бетулярных видов формаций отдельных регионов обусловлено в первую очередь особенностями их ареала. Так, в южнотаежных березовых лесах Западной Сибири только два вида (*Salix livida* Wahl., *Viola collina* Bess.) из семи, а в сосновых лесах Кузнецкой котловины — один (*Salix xerophila* B. Floder.) из четырех специфических бетулярных видов имеют ареал, далеко выходящий за пределы рассматриваемых формаций. Аналогичное наблюдается и в травяных борах Нижнего Приангарья, характерные виды которых имеют сибирско-монгольский (*Delphinium retrotilosum* (Huth.) Sambur. и североазиатский (*Gentiana barbata* Froel., *Viola dissecta* Ledeb.) ареалы. Остальные формации или совсем не имеют специфических видов (сосновые леса предгорий Алтая), или это европейские виды (лиственничники Алтая).

Несмотря на изолированность, иногда исключаящую современный обмен видами, имеется большое сходство групп бетулярных видов всех

Таблица 4

Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов бетулярной ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,18	0,20	0,27	0,17
2	0,82	XXX	0,19	0,16	0,22
3	0,80	0,81	XXX	0,26	0,23
4	0,73	0,84	0,74	XXX	0,25
5	0,83	0,78	0,77	0,75	XXX
Сходство (1 - z)					

Таблица 5

Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов луговой ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,48	0,48	0,58	0,59
2	0,52	XXX	0,51	0,43	0,51
3	0,52	0,49	XXX	0,50	0,43
4	0,42	0,57	0,50	XXX	0,41
5	0,41	0,49	0,57	0,59	XXX
Сходство (1 - z)					

формаций между собой (0,73—0,84, табл. 4), что свидетельствует об общности становления бетулярной ценогенетической группы в указанных районах и беспрепятственном обмене видами в прошлом. Это еще раз подтверждает высказанную И. М. Крашенинниковым [8] и В. В. Ревердатто [17] мысль о широком распространении в плейстоцене на территории Сибири холодной сосново-лиственнично-березовой лесостепи.

Самое удивительное, что при наличии свободного обмена видами (коэффициент различия 0,27) бетулярная группа видов сосновых лесов Нижнего Приангарья и травяных боров предгорий Алтая развивалась самостоятельно в течение последнего отрезка геологического времени. Палеоботанические исследования В. Д. Нащокина [18] свидетельствуют о том, что на территории Средней Сибири уже к среднему голоцену распространение лесов было близким современному, а на Алтае в это время господствовали смешанные леса из кедра, лиственницы, березы с примесью сосны.

Таким образом, бетулярная ценогенетическая группа представляет собой тот стержень, вокруг которого формировалась современная флора травяных сосновых, березовых и лиственничных лесов Западной и Средней Сибири.

Луговая ценогенетическая группа по видовому разнообразию в травяных формациях березовых, сосновых и лиственничных лесов занимает ведущее положение (табл. 1). Однако в рассматриваемых лесных сообществах она не имеет большого ценотического значения, поскольку луговые виды здесь выступают только в роли ассектаторов. Интересно отметить, что среди луговых видов в травяных лесах, сравниваемых регионов общие виды составляют 11,8% (табл. 3). Анализ показал, что все общие луговые виды имеют широкий экологический диапазон и обширный ареал, выходя за пределы анализируемых районов, и наряду с луговыми сообществами, где часть этих видов могут быть и доминантами и эдификаторами, они входят в состав лесных формаций травяно-луговых видов в лесные сообщества оказывает хозяйственная деятельность человека. Так, сенокосение и пастбище скота благоприятствуют разрастанию в травяном покрове лесов *Poa pratensis* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Trifolium repens* L., *T. pratense* L., *Veratrum lobelianum* Bernh.

Специфичность луговых видов каждой лесной формации связана с их ареалами. Из семи луговых видов, специфичных для травяных сосновых лесов южной тайги Средней Сибири, пять имеют сибирско-монгольский ареал, а два вида — европейский ареал, из них один —

Ophioglossum vulgatum L. — занимает в Сибири узколокализованные местообитания.

Луговые виды, специфичные для сосновых лесов Кузнецкой котловины и березовых травяных лесов южной тайги Западной Сибири, имеют преимущественно европейский ареал, а лиственничных лесов Алтая — сибирско-монгольский ареал. И только сосновые леса предгорий Алтая не имеют специфических луговых видов в составе травяного покрова.

Представляет интерес выявление сходства и различия луговой ценогенетической группы видов в разных районах (табл. 5). Установлено, что сосновые леса Кузнецкой котловины и зональные березовые леса Западной Сибири, имея равное количество видов (75) и смежное положение, не обнаруживают достаточного сходства (0,73), поэтому нельзя говорить о едином развитии этой группы видов. Самостоятельно шло развитие группы луговых видов и в других районах, о чем свидетельствуют довольно высокие коэффициенты различия между ними (0,41—0,59), превышающие критический порог. Наряду с этим мы имеем сравнительно высокий процент общности луговой флоры в формациях далеко отстоящих друг от друга территориально, что указывает на преобладание видов с широкой экологической амплитудой (табл. 3). Так, различия луговой ценогенетической группы сосновых лесов Нижнего Приангарья и предгорий Алтая довольно высоки (0,58), а количество общих видов составляет 16,8%.

Наиболее высок процент общности луговых видов сосняков Нижнего Приангарья и березовых южнотаяжных лесов и боров Кузнецкой котловины (34—36 видов).

Хозяйственная деятельность человека (рубка леса, сенокосение и выпас скота) способствует быстрому внедрению луговых видов с широкой экологической амплитудой и обширными ареалами под полог лесных травяных формаций. Вероятно, в силу этого существующие в настоящее время провинциальные различия в составе луговой ценогенетической группы будут постоянно сглаживаться, особенно для формаций, находящихся в районах промышленного освоения, и травяные лесные формации станут более олуговелыми.

Группа таяжных видов представлена 67 видами. Основу ее в каждой формации составляют виды, пережившие смену раннечетвертичной темнохвойной тайги с примесью широколиственных пород мелколиственными и сосново-лиственничными лесами и преобразовавшиеся благодаря автохтонному развитию в условиях неоднократной смены холодного и сухого климата более теплым и влажным.

О специфичности таяжной ценогенетической группы говорит наличие только двух общих видов — *Equisetum silvaticum* L., *Paris quadrifolia* L. Это разные в генетическом отношении виды, вошедшие в состав современных лесов в разное время и широко расселившиеся.

Несколько обособленно в этой группе чувствуют себя виды, свойственные широколиственным лесам и в наших условиях рассматриваемые как реликты. К ним относятся *Actaea spicata* L., *Galium krylovii* Iljin, *Brunnera sibirica* Stev., *Campanula trachelium* L., *Circaea lutetiana* L., *Osmorhiza amurensis* Fr. Schmidt et Maxim., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Epilobium montanum* L., *Poa remota* Forsel., *Viola mirabilis* L. Представляется наиболее вероятным, что эти виды вошли в состав сосновых травяных боров Кузнецкой котловины и предгорий Алтая в оптимальные условия голоцена. Последующее похолодание климата поставило эти виды в неблагоприятные условия, и они сохранились лишь в качестве реликтов.

К этому же времени следует, по-видимому, отнести проникновение эфемероидов в состав таяжной ценогенетической группы травяных сосновых лесов — *Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey., *A. reflexa* Steph.,

A. coerulea DC., *Corydalis bracteata* (Steph. ex Wild.) Pers., *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl. Остальные виды таежной ценогенетической группы, наиболее характерные для бореального таежного комплекса (в понимании А. В. Куминовой [9]) — *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., *Oxalis acetosella* L., *Linnaea borealis* L., *Moneses uniflora* (L.) O. Gray., *Vaccinium myrtillus* L. и др., в травяных лесных формациях не имеют большой фитоценологической значимости. Они размещены, как правило, небольшими куртинами без ясно выраженного подъяруса.

Специфичность видов таежной ценогенетической группы в каждой из рассматриваемых нами формаций связана не только с их ареалом (*Alfredia cernua* (L.) Cass., *Lonicera xylosteum* L., *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Hjin, *Saussurea latifolia* Ledeb.), но и значительно обусловлена влиянием пограничных таежных формаций.

Коэффициенты сходства и различия по составу видов таежной группы свидетельствуют о том, что ни связи, ни обмена видами между районами нет. Даже смежные по территории формации (сосновые и лиственничные леса Алтая, сосновые леса Кузнецкой котловины и зональные березовые леса Западной Сибири) имеют коэффициенты различия, значительно превышающие критический порог (табл. 6).

При сравнении сосновых лесов Нижнего Приангарья, предгорий Алтая и лиственничных лесов Алтая оказалось, что, несмотря на примерно равное количество таежных видов (26—24), они имеют разные коэффициенты сходства и различия (0,74—0,81). Это еще раз подтверждает мысль об автохтонном формировании этой группы видов в каждой формации за счет соседних таежных фитоценозов.

Группа степных видов объединяет в основном растения степей с широкой экологической амплитудой, трансформированных лесами при смещении зон в послеледниковое время. Велико участие в ней видов, проникших в недалеком прошлом под полог разреженных лесов, а также видов, которые вошли в состав травяных лесных формаций в контактной полосе в современную эпоху под влиянием хозяйственной деятельности человека.

По обилию представителей этой группы четко выделяются лиственничные леса Алтая и сосновые леса Кузнецкой котловины, в которых они составляют 22,13 и 19,34% соответственно (табл. 1). В составе остальных формаций участие степных видов не превышает 10%. Объединение группы идет в первую очередь за счет видов более узкой (степной) экологии, имеющих ксероморфную структуру.

Из 104 степных видов постоянными во всех районах оказались только три: *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Phlomis tuberosa* L., *Veratrum nigrum* L., экологическая амплитуда которых позволяет им занимать разнообразные условия местообитания.

Таблица 6

Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов таежной ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,62	0,51	0,74	0,81
2	0,38	XXX	0,51	0,74	0,68
3	0,49	0,49	XXX	0,37	0,56
4	0,26	0,26	0,63	XXX	0,63
5	0,19	0,32	0,44	0,37	XXX

Сходство (1—2)

Таблица 7

Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов степной ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,66	0,70	0,73	0,59
2	0,34	XXX	0,68	0,73	0,57
3	0,30	0,32	XXX	0,68	0,57
4	0,27	0,27	0,32	XXX	0,55
5	0,41	0,43	0,43	0,45	XXX

Сходство (1—2)

Представляет интерес выявление сходства и различия отдельных формаций (табл. 7). Оказывается, коэффициенты сходства смежных районов, равные 0,27—0,45, говорят о значительном превалировании различия между травяными лесными формациями (0,55—0,73) и провинциальном обособлении степной ценогенетической группы.

При таком стечении фактов мы должны признать, по-видимому, что со времени обособления каждой формации эта ценогенетическая группа формировалась самостоятельно за счет соседних степных пространств. Это согласуется и с представлениями В. В. Ревердатто [17], К. А. Соболевской [19] и А. В. Положий [20], по мнению которых степная флора Приенисейской Сибири в голоцене развивалась автохтонно за счет мигрантов центральноазиатского и монгольского происхождения. Анализ ареалов специфических видов степной экологии также свидетельствует об этом: из 33 видов, характерных для сосновых боров Кузнецкой котловины, 23 вида имеют сибирско-монгольский или центральноазиатский ареал. Отмеченная только для сосняков Нижнего Приангарья *Artemisia tanacetifolia* L., тоже не выходит за пределы Сибири и Монголии.

Но провинциальное различие степной ценогенетической группы сформировано и формируется в настоящее время в большей степени благодаря изменению экологической емкости местообитания под влиянием хозяйственной деятельности человека. Особенно наглядно это видно на отдельных массивах травяных боров Кузнецкой котловины и травяных лиственничников Алтая, расстроенных бессистемными рубками и выпасом окота. В этом случае некоторые мезофильные степные виды свободно заходят не только на опушку, но и под полог леса [2, 3].

В остальных формациях, не имеющих прямого контакта со степями и слабо затронутых хозяйственной деятельностью человека, количество специфических видов колеблется от 1 до 4 (табл. 3).

Итак, степная ценогенетическая группа во всех формациях сформировалась автохтонно под влиянием прилегающих (контактирующих) степных ландшафтов.

Группа болотных видов наиболее полно представлена в сосновых травяных борах Кузнецкой котловины и в березовых травяных лесах Западной Сибири (соответственно 17 и 10 видов), в других формациях травяных лесов таких видов встречается от 2 до 8 (табл. 1). Общий для всех формаций только один вид — *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., имеющий евразийский ареал. Однако специфика набора болотных видов в той или иной формации травяных лесов обусловлена не столько ограниченностью ареалов, сколько современными условиями среды местообитаний в указанных сообществах. Об этом свидетельствует набор болотных видов в сосновых лесах Кузнецкой котловины. *Thalictrum flavum* L., *Scutellaria galericulata* L. и некоторые другие виды с евразийским ареалом не встречены во всех других травяных типах лесов только из-за отсутствия переувлажненных участков.

Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов болотной ценогенетической группы (табл. 8) подтверждают наши выводы.

Сосновые леса Кузнецкой котловины и березовые зональные леса Западной Сибири наиболее отличаются от лесов тех районов, где в настоящее время условия произрастания видов болотной группы очень ограничены.

Антропогенная группа в травяных лесных формациях представлена 50 видами высших растений. Их распространение связано в основном с хозяйственной деятельностью человека.

Из анализа приуроченности этих видов к отдельным формациям видно, что специфика и разнообразие видового состава связаны не

Таблица 8
Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов болотной ценогенетической группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,79	0,84	0,74	0,45
2	0,21	XXX	0,83	0,88	0,83
3	0,16	0,17	XXX	0,40	0,51
4	0,26	0,12	0,60	XXX	0,44
5	0,55	0,17	0,49	0,56	XXX

Сходство (1 — z)

Таблица 9
Сходство и различие травяных лесных формаций по составу видов антропогенной группы

Районы распространения формаций	Различия (z)				
	1	2	3	4	5
1	XXX	0,71	0,50	0,50	0,66
2	0,29	XXX	0,74	0,72	0,47
3	0,50	0,26	XXX	0,54	0,69
4	0,49	0,28	0,46	XXX	0,72
5	0,34	0,53	0,31	0,28	XXX

Сходство (1 — z)

только с ареалами видов (виды с европейским ареалом проходят в Среднюю Сибирь до Байкала), но и с размерами лесных массивов, их взаимодействием с окружающими ценозами, степенью нарушенности и интенсивностью использования той или иной формации в народном хозяйстве. Так, группа антропогенных видов травяных боров Кузнецкой котловины, расположенных небольшими массивами и довольно сильно нарушенных, представлена 40 видами, а в аналогичных лесах Нижнего Приангарья и предгорий Алтая — соответственно 8 и 4 видами.

Коэффициенты сходства и различия травяных лесных формаций по составу видов антропогенной группы (табл. 9) подтверждают мысль о том, что провинциальные различия группы антропогенных видов возникли и развиваются главным образом под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Таким образом, ценогенетический анализ флористического состава сосновых травяных лесов Нижнего Приангарья позволяет говорить о сложности их эволюционного пути со времен плейстоцена.

Флору травяных боров Нижнего Приангарья, как и всех травяных формаций, при четко выраженном фитоценоотическом ядре видов бетулярной ценогенетической группы отличает значительное участие видов боровой, луговой, таежной и степной ценогенетических групп, включившихся в травяные лесные сообщества в процессе селектоценогенеза.

Селектоценогенез травяных боров проходил под действием неоднократных смещений растительных зон в четвертичный период, что приводило к отмиранию видов с узкой экологией и инвазии на освободившиеся экотопы видов с широкой экологической пластичностью. Этот процесс усиливался и за счет миграции видов в ходе расселения, так как район Приангарья, как и районы распространения других травяных лесных формаций, не представлял изолированной территории, а имел широкие связи с флорой сопредельных формаций. Отмеченные нами различия во флорах формаций травяных лесов обусловлены не специфичностью основного ядра ценогенетических групп, а присутствием видов, второстепенных для этих формаций.

Формационная специфика флористического состава травяных лесных формаций четко проявляется только в зональных сообществах (сосновые боры Нижнего Приангарья и березовые травяные леса Западной Сибири).

Бетулярная ценогенетическая группа составляет ядро всех травяных лесных формаций, и при декумбации ярусов в любой из формаций не происходит резкой смены травостоя, а наблюдаются лишь не-

которые изменения в сторону увеличения обилия видов, хорошо размножающихся семенами. Отсюда вполне понятно наличие большого числа корреспондирующих ассоциаций среди травяных лесных формаций.

Травяные покровы леса, адаптирующие многих представителей аборигенной флоры и создающие своеобразные сочетания ценогенетических гетерогенных групп видов в травяном покрове, носят характер сложившихся ассоциаций, обладающих достаточно высокой устойчивостью.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Крылов Г. В. 1953. Березовые леса Томской области и их типы. Новосибирск, с. 121.
2. Будникова Г. П. 1973. Сосновые леса кузнецкой котловины. Канд. дис. Новосибирск, с. 162.
3. Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, с. 446.
4. Лашинский Н. Н. 1961. Естественное возобновление лиственницы сибирской в главнейших типах леса Горного Алтая. Канд. дис. Новосибирск, с. 251.
5. Попов М. Г. 1957—1959. Флора Средней Сибири. т. 1—2. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 912.
6. Крылов П. Н. и др. 1927—1961. Флора Западной Сибири, вып. 1—12. Томск, с. 3550.
7. Клеопов Ю. Д. 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 183—256.
8. Крашенинников И. М. 1939. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене.— Сов. бот., № 6—7, с. 67—99.
9. Куминова А. В. 1963. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 438—461.
10. Куминова А. В. 1973. Характерные черты Алтайско-Саянской геоботанической области.— Изв. Томского отд. всеос. ботанич. общества, т. VI. Томск, Изд-во ТГУ, с. 23—35.
11. Зозулин Г. М. 1973. Исторические свиты растительности Европейской части СССР.— Бот. ж., 58, № 8, с. 1081—1092.
12. Серебрякова Т. И. 1951. Жизненные формы некоторых злаков лесной зоны и возможные пути их эволюции.— В сб.: Второе Московское совещание по филогении растений. М., с. 64—67.
13. Preston F. W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity (Part II).— Ecology, 43, N 3, 410—432.
14. Малышев Л. И. 1968. Генетические связи высокогорных флор южной Сибири и Монголии.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол., № 15, вып. 3, 23—31.
15. Сукачев В. Н. 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии.— Ж. общей биол., 5, вып. 4, 213—226.
16. Крашенинников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. ботаника, № 4, 16—45.
17. Ревердатто В. В. 1940. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири.— Сов. ботаника, № 2, 48—64.
18. Нащекин В. Д. 1963. История лесной растительности Красноярского края в антропогене.— Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, с. 281—293.
19. Соболевская К. А. 1946. Географические элементы флоры осоковых Средней Сибири.— Изв. ЗСФАН СССР, сер. биол., Новосибирск, вып. 1, с. 33—52.
20. Положий А. В. 1972. К познанию истории развития современных флор Приенисейской Сибири.— В сб.: История флоры и растительности Евразии. Л., «Наука», с. 136—144.

N. N. Lashchinsky
**CENOGENETIC FLORA ANALYSIS
 OF THE GRASSY PINE FORESTS
 OF THE NIZHNEE PRIANGARYE**

An attempt has been made based on the cenogenesis to ascertain the evolution stages of the grassy pine forests of the Nizhnee Priangarye. The comparison method of similar cenogenetic groups in five grassy forest formations of Siberia has been used.

Seven cenogenetic groups have been determined such as bor, betular, meadow, steppe, swamy and anthropogenous. A mathematical method has been used for analysis of the data. A conclusion has been drawn on the part of each cenogenetic group in the formation of the recent plant cover and the prevalence of betular group in the cenogenesis of grassy forest formations.

УДК 581.9

Н. Н. ЛАЩИНСКИЙ, А. В. РОНГИНСКАЯ

**ОСОБЕННОСТИ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА
 ТРАВЯНЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ
 НИЖНЕГО ПРИАНГАРЬЯ**

Проведен детальный флористический анализ травяных лесов южной Сибири и показан удельный вес споровых, голосемянных и сосудистых растений, выявлен удельный вес бореального элемента, характер жизненных форм и экологических спектров.

Это позволило авторам вскрыть степень соответствия видового состава современным условиям и положение изученных флористических комплексов в ряду других сообществ южной тайги.

К травяным типам лесов мы относим большую группу лесных сообществ, в которых отсутствует или слабо развит кустарниковый ярус, а густой травяной покров отличается большим видовым разнообразием. Они широко представлены в Сибири и характерны для южной части зоны равнинных лесов, лесостепной зоны и нижних подпооясов горно-подзолистых, серых или темно-серых почвах различной степени оподзоленности. Древостой образует сосна — *Pinus sylvestris* L., береза бородавчатая — *Betula pendula* Roth., лиственница — *Larix sibirica* Ledeb. и осина — *Populus tremula* L.*

Экологический ареал травяных лесов имеет довольно четкие границы.

В условиях Средней Сибири большие площади этих лесов расположены в бассейне р. Ангары. Такие леса занимают все дренированные местоположения водоразделов и склонов и служат как бы переходной полосой от лесостепи к темнохвойной тайге Енисейского кряжа. По Л. В. Шумиловой [1], сосновые травяные леса Нижнего Приангарья представляют собой исторически сложившуюся зону, сформировавшуюся еще в начале голоцена. На всех современных схемах физико-географического районирования [1, 2] район нижнего течения Ангары относится к подзоне южной тайги.

* Названия растений даны по «Флоре СССР» т. I—XXX.

Для того чтобы выявить своеобразие флоры южнотаежных травяных сосновых боров Нижнего Приангарья, мы провели ее сравнение с флорами травяных лесов других регионов: березовых лесов южной тайги Западной Сибири (формации одной подзоны), травяных сосновых лесов Кузнецкой котловины, травяных сосновых лесов Северного и Северо-Восточного Алтая и травяных лиственничных лесов Горного Алтая. Сведения о флорах травяных лесных формаций получены в период 11-летних собственных сборов в Приангарье, а также заимствованы из следующих источников: по березовым лесам у Г. В. Крылова [3], по сосновым лесам Кузнецкой котловины у Г. П. Будниковой [4], по лиственничным лесам у А. В. Куминовой [5] и Н. Н. Лашчинского [6], по сосновым лесам предгорий у А. В. Куминовой [5]; использованы «Флора Западной Сибири» [7] и «Флора Средней Сибири» [8].

Рассматриваемые нами сосновые травяные леса южнотаежной лесостепной и степной зон представляют собой географически замещающие сообщества одного типа. Северный и южный их варианты имеют отличия в производительности древостоев и флористическом составе. Флора этой группы лесов не является территориально обособленной и самостоятельной и не может считаться «элементарной флорой» в том смысле, который вкладывает в это понятие А. И. Толмачев [9, 10]. Это частичная флора обширной группы типов леса, ограниченная фитоценотической приуроченностью и отчасти экологически.

Поскольку флора неразрывно связана с территорией, отражая в своем составе и современные природные условия, и ее прошлое, сравнение конкретных флор отдельных формаций поможет вскрыть их соответствие современным природным условиям, показать «качественное лицо» этих формаций, эколого-генетические связи и положение в ряду сообществ своей зоны.

При сравнении флор лесных формаций отдельных регионов целесообразно пользоваться формулой Жаккара, несколько видоизмененной Л. И. Малышевым [11], выражая этот коэффициент общности флор в долях единицы

$$K = \frac{z - (x + y)}{z + (x + y)}$$

где K — коэффициент общности флор; z — общее для обеих флор количество видов; x — виды, специфические для одной флоры; y — виды, специфические для другой флоры. В табл. 1 приведены эти коэффициенты.

Травяные леса разных регионов, за исключением сосновых боров Кузнецкой котловины, проявляют значительное флористическое сходство (коэффициенты сходства 0,380—0,522). Небольшое сходство травяных боров Кузнецкой котловины с остальными травяными лесны-

Таблица 1
 Коэффициенты сходства флор травяных лесных формаций Западной и Средней Сибири

Формация леса	Травяные сосновые леса Приангарья	Травяные сосновые леса Кузнецкой котловины	Травяные сосновые леса предгорий Алтая	Травяные лиственничные леса Западной Сибири	Травяные березовые леса Западной Сибири
Травяные сосновые леса Приангарья	—	0,112	0,519	0,400	0,420
Травяные сосновые леса Кузнецкой котловины		—	0,055	0,128	0,087
Травяные сосновые леса предгорий Алтая			—	0,522	0,395
Травяные лиственничные леса Западной Сибири				—	0,380
Травяные березовые леса Западной Сибири					—

Состав флоры травяных лесов по типам сосудистых растений

Состав флоры	Сосновые леса						Лиственные леса Горного Алтая		Березовые леса Западной Сибири	
	Приангарья		Кузнецкой котловины		Предгорий Алтая		число видов	%	число видов	%
	число видов	%	число видов	%	число видов	%				
Споровые	10	4,6	8	2,2	5	3,3	3	1,1	8	3,1
Голосемянные	3	1,3	4	1,1	4	2,6	3	1,1		
Покрывтосемянные	208	94,1	345	96,7	142	94,1	238	97,8	250	96,9
В том числе:										
однодольные	51	23,1	64	17,9	32	21,2	45	19,1	53	20,5
двудольные	157	71,0	281	78,8	110	72,9	193	78,7	197	76,4
Всего видов	221	100	357	100	151	100	244	100	258	100

ми формациями связано с наличием специфических видов, вошедших в эти леса в последнее время под влиянием хозяйственной деятельности человека. Общие черты сходства флор травяных лесных формаций объясняются не только идентичностью современных условий, но и общностью многовековой истории формирования.

В плейстоцене на территории сравниваемых формаций господствовали лиственные леса с примесью березы, сосны, кедра, с разнообразной травянистой и кустарниковой растительностью, виды которой имели центром своего развития Среднюю и Восточную Сибирь [12, 13]. Перестройка этого «плейстоценового флористического комплекса», занимавшего в начале четвертичного периода территорию от Восточной Сибири до Западной Европы, происходила под влиянием неоднократных смен холодного и сухого климата более теплым и влажным, что повлекло за собой продолжительные и значительные смещения растительных зон и миграции отдельных флор. В оптимальных условиях межледниковья на территории современных травяных лесов Западной и Средней Сибири распространялись хвойно-широколиственные леса. Неоднократные смены зональных типов растительности на одной и той же территории приводили к взаимному обогащению состава флор, свойственных каждому типу в их древнем варианте, и в то же время к более сложному пространственному распределению.

Под влиянием тех же факторов не меньшее значение в формировании травяных лесных формаций имел процесс автохтонного развития. Сопоставление данных спорово-пыльцевого анализа четвертичных отложений разных регионов [14—20] свидетельствует о том, что продолжительность распространения мелколиственных и светлохвойных лесов в Западной и Средней Сибири была неодинаковой. Так, по данным М. П. Гричук [21], в Западной Сибири фаза господства мелколиственных лесов длилась дольше, чем та же фаза в Средней Сибири. Несмотря на это, зональные особенности более устойчивы, чем формационная специфика. Так, травяные березовые леса Западной Сибири гораздо более сходны с зональными сосновыми лесами Нижнего Приангарья, чем с травяными борами и лиственными лесами Алтая. Главной же причиной общности флор травяных лесов разных регионов была и остается слабая дифференцированность общих экологических условий и состава лесных, а также полуоткрытых, типа степных и частично луговых, группировок, свободный обмен видами между формациями и регионами на протяжении длительного времени. Отмечая общность, необходимо остановиться и на различии флор разных формаций.

Соотношение типов сосудистых растений в травяных формациях лесов (табл. 2) очень мало отличается от спектра всей земной флоры, где голосемянные составляют 0,34%, однодольные — 18, двудольные — 81,6% [22].

Один из важнейших показателей специфики парциальных флор — их видовое богатство. Подсчет числа видов показал, что из всех травяных лесных формаций сосновые леса Кузнецкой котловины наиболее богаты в видовом отношении. Здесь видов почти в 1,5 раза больше, чем в сосновых лесах Нижнего Приангарья, березовых лесах Западной Сибири и лиственных лесах Горного Алтая, и в 2 с лишним раза больше, чем в сосновых лесах предгорий Алтая. Леса последнего региона представляют наиболее обедненный вариант травяных сообществ, тогда как южнотаежные зональные сообщества Западной и Средней Сибири и лиственные леса Горного Алтая по общему количеству видов почти не различаются. Это подтверждают близкие коэффициенты сходства флор (0,400—0,420). Разный уровень видовой насыщенности рассматриваемых формаций связан не столько с историческим развитием их флор, сколько с неоднородностью современных физико-географических условий и фитоценотическим окружением. Богатство флоры

сосновых лесов Кузнецкой котловины обусловлено, по нашему мнению, в значительной мере глубоким проникновением в лесные ценозы степных видов с двойственной экологией во время последней криоксеротической стадии голоцена, широким представительством видов, имеющих здесь абсолютные пределы распространения, а также тесными контактами с черневыми лесами.

Во флоре южнотаежных лесных травяных формаций сосредоточено от 41,5 до 45,1% видов от состава зональной флоры. Показательная систематическая структура флоры этих лесных формаций (распределение видов по семействам и родам). Наиболее обильны по количеству видов семейства сложноцветных и злаковых, что, по мнению Б. А. Юрцева [23], характерно для всей голарктической области.

Во флоре сосновых лесов Нижнего Приангарья более высока роль бореального, в том числе темнохвойно-таежного, элемента. Такие типичные для него семейства, как *Equisetaceae*, *Lycopodiaceae*, *Pinaceae*, *Orchidaceae*, *Pyrolaceae*, *Vacciniaceae*, составляют здесь 14,3% видового состава; в березовых же лесах Западной Сибири — только 5,7%, в сосновых лесах Кузнецкой котловины — 6,7% (или соответственно 31 вид против 15 и 25). К тому же представительство семейств *Cyperaceae*, *Salicaceae*, *Ranunculaceae*, *Compositae*, *Leguminosae*, *Rosaceae* (очень показательных для бореальных флор [23—25]) также более четко выражено в сосновых лесах Приангарья. Здесь они представлены 123 видами — 55,6% от состава их флоры; в других травяных лесных формациях их доля исчисляется 41,4—47,3%.

Приведенные данные позволяют считать район Нижнего Приангарья во все времена плейстоцена и голоцена районом преимущественно лесной растительности. И в настоящее время бореальный состав флоры травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья наиболее полно соответствует современным климатическим условиям.

В составе флор указанных лесных формаций необходимо выделить неморальную генетическую группу видов, по происхождению и современному распространению связанную с широколиственными лесами умеренной зоны Евразийского материка. Эта группа наиболее полно представлена в Сибири по правобережью р. Кондомы в липовом лесу и находится там на положении неморальных реликтов. В травяных сосновых лесах Нижнего Приангарья и в березовых лесах Западной Сибири представлено по одному виду этой группы в каждом (*Viola mirabi-*

Состав флоры светлохвойных и березовых лесов Западной и Средней Сибири

Семейство	Травяные сосновые леса			Лиственничные леса Горного Алтая	Травяные березовые леса Зап. Сибири	Южная тайга Средней Сибири	Южная тайга Зап. Сибири
	Кузнецкой котловины	Предгорий Алтая	Средней Сибири				
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Polypodiaceae</i>	5	3	3	1	3	12	11
<i>Ophioglossaceae</i>	—	—	3	—	1	3	5
<i>Lycopodiaceae</i>	1	—	1	—	—	3	—
<i>Equisetaceae</i>	2	2	3	2	4	8	7
<i>Pinaceae</i>	4	4	3	3	—	5	5
<i>Cyperaceae</i>	8	4	7	5	6	51	54
<i>Gramineae (Poaceae)</i>	31	16	19	31	30	51	46
<i>Orchidaceae</i>	11	4	12	—	9	20	20
<i>Juncaceae</i>	1	1	3	—	1	6	6
<i>Liliaceae</i>	13	7	10	9	7	17	13
<i>Salicaceae</i>	4	1	1	1	7	—	7
<i>Iridaceae</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Betulaceae</i>	2	1	2	1	1	2	1
<i>Urticaceae</i>	1	1	—	1	1	—	1
<i>Santalaceae</i>	1	—	1	—	1	1	1
<i>Polygonaceae</i>	3	1	—	2	2	—	2
<i>Caryophyllaceae</i>	19	3	6	14	12	17	32
<i>Ranunculaceae</i>	21	13	21	20	14	37	40
<i>Cruciferae (Brassicaceae)</i>	15	—	1	3	2	1	28
<i>Papaveraceae</i>	3	1	2	1	2	2	2
<i>Saxifragaceae</i>	3	2	1	2	1	1	1
<i>Rosaceae</i>	21	16	18	25	22	34	37
<i>Leguminosae (Fabaceae)</i>	24	16	17	20	22	20	28
<i>Geraniaceae</i>	4	4	3	4	3	3	7
<i>Polygalaceae</i>	1	—	1	1	1	1	1
<i>Euphorbiaceae</i>	2	1	2	2	2	2	2
<i>Cutiferae (Hypericaceae)</i>	2	1	—	1	1	—	1
<i>Violaceae</i>	7	3	7	2	5	7	9
<i>Thymelaeaceae</i>	1	—	1	—	—	1	—
<i>Onagraceae</i>	4	2	1	1	1	1	1
<i>Umbelliferae (Apiaceae)</i>	14	7	8	11	10	14	24
<i>Pyrolaceae</i>	4	—	6	1	1	7	7
<i>Vacciniaceae</i>	2	—	2	1	1	4	4
<i>Primulaceae</i>	4	1	1	4	4	7	8
<i>Gentianaceae</i>	4	1	5	3	3	8	3
<i>Polimoniaceae</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Boraginaceae</i>	12	2	2	3	3	5	13
<i>Labiatae (Lamiaceae)</i>	16	7	6	7	8	14	19
<i>Scrophulariaceae</i>	13	2	6	7	12	11	22

lis L., *Myosotis krylovii* Serg. соответственно), в лиственничных лесах Алтая — три вида (*Festuca gigantea* Vill., *Galium krylovii* Iljin, *Poa remota* Forsel.), в сосновых лесах предгорий Алтая — восемь (*Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Gircaea lutetiana* L., *Epilobium montanum* L., *Festuca gigantea* Vill., *F. extremorientalis* Ohwi., *Osmorhiza amurensis* Fr. Schmidt et Maxim., *Stachys sylvatica* L.), в сосновых лесах Кузнецкой котловины — 12 (*Actea spicata* L., *Alfredia cernua* (L.) Cass., *Brunera sibirica* Stev., *Campanula trachelium* L., *Circaea lutetiana* L., *Epilobium montanum* L., *Festuca gigantea* Vill., *Galium krylovii* Iljin, *Myosotis krylovii* Serg., *Stachys sylvatica* L., *Poa remota* Forsel., *Viola mirabilis* L.). Анализируя приведенные данные, приходим к выводу, что обогащению флоры неморальными видами в двух последних регионах способствовало их пограничное положение с черневыми лесами Горной Шории и Алтая.

Довольно рельефно во флорах всех формаций выделяются виды «плейстоценового флористического комплекса», с наилучшей полнотой характеризующие тот древний тип растительности, который был назван И. М. Крашенинниковым [26] «сосново-лиственнично-березовой плейстоценовой лесостепью». Эти виды могут быть отнесены к типу автотонных реликтов, преемственно перешедших в травяные лесные формации без всяких миграций. Для них характерны разорванные ареалы, светолюбие и ксеромезофитная структура.

Различия во флорах особенно наглядно видны при сопоставлении спектров (в процентных отношениях семейств). Семейственные флористические спектры успешно использовались для сравнения флор отдельных районов [11, 23]. Они дают возможность выразить особенности систематического состава флоры (табл. 3). Нам для анализа были взяты 10 семейств, наиболее полно представленных во флористическом составе травяных лесов. Эти 10 семейств составляют от 56,5 до 73,1% видового разнообразия флоры (табл. 4).

Во флоре большинства рассматриваемых травяных лесных формаций наиболее крупные по числу видов — семейства сложноцветных, злаковых. Это дает основание рассматривать флору травяных лесных формаций как единое целое и отнести ее к флорам бореально-умеренного типа [10]. Только сосновые леса предгорий Алтая отличаются некоторым своеобразием, где злаковые, бобовые и розоцветные составляют почти третью часть их видового состава. Во всех других формациях первое место по видовому представительству принадлежит сложноцветным.

Во флоре Западной Сибири преобладают семейства сложноцветных, бобовых и злаковых. Флористический спектр южнотаежной ее полосы значительно отличается как по процентному участию отдельных семейств, так и по их значимости (по месту в спектре). Здесь доминируют сложноцветные, осоковые и злаковые семейства, однако участие сложноцветных падает с 15,0 до 10,0%. Это вполне объяснимо: сложноцветные наиболее характерны и разнообразны в аридных и арктических условиях [11], и исключение степных и тундровых условий должно было отразиться на изменении доли их участия во флоре. Южная тайга Западной Сибири отличается от общего спектра территории повышением участия осоковых (с 5,2 до 8,6% или соответственно 4-е и 2-е места в спектрах) и лютиковых (с 3,8 до 6,4% или 8—9-е и 4-е места в спектрах, которые, по Л. И. Малышеву [11], увеличивают свое обилие к северу, а увеличение их видового разнообразия в южнотаежной зоне объясняется заболоченностью территории. Вполне закономерно также снижение роли термофильных представителей семейства бобовых с 8,2 до 4,4% (2-е и 7-е места в спектрах).

Зональная формация травяных березовых лесов Западной Сибири по составу флоры также существенно отличается от семейственного

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Plantaginaceae</i>	2	2	1	2	2	3	3
<i>Rubiaceae</i>	5	4	1	3	4	2	8
<i>Caprifoliaceae</i>	4	1	1	3	1	4	4
<i>Valerianaceae</i>	1	—	—	1	1	1	1
<i>Dipsacaceae</i>	2	—	—	1	1	—	1
<i>Campanulaceae</i>	7	1	2	5	6	2	6
<i>Compositae (Asteraceae)</i>	46	11	28	37	37	62	63
<i>Berberidaceae</i>	—	1	—	1	—	—	—
<i>Plumbaginaceae</i>	1	—	—	—	—	—	—
<i>Ericaceae</i>	—	1	—	—	—	4	4
<i>Adoxaceae</i>	1	—	—	—	1	1	1
<i>Oxalidaceae</i>	1	1	—	—	—	—	—
Виды других семейств	2	—	—	—	—	108	86
Всего видов	357	151	221	244	258	565	647

спектра своей зоны большим видовым разнообразием сложноцветных, злаковых, розоцветных, бобовых и снижением роли осоковых и лютиковых. Отсюда можно сделать вывод, что формация травяных березовых лесов в зоне южной тайги Западной Сибири — один из наиболее термофильно-ксерофильных типов сообществ по сравнению с сопутствующими сообществами этой зоны.

Флора травяных сосновых лесов Западной Сибири имеет больше сходства с флорой травяных березовых лесов, чем с общим семейственным спектром южнотасежной зоны Западной Сибири, и в то же время формации отдельных регионов отличаются некоторым своеобразием. При анализе их состава мы учитывали, что видовое разнообразие сложноцветных, злаковых, губоцветных, зонтичных, лилейных и бобовых (1-я группа видов) увеличивается в аридных условиях, а гвоздичных, осоковых и лютиковых (2-я группа видов) повышается к северу [11]. Следовательно, соотношение этих групп видов характеризует флору с двух противоположных экологических сторон: ее отношение к аридности и повышенной влажности почвы и воздуха.

Таблица 4

Соотношение основных семейств во флоре некоторых травяных лесов Сибири (в %)

Семейство	Сосновые леса Кузнецкой котловины	Сосновые леса предгорий Алтая	Сосновые леса Средней Сибири	Лиственничные леса Горного Алтая	Травяные березовые леса Западной Сибири	Флора южной тайги Средней Сибири	Флора южной тайги Западной Сибири	Флора Западной Сибири	Флора Средней Сибири
	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов	число видов
<i>Compositae (Asteraceae)</i>	12,8	7,3	12,9	15,1	14,2	11,4	10,0	15,0	12,0
<i>Gramineae (Poaceae)</i>	8,4	10,6	8,7	12,7	11,5	9,4	7,3	7,4	9,0
<i>Rosaceae</i>	5,9	10,6	8,3	10,2	8,5	6,3	5,9	4,6	5,0
<i>Leguminosae (Fabaceae)</i>	6,5	10,6	7,8	8,2	8,5	3,7	4,4	8,2	7,0
<i>Ranunculaceae</i>	5,9	8,5	9,6	8,2	5,4	6,8	6,4	3,8	5,0
<i>Cyperaceae</i>	2,2	2,6	3,2	2,0	2,3	9,4	8,6	5,2	7,2
<i>Liliaceae</i>	3,5	4,6	4,6	3,7	2,7	3,1	2,0	2,7	3,0
<i>Caryophyllaceae</i>	5,2	2,0	2,7	5,7	5,0	3,1	5,1	4,0	4,2
<i>Labiatae (Lamiaceae)</i>	4,5	4,6	2,7	2,8	3,1	2,6	3,0	3,6	3,0
<i>Umbelliferae (Apiaceae)</i>	3,8	4,6	3,7	4,5	3,8	2,6	3,8	3,1	3,5
Всего	58,7	66,1	64,2	73,1	65,0	58,4	56,5	57,6	58,9

Соотношение этих групп видов в сосновых лесах Кузнецкой котловины, предгорий Алтая, в лиственничных лесах Горного Алтая и в березовых лесах южной тайги Западной Сибири колеблется в пределах от 3:1 до 4:1, тогда как для зоны южной тайги это соотношение составляет 1,5:1.

Во флоре Средней Сибири [8] преобладают сложноцветные, злаковые, осоковые. Соотношение указанных выше групп семейств здесь почти то же, что и в Западной Сибири, в общих чертах оно сохраняется и для зоны южной тайги Средней Сибири (2,6:1 для всей Средней Сибири, 2,4:1 для всей Западной Сибири и 2,0:1 для флоры южной тайги Средней Сибири). Состав флоры сосновых травяных лесов характеризуют примерно те же соотношения групп видов (4,6:1), что и для сосновых лесов Западной Сибири. Таким образом, южнотасежные травяные сосновые леса Средней Сибири по составу флоры не повторяют зональной специфики своего региона. В южнотасежной зоне Средней Сибири (Нижнее Приангарье) они представляют собой наиболее ксерофильный тип сообществ, как и травяные березовые леса в южной тайге Западной Сибири.

Анализ флор травяных лесных формаций разных регионов по соотношению ведущих групп семейств показывает общность основных черт их структурной организации. Незначительность формационных различий в общей структурной организации березовых, сосновых и лиственничных типов травяных лесных формаций свидетельствует о близости их экологических ареалов в системе эколого-фитоценологических координат.

Показателем экологического анализа флоры указанных формаций, особенно по отношению видов к водному режиму. В табл. 5 показано соотношение отдельных групп в каждой из формаций. Мезофитная экологическая группа видов преобладает во всех рассматриваемых формациях.

По экологическим спектрам зональных формаций березовые леса Западной Сибири и сосновые леса Средней Сибири близки к сосновым лесам предгорий Алтая. Ксерофитная группа видов составляет от 14 до 18% состава, гигрофиты — 3,14—4%. Некоторое своеобразие имеют спектры сосновых лесов Кузнецкой котловины и лиственничных лесов Горного Алтая. Флора обеих формаций может рассматриваться как ксерофитный вариант флоры травяных лесов, поскольку на виды ксерофитной экологии приходится 22,4—27,46%. Это подтверждает высказанную мысль о широком распространении степей и проникновении их

Таблица 5

Состав экологических групп флоры травяных лесных формаций Западной и Средней Сибири

Формация	Ксерофиты		Мезоксерофиты		Мезофиты		Мезогигрофиты		Психрофиты		Гигрофиты		Петрофиты	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Сосновые леса Нижнего Приангарья	31	36	28	12,67	155	70,14	15	6,80	10	4,53	7	3,14	3	1,36
Березовые леса Западной Сибири	10	3,39	45	17,37	169	65,26	25	9,63	8	3,10	10	3,86	1	0,39
Сосновые леса Кузнецкой котловины	18	5,04	62	17,36	201	56,30	35	9,80	8	2,28	19	5,32	14	3,92
Сосновые леса предгорий Алтая	3	2,0	19	12,52	110	72,84	7	4,64	3	2,0	6	4,0	3	2,0
Лиственничные леса Алтая	12	4,92	55	22,54	146	59,83	12	4,92	13	5,33	5	2,05	1	0,41

видов под полог леса в криоксеротические периоды голоцена. Каждая из флор имеет и специфические особенности в составе экологических групп. Так, петрофиты в сосновых лесах Кузнецкой котловины составляют 3,92%, в лиственничных же — только 0,4%. Количество гигрофитов в лиственничных лесах почти в два раза меньше, чем в зональных формациях березовых и сосновых, а в сосновых лесах Кузнецкой котловины эта группа видов наиболее представлена — 5,32%.

Таким образом, экологический состав флоры травяных лесных формаций вполне согласуется с современным характером их местообитаний. При мезофильном облике их травяного покрова в сообществах на каменистых склонах более высок процент ксерофитных и петрофитных видов.

Состав видов в сообществе в значительной мере зависит от сочетания и напряженности факторов внешней среды, от свойств видов и их реакции на внешние условия. Он может быть чутким индикатором биоэкологических условий в фитоценозе, показателем динамичности сообществ, его места в сукцессионном ряду. В травяных сосновых лесах Нижнего Приангарья флористический состав представлен следующим соотношением жизненных форм: деревья — 3 вида, кустарники и кустарнички — 13, стержнекорневые многолетние травы — 30, кисте-корневые и короткокорневищные травы — 76, длиннокорневищные травы — 77, луковичные и клубневые многолетние травы — 7, одно- и двулетники — 11 видов. Аналогичный состав жизненных форм наблюдается и в сосновых лесах южнотаежной зоны европейской части СССР [27—29]. Достаточно влажные, хорошо аэрируемые почвы лесолуговой зоны являются оптимальной средой для развития длиннокорневищных видов. Длиннокорневищные виды в сосновых травяных лесах Нижнего Приангарья в значительной степени определяют структуру напочвенного покрова, его биогенную среду, поскольку большая часть их обильна в травостое. Только один из короткокорневищных злаков — *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. — делит свое господство с длиннокорневищными видами.

Проведенный анализ вскрывает специфику флористических отличий в травяных формациях лесов разных регионов и общие черты их структурной организации. Таксономический анализ флоры травяных лесных формаций дает право говорить об относительной идентичности условий их местообитания и близости их экологических ареалов.

В составе флоры зональных формаций южной тайги (сосновых боров Нижнего Приангарья и березовых травяных лесов Западной Сибири) более отражаются зональные особенности, чем формационная специфика. Эти леса представляют собой наиболее термофильно-ксерофильные типы сообществ южнотаежной зоны. Доминантами травяного покрова в них являются мезофильные виды бореального типа.

Анализ флористических списков позволяет сделать вывод о наличии видов, общих для всех лесных травяных формаций. Значительная часть их входила ранее в плейстоценовый флористический комплекс И. М. Крашенинникова [12] и сохранила до сего времени свои биоэкологические особенности в силу слабой дифференцированности экологических условий.

Экологические условия травяных светлохвойных и мелколиственных лесов в настоящее время наиболее полно отвечают их биологии. Различия во флорах разных формаций обусловлены в настоящее время главным образом антропогенным воздействием, способствующим выдерению под полог этих лесов луговых, степных и сорных видов.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
18/XII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Шумилова Л. В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск, Изд-во ТГУ. 437 с.
2. Сочава В. Б. 1956. Темнохвойные леса. — В кн.: Растительный покров СССР, т. 1. М., Изд-во АН СССР, с. 139—216.
3. Крылов Г. В. 1953. Березовые леса Томской области и их типы. Новосибирск, с. 121.
4. Будникова Г. П. 1973. Сосновые леса Кузнецкой котловины. Канд. дис. Новосибирск, с. 162.
5. Куминова А. В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск, с. 446.
6. Лащинский Н. Н. 1961. Естественное возобновление лиственницы сибирской в главнейших типах леса Горного Алтая. Канд. дис. Новосибирск, с. 251.
7. Крылов П. Н. и др. 1927—1961. Флора Западной Сибири, вып. 1—12. Томск, с. 3550.
8. Попов М. Г. 1957—1959. Флора Средней Сибири, вып. 1—2. М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 912.
9. Толмачев А. И. 1931. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Ж. Русского бот. общ., 16, № 1, 111—124.
10. Толмачев А. И. 1970. Богатство флор как объект сравнительного изучения. — Вестник ЛГУ, № 9, биология, вып. 2, 71—83.
11. Малышев Л. И. 1972. Флористические спектры Советского Союза. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., «Наука», с. 17—40.
12. Крашенинников И. М. 1939. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Сов. ботаника, № 6—7, 67—99.
13. Ревердатто В. В. 1940. Основные моменты развития послетретичной флоры Средней Сибири. — Сов. ботаника, № 2, 48—64.
14. Гричук М. П. 1955. К истории растительности в бассейне Ангары. — Докл. АН СССР, 102, № 2, 335—338.
15. Гричук М. П. 1959. Результаты палеоботанического изучения четвертичных отложений Приангарья. — В кн.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. М., Изд-во МГУ.
16. Гричук И. П. 1964. Основные черты развития растительности в четвертичный период на территории Советского Союза. М., с. 204.
17. Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд-во АН СССР, с. 404.
18. Матвеева О. В. 1960. Споро-пыльцевые спектры четвертичных отложений предгорий Алтая, горных районов Восточного Алтая и Западной Тувы. — Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 31. М., Изд-во АН СССР, с. 85—115.
19. Боярская Г. Д. 1961. К вопросу о развитии растительности бассейна Ангары в четвертичный период. — В кн.: Палеогеография четвертичного периода СССР. М., Изд-во МГУ, с. 160—173.
20. Боярская Г. Д., Малаева Е. М. 1967. Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. М., «Наука», с. 200.
21. Гричук М. П. 1961. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода. — В кн.: Палеогеография четвертичного периода СССР. М., Изд-во МГУ, с. 189—206.
22. Гросгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР, т. 1. Баку, с. 287.
23. Юрцев Б. А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Л., «Наука», с. 234.
24. Попов М. Г. 1963. Основы флорогенетики. М., Изд-во АН СССР, с. 134.
25. Положий А. В. 1972. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири. — В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., «Наука», с. 136—144.
26. Крашенинников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. ботаника, № 4, 16—45.
27. Казакевич Л. И. 1922. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. 1. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников. — Изв. Саратовской обл. с-х. опытной станции, 3, вып. 3—4, с. 19—67.
28. Серебряков И. И. 1953. Проблемы морфологии вегетативных органов покрытосемянных. Автореф. докт. дис. М., с. 24.
29. Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, Изд-во Казанского ун-та, с. 180.

N. N. Lashchinsky, A. V. Ronginskaya
**SPECIFIC FEATURES OF FLORISTICAL COMPOSITION
 OF GRASSY PINE FORESTS
 OF THE MIZHNEE PRIANGARYE**

A detailed floristical composition of all the grassy south-siberian forests has been performed. The part of *Angiosperms*, *Gymnosperms* and vascular plants has been shown. The part of boreal element as well as the character of living forms and ecological spectra have been revealed.

On the basis of these data the degree of correspondence of species composition to recent conditions and the position of floristical complexes under study in the sequence of the other southern taiga communities have been found.

УДК 581.192(571.5)

В. А. КУЗЬМИН

**ФИТОМАССА И ХИМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ В РАСТЕНИЯХ
 СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ
 СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОЗ. БАЙКАЛ**

Растения луговой и полынно-лапчатковой степей характеризуются низкой биологической продуктивностью, высоким отношением подземной части к надземной. Видовой состав и экологические условия определяют различия в химизме растений этих сообществ и, следовательно, различия в их геохимической роли.

Для выяснения биологической продуктивности и миграции химических элементов в ландшафте необходимы учет фитомассы и изучение химизма растений.

Сведения о химическом составе степных растений Восточной Сибири немногочисленны, а для побережья оз. Байкал опубликованных данных вообще нет.

На северо-западном берегу оз. Байкал степи занимают узкую прибрежную полосу и склоны южной экспозиции. В южной части района распространены преимущественно луговые разнотравные степи, а в северной — полынные формации из класса настоящих степей [1]. Здесь и были заложены две пробные площади изучения почв и растительности.

Участок луговой разнотравной степи расположен на 1—2-метровой озерной террасе недалеко от метеостанции Солнечная. Травяной покров представлен в основном гвоздикой разноцветной, лапчаткой мелколиственной, клаузией солнечной, патринией сибирской, кровохлебкой лекарственной, мятликом кистевидным, тонконогом алтайским и клевером люпиновидным. Почва — дерновая песчано-галечниковая на гравийно-песчаных наносах. Грунтовая вода на глубине 1 м.

Второй исследованный участок полынно-лапчатковой степи находится на юго-восточном пологом склоне увала в 2 км от с. Байкальской. Кроме доминантов — лапчатки бесстебельной и полыни холодной — здесь встречаются мятлик кистевидный, тонконог стройный, ковыль-волосатик, житняк гребенчатый, тимьян обыкновенный, астра альпийская, вероника длиннолистная, клевер люпиновидный. Почва —

Аналитические показатели почв степных сообществ

Таблица 1

Почва	Горизонт	Глубина, см	Фракции механического состава, %		Гумус,	рН водный	Обменные Са+Mg, мг·экв
			<0,01 мм	<0,001 мм			
Дерновая песчано-галечниковая	A _г	0—6	Не определ.			6,8	59,3
	AB	8—18	3	1	1,34	6,8	3,2
	B	30—40	2	1	0,48	6,7	3,7
	C	55—65	2	2	0,24	7,1	3,6
	C	80—90	3	1	0,19	7,6	2,8
Чернозем легкосуглинистый	A	0—10	22	9	4,22	7,5	22,3
	A	10—20	22	8	3,74	7,4	26,5
	AB	25—35	20	6	2,38	8,3	Не опр.
	B _к	40—50	25	12	2,36	8,4	»
	B _к	55—65	23	8	1,16	8,8	»
	BC	70—80	16	6	0,91	8,7	»

чернозем маломощный легкосуглинистый на супесчано-щебнистом делювии гранитов.

По механическому составу и химическим свойствам почвы сильно различаются (табл. 1). Дерновая почва почти не содержит илстых частиц, в ней очень мало гумуса и обменных оснований. В черноземе содержится 6—12% ила, верхний горизонт обогащен гумусом, обменные основания составляют 22—27 мг·экв. При небольшом количестве осадков (250—300 мм) рост и развитие растений полынно-лапчатковой степи лимитирует влага. Растения луговой степи, вероятно, не испытывают недостатка во влаге, так как грунтовые воды залегают неглубоко, а уровень капиллярной каймы в момент описания разреза находился на глубине 50 см от поверхности. Видимо, низкая биологическая продуктивность определялась здесь в основном пицевым режимом.

Учет фитомассы по общепринятой методике в луговой степи проводился 7 июля, а в полынно-лапчатковой — 17 августа 1971 г. Как известно, разновременность учета фитомассы отражается на соотношении зеленой массы и отмерших остатков. К концу вегетации соотношение увеличивается за счет прироста первых и разложения последних.

Содержание элементов в растениях также подвержено фазовой (сезонной) изменчивости. Полученные результаты следует рассматривать с учетом этих обстоятельств.

По запасу органического вещества сообщества близки между собой (табл. 2) и сходны с сухими и пустынными степями Западной Сибири и Казахстана [2]. Несмотря на видовое и экологическое различие, они сходны по структуре фитомассы. Высокое отношение подземной части к надземной луговой степи (15) не характерно для таких же степей на суглинистых почвах и может быть объяснено низкой концентрацией элементов питания в песчано-галечниковой почве, вынуждающей растения развивать мощную корневую систему.

Несмотря на то, что фитомасса лесов на северо-западном побережье Байкала в юрдем в 15 раз больше, чем фитомасса степей [3], количество зольных элементов в степных сообществах уступает количеству их в лесах всего лишь в 2,5 раза (в среднем 327 и 808 кг/га). В органическом веществе лесных сообществ этой территории зольные элементы составляют в среднем 0,6%, а в степных сообществах в 6 раз больше. Общее количество зольных элементов и азота в фитомассе луговой степи около 400 кг/га, а в полынно-лапчатковой более 500 кг/га, что в 2—3 раза ниже, чем в остепненных лугах и луговых степях Русской равнины и Западной Сибири [4].

Таблица 2
Содержание химических элементов в фитомассе степных сообществ (кг/га)

Сообщество	Объект	Фитомасса, ц/га	% от фитомассы	Si	Ca	K	Mg	P	Al	Fe	Mn	S	Na	N	Сумма элементов	Зольность, %	
Луговая разнотравная степь	Травяной покров	5,9	5,7	2,8	3,2	5,9	1,2	0,7	0,2	0,5	0,12	0,9	0,06	13,8	29,4	5,13	
	Отмершие остатки	8,4	8,1	8,4	3,1	3,5	0,7	0,6	0,3	0,7	0,08	0,6	0,08	11,1	29,2	5,08	
	Корни	88,4	86,2	53,0	72,4	21,2	7,9	8,0	11,5	28,2	1,77	9,7	4,42	101,6	317,7	4,07	
Полынно-лапчатковая степь	Всего	102,7	100,0	64,2	78,7	30,6	9,9	9,2	12,0	29,4	1,97	11,2	4,56	126,5	376,3	—	
	Лапчатка	3,6	5,0	3,0	6,9	3,8	0,7	0,5	1,9	2,9	0,07	0,3	0,04	5,8	26,0	10,55	
	Полынь	2,0	2,8	1,7	1,3	3,4	0,3	0,3	0,6	0,8	0,04	0,1	0,06	3,4	11,9	7,02	
	Злаки, разнотравье	1,6	2,2	2,9	1,0	1,8	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,03	0,1	0,03	1,5	8,1	9,63
	Отмершие остатки	6,0	8,4	8,8	11,2	2,1	1,3	0,5	2,0	3,3	0,12	0,7	0,06	7,5	38,0	8,48	
Корни	59,0	81,6	82,6	122,7	22,4	20,1	7,8	48,4	51,9	1,77	9,4	1,77	70,8	439,7	7,55		
Всего	72,2	100,0	99,0	143,1	33,5	22,5	9,3	53,1	58,5	2,03	10,6	1,96	89,0	503,7	—		

Благодаря различию в видовом составе, т. е. избирательной способности, а также экологическим особенностям зольность растений полынно-злаковой степи почти в 2 раза больше по сравнению с зольностью растений луговой степи. В надземной части степных растений зольные элементы составляют около 1/10 части от содержания в органическом веществе, а в лесах на их долю приходится 4/5. В растениях луговой степи среди исследованных элементов преобладает азот, в лапчатке — кальций, в полыни — калий, а в злаках и разнотравье — кремний. В минимальных количествах содержатся Mn и Na (не более 0,02% от сухого вещества), что характерно для степных негалофитных растений.

Общее содержание элементов в отмерших остатках степей (зольность) близко к их содержанию в живом напочвенном покрове. В этом одно из отличий степного войлока от опада в лесах. Однако по химическому составу отмершие остатки сильно отличаются от живых растений. При разложении мертвых остатков, как и лесной подстилки, теряются наиболее подвижные элементы — K, Na, P и относительно накапливаются Si, Ca, Fe, Al. Калий и фосфор как важные органогены после разложения растительных остатков вступают в новые циклы биологического круговорота, а натрий в результате испарительной концентрации может накапливаться в озерах, встречающихся среди участков сухих степей.

В отмерших остатках и корнях растений полынно-лапчатковой степи доминирует кальций. В них, а также в лапчатке накапливается много железа и алюминия. Эти элементы в сумме составляют здесь 1/5—1/4 часть от количества зольных элементов. В степях других районов СССР, по сводке Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич [4], эта величина обычно не превышает 1/10 части. Как показано В. А. Ковдой [5], с увеличением зольности растений в них возрастает количество алюминия и кремния. Максимум их наблюдается при зольности 6—14%. С увеличением зольности снижается содержание марганца. В исследованных объектах отмеченная закономерность в основном выдерживается. Отклонением от нее является повышенное накопление железа в травянистых растениях. Аналогичное явление наблюдается в степях южного Забайкалья [6, 7]. Возможно, это связано со своеобразием горных степей, а также с обогащенностью почв подвижными соединениями полуторных окислов.

Избирательная способность растений, а следовательно, их геохимическая роль, может быть охарактеризована коэффициентом биологического поглощения [8]. Он представляет собой частное от деления количества элемента в золе растений на его количество в почве (или в горной породе). Для расчета нами взято среднее содержание элементов в данных почвах.

Коэффициенты биологического поглощения кремния, железа и марганца у древесных и травянистых растений Прибайкалья существенно различны (табл. 3). В древесных энергично накапливается марганец ($A_x = n \cdot 10$). У травянистых растений полынно-лапчатковой степи коэффициенты биологического поглощения железа и кремния значительно выше, чем у древесных. Растения луговой степи по этому показателю занимают промежуточное положение. A_x железа в корнях степных растений выше 1, что указывает на его биологическое накопление. Степные растения менее энергично накапливают калий. A_x калия у них в два раза меньше, чем у древесных растений.

В обеих группах растений низкий A_x имеет Na. По данным А. И. Перельмана [8], рассчитанным для среднего состава золы наземных растений, натрий относится к группе сильно накапливаемых элементов с $A_x = n$. В прибайкальских растениях A_x натрия в среднем равен 0,22. Слабое поглощение натрия связано, вероятно, с незасоленностью

Таблица 3

Коэффициенты биологического поглощения (A_x)

Растение, (сообщество.) часть	Si	Ca	K	Mg	Fe	Al	Mn	Na	P
Сосна, кедр, лиственница: В среднем	0,06	16	8	3,0	0,15	—	2,3	0,27	29
Луговая степь: н. ч.	0,31	7	8	3,9	0,27	0,10	2,3	0,13	40
корни растений	0,37	10	2	1,8	0,40	0,10	3,5	0,30	30
В среднем	0,34	9	5	2,9	0,33	0,10	2,9	0,22	35
Полынно лапчатковая степь: н. ч.	0,40	9	5	1,8	0,83	0,50	1,5	0,13	23
корни растений	0,49	13	3	3,4	1,47	1,02	2,5	0,20	22
В среднем	0,45	11	4	2,6	1,15	0,76	2,0	0,16	23
Среднее содержание элементов в почвах	30	1,5	2,5	1,0	6	8	0,12	1,5	0,6

Примечание. н. ч. — надземная часть.

почв. В отличие от железа и алюминия натрия не накапливается даже в подстилке и в травянистых растениях.

Из приведенных материалов видно геохимическое своеобразие натрия, низкая емкость его биологического круговорота в таежных и степных ландшафтах Прибайкалья. Не задерживаясь в биологическом круговороте, натрий выщелачивается из почв и коры выветривания в грунтовые воды, а из них в реки и мировой океан. Представляет интерес изменение отношения Na:K в разных компонентах ландшафта. Несмотря на сходство химических свойств и одинаковое содержание в литосфере, пути миграции Na и K резко различаются. По данным Г. С. Коновалова и В. И. Кореневой [9], отношение Na:K (в мг·экв) в изверженных горных породах 1,7—1,9; в почвах и глинистых осадках благодаря высокой растворимости натрия отношение сужается до 0,65—0,78. Слабое биогенное поглощение натрия и интенсивное калия снижают отношение в живом веществе до 0,72—0,17. В реках из-за высокой водной миграции натрия отношение увеличивается до 3,6—5,2, а в океанах — до 47—56.

Изложенные результаты показывают особенности биологической продуктивности и структуры фитомассы двух степных сообществ Прибайкалья. Биологическая продуктивность их низка, что для сообщества обусловлено разными причинами: недостатком увлажнения полынно-лапчатковой степи и бедностью почвы элементами питания луговой степи.

Растения луговой степи на единицу сухого вещества накапливают зольных элементов примерно в 2 раза меньше по сравнению с растениями полынно-лапчатковой степи. В то же время в растениях луговой степи выше относительное и абсолютное содержание азота. Различия в химизме растений, обусловленные видовой принадлежностью и экологическими условиями, отражаются в дифференциации веществ в ландшафте.

Институт географии Сибири
и Дальнего Востока СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
1/IV 1974.

ЛИТЕРАТУРА

1. Малышев Л. И. 1962. Ботанико-географическое районирование побережий северного Байкала.—Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та СО АН СССР, вып. 1, ботаника, 3—13.
2. Базилевич Н. И., Родин Л. Е. 1971. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах.—В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., «Наука», 5—32.
3. Кузьмин В. А. 1973. Накопление химических элементов древесными породами на северо-западном побережье оз. Байкал.—В кн.: Топологические аспекты изучения поведения вещества в геосистемах. Иркутск.
4. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л., «Наука», 251 с.
5. Ковда В. А. 1956. Минеральный состав растений и почвообразование.—Почвоведение, № 1, 6—38.
6. Титлянова А. А., Коляго С. А. 1968. Особенности биологического круговорота химических элементов в условиях сухих холодных степей юго-восточного Забайкалья.—В кн.: Доклады сибирских почвоведов к IX Международному конгрессу почвоведов. Новосибирск, 48—70.
7. Снытко В. А. 1970. Геохимия урочища.—В кн.: Топология степных геосистем. Л., «Наука», 127—134.
8. Перельман А. И. 1966. Геохимия ландшафта М., Географгиз, 392 с.
9. Коновалов Г. С., Коренева В. И. 1968. К вопросу содержания натрия и калия в речных водах.—Материалы XXII Гидрохимического совещания, вып. 5. Новосибирск, 41—43.

V. A. Kuzmin

PHYTOMASS AND MINERAL ELEMENTS IN PLANTS
OF STEPPE COMMUNITIES
OF THE NORTH-WESTERN COAST OF LAKE BAIKAL

Plants of meadow and wormwood-cinquefoil steppes are characterized by low biological productivity and high relation of the underground part to the overground part. The composition of species and ecological conditions define the distinctions in chemism of plants of these communities and hence the distinctions in their geochemical role.

УДК 581.719 : 547.565

Т. Г. ДЕМИНА, В. Д. ФЕДОРОВСКИЙ, Т. Н. ВЛАДИМИРОВА

О БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ СОЕДИНЕНИЯХ ПЛОДОВ
СМОРОДИНЫ ЗАБАЙКАЛЬЯ

С целью выявления в природе видов и форм смородины, в плодах которых содержится большое количество БАВ: углеводов, антоцианов и аскорбиновой кислоты, изучалось семь видов смородины, произрастающих в природных условиях Забайкалья.

Среди витаминноносных растений особого внимания заслуживают дикорастущие плодово-ягодные растения, в том числе виды рода *Ribes* L. Эти виды — один из основных источников витаминного питания для населения Сибири и Дальнего Востока. Особенно богаты они вита-

минами-синергистами — флавоноидами и аскорбиновой кислотой, обладающими капилляроукрепляющим действием [1]. Питательную ценность плодам придают также витамин PP, группа витаминов B и другие биологически активные соединения — органические кислоты, дубильные вещества, углеводы, микро- и макроэлементы, необходимые для нормальной жизнедеятельности организма [2].

В настоящей работе приводятся результаты исследования биологически активных соединений, содержащихся в зрелых плодах смородины из Забайкалья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район Забайкалья — область среднеазиатских гор, покрытых таежными лесами разных формаций. На севере и северо-западе гольцовые гребни обычно возвышаются над таежным среднегорьем. Всюду встречаются типичные широкие долины. Следы жима, богатый и своеобразный животный и растительный мир привлекают внимание исследователей к этому краю. Природные ресурсы Забайкалья до сих пор используются не в полной мере, а перспективы их велики [3].

Наши работы проводились в Бурятской АССР и частично в Читинской области (Западный и Восточный районы Забайкалья).

Исследовали зрелые плоды рода смородина: с. печальная — *Ribes triste* Pall., с. кислая — *R. acidum* Turcz., с. темно-пурпуровая — *R. atropurpureum* C. A. M., с. малоцветковая — *R. pauciflorum* Turcz., с. моховая — *R. procumbens* Pall., с. душистая — *R. fragrans* Pall., с. двуиглая — *R. diacantha* Pall.

Смородина кислая (замещающий вид смородины щетинистой — *Ribes hispidulum* A. Pofark.) — наиболее широко распространенный вид подрода смородина красная. Встречается во всех районах Прибайкалья и Забайкалья. Растет в лесах и по их опушкам, по склонам и урвам рек. Для исследования собирали плоды видов, растущих в Прибайкалье и в Баргузинском лугово-болотном округе, в пойме р. Баргузин, в окр. с. Сахули.

Смородина печальная и смородина темно-пурпуровая встречаются весьма редко. Смородина печальная — кустарник с лежачими ветвями. Ягода ярко-красная, очень сочная, вкусная, 6—10 мм в диаметре. Этот вид растет по берегам рек и ручьев, на склонах, особенно скалистых, в кустарниковых зарослях и лесах. Может использоваться для гибридизации с целью выведения холодостойких сортов для северных районов. Смородину печальную мы собирали в северной части Бурятской АССР, в предгорьях хребта Баргузин, в окр. с. Аллы. Плоды смородины темно-пурпуровой были найдены в горно-таежном округе Западного Забайкалья, в окр. г. Улан-Удэ.

Наиболее широко распространенный вид подрода смородина черная — смородина малоцветковая (замещающий вид смородины черной — *Ribes nigrum* L.). Это кустарник 1,5 м высотой, ягода крупная, черная, 10—13 мм в диаметре. Растет в смешанных и лиственных лесах, на опушках. Прекрасное ягодное растение с обильным плодоношением. Для исследования собирали плоды представителей этого вида, растущих в зарослях кустарников лиственного леса в окр. Улан-Удэ.

Смородина моховая — приземистый кустарник, до 25 см высотой. Ягода темно-каменной почве, покрытой мхом. Большие заросли ее найдены в горно-таежном округе Западного Забайкалья в окр. Улан-Удэ, где она и была взята для исследования.

Смородина душистая встречается очень редко. Она найдена в нижней части гольцовой зоны Баргузинского хребта, в окр. с. Аллы.

Смородина двуиглая — кустарник до 1 м высотой. Ягоды красные, мелкие, 5—7 мм в диаметре, несъедобные. Растет преимущественно среди скал и по осыпям. Смородина двуиглая найдена нами в долино-степном округе, в пойме р. Селенги, в окр. Улан-Удэ.

В плодах перечисленных видов мы изучали качественный состав и количественное содержание антоцианов, углеводов и аскорбиновой кислоты.

Среднюю пробу брали из десяти кустов, по десять образцов с каждого куста. Определение всех исследуемых соединений проводили в двух повторностях. Аскорбино-определение углеводов фиксировали этиловым спиртом, пробы для изучения антоцианов фиксировали 1%-ным раствором соляной кислоты в этиловом спирте. При определении аскорбиновой кислоты в листьях статистической обработки не делали.

Для исследования количественного состава антоцианов пользовались хроматографией на бумаге в трех системах растворителей: I — 85%-ная муравьиная кислота, 3 н.-соляная кислота (1:1); II — n-бутанол, соляная кислота, вода (7:2:5); III — уксусная кислота, вода, соляная кислота (3:1:8).

Для установления количественного содержания индивидуальных антоцианов смесь предварительно разделяли хроматографией на бумаге в системе растворителей I. Индивидуальные антоцианы элюировали из хроматограммы смесью дистиллированной воды, этилового спирта, соляной кислоты (20:75:5). В элюатах определяли содержание антоцианов на СФД-2 при длине волны 535 нм. Расчет концентрации проводили по калибровочной кривой, построенной по цианидин-3-моноглюкозиду.

Количество аскорбиновой кислоты находили методом титрования краской Тильманса [4]. Для проверки ошибки титрования пользовались методом извлечения избытка краски Тильманса посредством смеси органических растворителей толуола и изоамилового спирта (1:1) [5]. Содержание суммы сахаров определяли по методу Бертрана [6].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обнаружено, что каждый вид подрода смородина красная (с. печальная, с. кислая, с. темно-пурпуровая) имеет свой, характерный для него, качественный состав антоцианов плодов. Так, в плодах смородины кислой обнаружено три гликозида цианидина, в смородине печальной — два, в смородине темно-пурпуровой — четыре (см. рисунок). Все обнаруженные антоцианы — гликозиды цианидина.

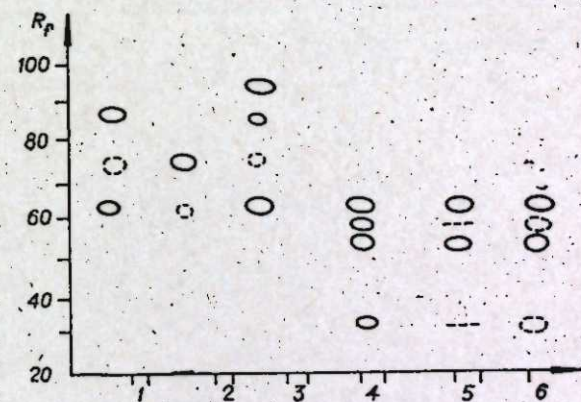
Количественное содержание антоцианов в плодах подрода смородина красная значительно варьирует. Наиболее богаты ими плоды смородины темно-пурпуровой (табл. 1).

Качественный состав видов подрода смородина черная (с. малоцветковой, с. душистой, с. моховой) представлен двумя гликозидами цианидина (цианидин-3-рутинозидом и цианидин-3-моноглюкозидом) и двумя гликозидами дельфинидина (дельфинидин-3-рутинозидом и дельфинидин-3-моноглюкозидом). Значительные различия наблюдаются в количественном содержании антоцианов, особенно это относится к гликозидам дельфинидина. Максимальное их количество обнаружено в плодах смородины малоцветковой, несколько меньше их в плодах смородины моховой, и едва заметные следы отмечены в смородине душистой (см. табл. 1).

Плоды смородины двуиглой, несмотря на яркую красно-оранжевую окраску, антоцианов не содержат. Они неприятны на вкус. Красный цвет их обусловлен большим количеством каротиноидов: в плодах смородины двуиглой их накапливается до 50 мг%.

Из многочисленных литературных источников известно, что плоды смородины — один из основных источников аскорбиновой кислоты. Учитывая также сведения о синергизме витаминов P и C [7], мы считали необходимым провести сравнительное изучение исследуемых видов на содержание аскорбиновой кислоты.

Богаты аскорбиновой кислотой плоды подрода смородина черная (табл. 2). В листьях видов подрода смородина красная, а также в листьях смородины красивой и смородины двуиглой аскорбиновой кислоты почти столько же, сколько ее в плодах смородины черной. Этот факт может иметь большое практическое значение.



Хроматограмма этанольных экстрактов зрелых плодов смородины:
1 — кислой, 2 — печальной, 3 — темно-пурпуровой, 4 — малоцветковой, 5 — душистой, 6 — моховой.
Растворитель — 85%-ная муравьиная кислота, 3-соляная кислота (1:1).

Таблица 1
Количественное содержание антоцианов в плодах смородины из Забайкалья
(в % на сухое вещество)

Смородина	Ц-3-Р	Ц-3-МГ	Д-3-Р	Д-3-МГ
Кислая	0,48±0,05	—	—	—
Печальная	—	—	—	—
Темно-пурпуровая	1,20±0,10	—	—	—
Малоцветковая	2,52±0,10	0,65±0,04	0,73±0,07	0,23
Моховая	1,57±0,10	1,21±0,10	0,26±0,02	0,25±0,1
Душистая	1,27±0,02	0,62±0,03	следы	следы

Продолжение таблицы 1

Смородина	(R_f А —0,85)	(R_f Б —0,85)	(R_f С —0,71)	Сумма
Кислая	—	1,78±0,30	—	2,26
Печальная	—	—	3,04±0,30	3,04
Темно-пурпуровая	1,06±0,02	1,32±0,20	—	3,58
Малоцветковая	—	—	—	4,13
Моховая	—	—	—	3,29
Душистая	—	—	—	1,89

Примечание. Ц-3-Р — цианидин-3-рутинозид, Ц-3-МГ — цианидин-3-моноголюкозид, Д-3-Р — дельфинидин-3-рутинозид, Д-3-МГ — дельфинидин-3-моноголюкозид.

Таблица 2
Содержание аскорбиновой кислоты и суммы сахаров в смородине из Забайкалья (% на сырое вещество)

Смородина	Колич. аскорбиновой кислоты (мг. %)		Сумма сахаров (в %)
	в плодах, $M \pm m$	в листьях	
Кислая	24,80±1,89	300,00	3,87±0,09
Печальная	31,75±2,27	267,00	4,55±0,12
Темно-пурпуровая	25,87±2,21	231,00	4,80±0,21
Малоцветковая	208,43±2,00	140,00	6,03±2,29
Душистая	115,60±1,25	106,00	5,25±2,18
Моховая	129,40±1,10	109,00	6,48±1,36
Двуиглая	36,16±3,22	355,00	5,06±2,40

Питательную ценность и вкусовые качества плодов смородины обуславливают также наличие углеводов. Сахара в смородине представлены главным образом глюкозой, фруктозой и сахарозой [2, 8]. В табл. 2 приводятся данные о содержании суммы сахаров в исследуемых видах. Много углеводов обнаружено в плодах подрода смородина черная, а также в плодах смородины двуиглой.

Таким образом, сравнительное изучение содержания антоцианов углеводов и аскорбиновой кислоты в плодах шести видов смородины, произрастающей в Забайкалье, показало, что качественный состав антоцианов и количественное содержание отдельных компонентов антоцианового комплекса (соотношение их) — характерный признак вида. Плоды исследуемых видов смородины, относящихся к различным подродам, отличаются содержанием биологически активных веществ. Так, в подрode смородина черная много аскорбиновой кислоты, углеводов и антоцианов, разнообразен качественный состав его видов. Каротином богаты плоды смородины двуиглой и смородины красивой. Аскорбиновой кислоты много в листьях смородины красной, смородины двуиглой и смородины красивой.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
20/XI 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Самородова-Бланки Г. Б. 1961. Оценка плодовых и ягодных культур на содержание флавонов и антоцианов.— Тр. Первой Всес. конф. по биол. актив. веществам плодов и ягод. Свердловск, с. 73—79.
2. Поволоцкая К. Л. 1940. Биохимия смородины.— В кн.: Биохимия культурных растений, т. 7. Сельхозгиз, Гос. изд-во колх. и совх. лит., с. 353—370.
3. Атлас Забайкалья. 1967. М.— Иркутск, с. 210.
4. Лавров Б. А. 1943. Руководство по профилактике С-авитаминоза. Медгиз, с. 25.
5. Вигоров Л. И. 1964. Биологические основания определения витамина С у яблок.— Тр. Первой Всес. конф. по биол. акт. веществам плодов и ягод. Свердловск, с. 249—261.
6. Ермаков А. И. 1972. Методы биохимического исследования растений. Л., «Колос», с. 136—141.
7. Шамрай Е. Ф. 1962. О взаимодействии витаминов С и Р.— В кн.: К проблеме взаимодействия витаминов С и Р. Киев, с. 3—27.
8. Самородова-Бланки Г. Б. 1972. К биохимии смородины.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, Л., 48, вып. 1, 105—114.

T. C. Demina, V. D. Fedorovsky, T. N. Vladimirova
BIOLOGICAL ACTIVE COMPOUNDS OF CURRANT BERRIES
OF THE TRANSBAIKAL

Comparative studies on chemical composition of berries different currant species of the Transbaikal has been performed. Great amount of ascorbic acid, anthocyanins and carbohydrates was found in berries of *Ribes nigrum* L. High concentration of karotin was found in berries of *R. diacantha* Pall. and *R. Pulchellum* Turc. The leaves of *R. acidum* Turc., *R. diacantha* Pall. and *R. Pulchellum* Turc. contain great amount of ascorbic acid.

В. Б. ИЛЬИН

ЭЛЕМЕНТНЫЙ ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАСТЕНИЙ И ОДИН ИЗ ВОЗМОЖНЫХ АСПЕКТОВ ЕГО ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Высказано предположение о возможности использования сведений об элементном химическом составе растений для оптимизации минерального питания. В основе этого предположения лежат следующие допущения: 1) элементный химический состав растений генетически контролируется, и обнаруживаемое соотношение элементов-биофилов в растениях рассматривается как оптимальное; 2) наиболее тщательно контролю подвергается элементный химический состав семян, концентрирующих в себе всю генотипическую информацию; 3) наиболее полная реализация химических особенностей генотипа осуществляется при произрастании растений на почве, обладающей благоприятными свойствами, — на черноземе.

В. И. Вернадский впервые обратил внимание на огромное значение живого вещества в химической трансформации земной коры и в истории отдельных химических элементов. Живое вещество выполняет несколько функций, одна из самых важных — концентрирование химических элементов в приповерхностной пленке Земли — в почвенном покрове. Это концентрирование носит избирательный характер: в корнеобитаемом слое почвы аккумулируются химические элементы, играющие важную роль в жизни растений.

Концентрационная функция оформляется уже на первом этапе почвообразования, когда на скальных породах поселяется литофильная растительность. P, S, Ca усиленно извлекаются лишайниками из скальных пород, Si, Al, Na поглощаются растениями очень слабо [1].

Ярким примером деятельности живых организмов может служить накопление в почве азота, который в горных породах практически отсутствует.

Но не только этими элементами обогащается почва, формирующаяся на продуктах выветривания горных пород. Литофильная растительность энергично извлекает из скальных пород микроэлементы, при этом Zn и Mo, отнеся фосфор — типичный элемент-биофил, занимают в рядах поглощения первые места [2].

Высшая растительность, поселяясь на дериватах горных пород, способствует развитию процесса биогенного накопления некоторых химических элементов, продолжает работу, начатую литофилами.

Какие же элементы необходимы растениям и как определить эту необходимость? В связи с открытием большой группы микроэлементов, которая может еще и расширяться, этот вопрос выглядит далеко не простым.

Согласно существующим представлениям [3], химический элемент, необходимый растениям, должен удовлетворять трем критериям незаменимости: 1) непосредственно участвовать в питании растений; 2) покрывать потребности роста растений; 3) обладать специфическими свойствами, исключающими замену другим химическим элементом.

В настоящее время по меньшей мере 13 химических элементов удовлетворяют этим условиям: N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo, Co, составляя группу биофилов.

В известной мере о «биофильности» химических элементов можно судить по величине коэффициентов биологического поглощения (КБП), рассчитываемых по А. И. Перельману [4]. Почти все перечисленные

выше химические элементы имеют КБП > 1 и относятся к сильнонакапливаемым.

Избирательное поглощение ионов и элементный химический состав растений объясняют свойствами химических элементов и эволюционным развитием растительного мира. А. П. Виноградов [5] утверждает, что количество химических элементов в живом веществе находится в обратной зависимости от их атомного веса. Способность химического элемента к комплексообразованию с органическими веществами, по мнению Е. А. Бойченко и др. [6], — важный показатель его пригодности для жизненных целей. В ходе эволюции живая клетка отдавала предпочтение тем химическим элементам, которые образовывали стойкие комплексы, могущие участвовать в биогеохимических реакциях.

Однако помимо способности к комплексообразованию для растений привлекательны, по-видимому, и иные свойства химических элементов. Например, калий не дает устойчивых комплексов с органическими соединениями и в то же время поглощается в большом количестве.

Таким образом, представления о биофильности химических элементов носят пока общий характер. Надо полагать, что в дальнейшем, когда роль каждого химического элемента в жизни растительной клетки и всего организма станет более понятной, они будут конкретизированы.

На фоне общих особенностей элементного химического состава живого вещества, позволяющих уверенно отличать его от неживого материала, достаточно четко фиксируются многочисленные нюансы в химизме отдельных представителей растительного мира. Уже давно известно, что многие виды растений избирательно поглощают и накапливают один или несколько химических элементов даже в условиях, когда среда ими бедна. При остром недостатке избирательно поглощаемых химических элементов у таких растений возможны глубокие нарушения жизненных процессов, тогда как остальная растительность чувствует себя здесь нормально. Так, повышенное количество фосфора поглощают грибы; много кальция, молибдена и бора накапливают представители бобовых. Многочисленные факты повышенной потребности культурных растений в определенных химических элементах дает сельскохозяйственная практика.

Несмотря на то, что сведения об элементном химическом составе растительности до сих пор носят отрывочный характер, их систематизация В. А. Ковдой [7] и В. В. Ковальским [8] позволяет достаточно уверенно говорить о специфичности химизма растений разных систематических групп.

Не вызывает возражений точка зрения, согласно которой элементный химический состав растений есть признак систематический [9, 10]. Однако до сих пор эта идея не получила должного внимания и развития. Между тем плодотворность ее для теоретических обобщений и практического использования очевидна. Использовать эту идею, по-видимому, можно для нужд агрохимии, в частности для оптимизации минерального питания растений.

В последнее время в нашей стране и за рубежом вопросу улучшения питания сельскохозяйственных культур придается все большее значение вследствие настоящей потребности общества в повышении сбора сельскохозяйственной продукции и благодаря широкой доступности промышленных туков. Правильное использование удобрений предполагает хорошее знание особенностей минерального питания растений и обеспеченности почв усвояемой формой элементов-биофилов. С этой целью созданы или разрабатываются различные методы и тесты, применение которых позволяет оценить агрохимическую ситуацию в почвах конкретной территории и, если надо, с помощью удобрений изменить ее в благоприятную сторону.

Как следствие последних достижений физиологии растений и агрохимии в вопросах диагностики минерального питания все большее внимание уделяется возможно более полному охвату элементов-биофилов и определению их сбалансированности в почвах и растениях [11—14]. Агрохимические исследования по диагностике минерального питания, в которых рассматриваются один или несколько элементов-биофилов (чаще всего N, P, K), не в состоянии вскрыть всю сложность пищевого режима почвы; полученные таким образом тесты обладают невысокой корректностью.

Поиск оптимальной сбалансированности (оптимального соотношения) элементов-биофилов в почве (питательном растворе) — задача большой трудности. Разные исследователи решают ее по-разному. Наибольшего внимания заслуживают разработки [12, 14].

В основе изысканий В. Бусслера и Е. Раутерберга лежат принципы известного метода систематических вариаций М. Омеса. В. Бусслер и Е. Раутерберг проводили опыты в водной и песчаной культурах, а также на почвах разного механического состава. Питательные смеси, составленные с помощью метода «систематических вариаций», оказались лучше, чем широко известные смеси Кюпа и Хогланда.

Исходя из концепции о двух основных этапах в развитии растительного организма (первый — создание новых органов, второй — синтез новых веществ) и предположения о существовании соответственно двух регуляторных механизмов, В. Бусслер [13] допускает возможность смены в процессе развития растений одного оптимального соотношения элементов-биофилов другим. Однако такая смена происходит, по-видимому, не у всех растений. У фасоли она, например, фиксируется достаточно четко, у овса же ее практически не обнаружено. По мнению В. Бусслера, снабжение растений удобрениями по двум различным схемам, соответствующим разным соотношениям элементов-биофилов, практически невозможно. Автор предлагает проводить сбалансирование питания один раз за вегетацию по средней дозе.

Интересный путь поиска оптимального соотношения элементов питания избрал Г. Я. Ринькис. Обобщив материал по питательным смесям, он рассчитал модальный класс концентраций для каждого элемента-биофила. Модальный класс Г. Я. Ринькис рассматривал априори как диапазон благоприятных концентраций и использовал для дальнейших исследований. По литературным данным он высчитал среднюю концентрацию каждого элемента в различных сельскохозяйственных растениях. На этой основе определил соотношения между элементами-биофилами: Отдельно рассчитывал соотношение между макроэлементами (фосфор взят за 1) и микроэлементами (медь взята за 1).

Полученные таким образом соотношения химических элементов легли в основу схемы вегетационных опытов, выполненных на инертном субстрате. Правильность составленных смесей оценивалась по величине урожая вегетирующей массы или зерна.

В настоящее время этот метод*, пожалуй, наиболее глубокий по смыслу и полностью отвечает современным представлениям о специфике питания растений. Однако у него есть и существенные недостатки, которые следует учитывать в дальнейших разработках. Во-первых, оптимальное соотношение элементов-биофилов принято одинаковым для всех сельскохозяйственных культур; различия между растениями в их отношении к разным химическим элементам здесь не учитываются. Во-вторых, соотношения между элементами питания рассчитаны для макро- и микроэлементов раздельно, что игнорирует их тесную взаимо-

* В данной статье рассмотрен подход Г. Я. Ринькиса к оптимизации соотношений элементов питания и не затрагивается предложенный им прием оптимизации их кон-

связь и, вероятно, пропорциональные поглощение в процессах метаболизма.

По нашему мнению, есть возможность по-иному подойти к выявлению оптимального соотношения элементов-биофилов, которое должно существовать в питательной среде. Для этого следует воспользоваться данными элементного химического состава растений, интересующих исследователя. В основе этого предложения лежат допущения, которые, хотя и выглядят логично, еще требуют весомой поддержки экспериментами.

Допущение первое: элементный состав растений генетически контролируется, и обнаруживаемое соотношение элементов-биофилов в растении рассматривается как оптимальное.

Допущение второе: наиболее тщательному контролю подвергается элементный химический состав семян, концентрирующих в себе всю генотипическую информацию; в меньшей степени это относится к элементному химическому составу вегетирующей массы растений, соотношение элементов-биофилов в которой в значительной мере отражает геохимическую ситуацию в среде обитания.

Допущение третье: наиболее полная реализация химических особенностей генотипа осуществляется при произрастании растений на почве, обладающей благоприятными для их жизни свойствами, — на черноземе.

Постановка специальных опытов позволит оценить реальность сделанных допущений, и при положительном ответе нахождение оптимального соотношения элементов-биофилов в среде обещает стать более корректным. Найденное таким образом соотношение элементов-биофилов можно рассматривать как своего рода стандарт для оценки плодородия почвы.

Пригодность предлагаемого подхода будет в значительной степени зависеть от ответа на главные вопросы: 1) каково соотношение влияний генетического контроля и особенностей среды в оформлении элементного химического состава растений? 2) может ли элементный химический состав растений быть их систематическим признаком, и, если, может, то какая часть (орган) растения наиболее верно свидетельствует об этом? По нашему мнению, в свете сделанных допущений можно ожидать утвердительного ответа на эти вопросы. Проявленный оптимизм, помимо логической базы, основывается на имеющихся в специальной литературе сведениях, которые можно истолковать в желательном нам плане.

Действительно, мысль о возможности генетического контроля элементного химического состава растений в свете современных достижений молекулярной биологии кажется достаточно резонной. Исходя из общих представлений о физиологии растений [15], развитие растительного организма можно разделить на два этапа. Первый этап связан с формированием морфологических структур и вегетативным ростом. Этот этап имеет определенный экологический смысл, поскольку молодое растение вступает в контакт с окружающей средой и реагирует на нее. Благодаря своей пластичности растительный организм может приспосабливаться к химическим особенностям среды, успешно пройти первый этап развития и перейти ко второму этапу — репродуктивному.

В клетках формирующихся семян закладываются разносторонняя генотипическая информация, в том числе, надо полагать, и сведения об оптимальном соотношении химических элементов.

Наличие в развитии растений двух этапов, каждого со своим назначением, позволяет высказать важное соображение: генетический контроль над соотношением химических элементов должен осуществляться более жестко на втором этапе, чем на первом. Если с этой позиции проанализировать опубликованные разными исследователями

данные о содержании отдельных элементов питания в вегетирующей фитомассе и в семенах, то нетрудно заметить, что химический состав семян обладает большей стабильностью. Иначе говоря, элементный химический состав семян находится под сильным генетическим контролем, в элементном химическом составе вегетирующей массы существенно отражены особенности геохимической среды. Если это так, то большого успеха в выявлении оптимального для растений соотношения химических элементов можно достичь при работе с семенами, чем с вегетирующими частями.

Если мы допускаем наличие достаточно жестких соотношений между всеми химическими элементами в растениях, то это означает, что растения включают их в метаболические процессы в пропорциональном количестве. Поскольку физиологические функции химических элементов взаимосвязаны, кажутся нелогичными попытки выяснения соотношений отдельно в группе макроэлементов и отдельно в группе микроэлементов.

Несмотря на уже сделанное допущение о том, что элементный химический состав растений генетически контролируется, по-видимому, не совсем безразлично, на какой почве (т. е. в какой геохимической среде) выращивать растения, чтобы затем определить их элементный химический состав. Ради чистоты эксперимента посев целесообразно проводить на высокоплодородном черноземе, оптимально увлажненном. Геохимическая среда здесь доведена самими растениями до наиболее благоприятной кондиции (есть основания полагать, что высокое плодородие черноземов обусловлено не только большим содержанием основных элементов питания, но и тонко сбалансированным соотношением всех элементов-биофилов), и осуществление генетической программы в формировании элементного химического состава должно пройти особенно четко.

Таким образом, оптимальное соотношение элементов-биофилов можно будет определять с учетом потребностей самого растения, выращенного в благоприятной почвенной среде.

О том, что потребности растений в элементах питания при использовании соотношений, предложенных Г. Я. Ринькисом, удовлетворяются не лучшим образом, свидетельствуют данные табл. 1. Эти данные получены при перерасчете соотношений элементов питания (макро- и микроэлементы рассматриваются совместно, за 1 взято содержание Cu) в питательной смеси и в зерне ячменя, выращенного на почвах Латвии, удобренных и неубодренных. Выявляется, что растения ячменя, выращенные на кварцевом песке, стремятся существенно изменить в семенах соотношение элементов-биофилов (и это им частично удается) по срав-

Таблица 1
Соотношение элементов-биофилов в зерне ячменя (опыт Г. Я. Ринькиса, 1972 г.)

Соотношение элементов	Соотношение элементов											Б
	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Cu	Zn	Mn	Co	Mo	
Среднее содержание элементов в растительности, мг/кг	12000	3500	10200	7000	3500	130	8	25	50	0,4	0,7	5,4
В целом в растительности	1500	437	1275	875	437	15	1	3	6	0,05	0,1	0,7
В питательной смеси (по Ринькису)	400	200	500	667	167	2	1	3	7	0,1	0,1	0,7
В зерне ячменя:												
Кварцевый песок	957	311	384	24	110	2	1	2	2	0,1	0,01	0,2
Неудобренная почва	1593	640	1094	47	297	10	1	4	4	0,01	0,1	0,2
Оптимум НРК	2034	637	1138	52	276	11	1	4	5	0,01	0,1	0,2
Внесены дефицитные элементы	1750	588	1029	59	250	9	1	4	5	0,01	0,1	0,2

¹ Обобщенные данные [14].

Таблица 2

Соотношение элементов-биофилов в семенах пшеницы и гороха

Почва	Растение	Вариант	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Cu	Zn	Mn	Co	Mo	B
Серая лесная	Пшеница, сорт Новосибирская 67	Без удобрений N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	4250	680	670	70	240	5	1	9	6	0,03	0,1	0,3
		То же	4500	750	700	80	250	5	1	10	6	0,04	0,1	0,3
Чернозем выщелоченный	То же	Без удобрений P ₄₈₀	5500	1360	1150	85	380	13	1	9	12	He опр.	0,1	1,0
		Без удобрений	5500	1200	1050	80	350	9	1	9	10	0,05	0,1	0,5
Горох	Горох	Без удобрений	7000	800	1950	160	270	11	1	10	5	He опр.	0,2	3,0
		Без удобрений	7000	800	1950	160	270	11	1	10	5	He опр.	0,2	3,0

нению с теми пропорциями, которые были предусмотрены в питательной смеси. Эти изменения идут преимущественно за счет увеличения доли азота и фосфора и резкого сокращения доли кальция. Если сравнить соотношения элементов-биофилов в зерне ячменя, выращенного на кварцевом песке, и в зерне, полученном от полевой культуры (см. табл. 1), то нетрудно заметить, что отмеченная тенденция в исправлении соотношений, по-видимому, диктуется самой природой растений (в полевой культуре ячменя доля азота в 4—5 раз, фосфора в 3 раза, калия в 2 раза и т. д. больше, чем в питательной смеси). Напрашивается вывод, что соотношение элементов-биофилов в зерне ячменя имеет некую норму, к которой стремятся растения, произрастающие на различных субстратах. В варианте с кварцевым песком достичь этой нормы растения не смогли, в вариантах, где почвы получали разные дозы и сочетания удобрений, пропорции элементов-биофилов в зерне были удивительно похожими.

Трудно сказать, являются ли эти соотношения оптимальными для данного вида растений или же они несут местный экологический подтекст. Во всяком случае наши пока еще небольшие исследования свидетельствуют и о больших различиях в соотношениях элементов питания у представителей злаковых (пшеница) и бобовых (горох) растений, и о сильном влиянии на эти соотношения условий произрастания (растения выращивались на разных типах почв — серой лесной и черноземе). Необходимо отметить, что минеральные удобрения даже в очень большой дозе (например, P₄₈₀) практически не повлияли на пропорции элементов-биофилов (табл. 2).

Мы склонны рассматривать приведенные данные как доказательство правомерности предлагаемого подхода к оптимизации минерального питания растений и видим в них предварительное подтверждение сделанных выше трех основных допущений. Однако окончательный ответ на поставленные в статье вопросы не получен. Необходимы новые, углубленные исследования.

Институт почвоведения и агрохимии СО АН СССР, Новосибирск
Поступила в редакцию 25/III 1975

О. П. ЗУБКУС, А. Н. НОВОСЕЛОВА, О. К. СЕВРОВА

ИЗУЧЕНИЕ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ
ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ
В СВЯЗИ С ТЕПЛОВОЙ ЗАКАЛКОЙ

Проростки пшеницы адаптировали к высокой температуре в процессе роста в условиях переменных, ступенчато возрастающих, температур. Обнаружена прямая зависимость между величиной амплитуды первой фазы ответной биоэлектрической реакции и степенью жароустойчивости проростков.

Ответные биоэлектрические реакции (БЭР) высших растений на раздражение различными агентами представляют собой, по-видимому, универсальное проявление возбуждения. Характеристики ответной БЭР сильно варьируют в зависимости от состояния и свойств живой системы, от природы, интенсивности, длительности внешнего воздействия. В понимании механизмов, лежащих в основе БЭР, еще многое неясно, поэтому важно выявление особенностей БЭР в различных конкретных ситуациях.

Представляет большой интерес, в частности, связь ответной БЭР с явлениями устойчивости растений. При воздействии какого-либо неблагоприятного фактора на растительный организм в его клетках происходят изменения в обмене веществ, а также более или менее существенные перестройки субмикроскопических структур, в том числе мембран, на которых создаются градиенты биоэлектрических потенциалов, что изменяет их электрические характеристики. Исходя из этого, можно предполагать наличие связи между биоэлектрическими реакциями и устойчивостью растений. Этот вопрос рассматривается в ряде работ [1—3].

Показано, что устойчивость растения определяет особенности ответной БЭР при кратковременном однократном (низкой и высокой). Эти корреляции проявляются настолько закономерно, что оказалось возможным использовать ответную БЭР в качестве одного из диагностических признаков морозо- и жаростойкости таких контрастных сортов сельскохозяйственных культур, как огурцы, ячмень [2], озимая [3], яровая [4] пшеница. Во всех этих случаях сорта с высокой устойчивостью характеризовались ответной БЭР с малой амплитудой первой фазы.

Всегда ли обнаруживается такая зависимость между устойчивостью и амплитудным значением ответной БЭР? Сохраняется ли эта закономерность и в случае повышения устойчивости растений воздействием различных факторов?

В данной работе приводятся результаты изучения ответной БЭР при тепловой закалке растений.

На основании фактов из экологической физиологии низших и высших растений, из области индуцированного повышения устойчивости к высокой температуре было сделано заключение о том, что путем создания определенных температурных режимов можно добиться значительного повышения устойчивости. Такие режимы разработаны для проростков ряда растений, в том числе пшеницы [5]. Различия в устойчивости при испытательном прогреве контрольных и прошедших тепловую закалку проростков достигают 5—6°C. Повышенная жаростойкость проростков основана на изменениях в обмене веществ, приводящих к повышению термоустойчивости белков (в том числе обладающих ферментативной активностью), биоконплексов, процессов синтеза (включая макроэргические соединения). Отмечаются активная метаболитическая

1. Полюнов В. В. 1965. Минеральный состав почвообразования на массивнокристаллических породах. — Почвоведение, № 7, 337—340.
2. Ильин В. В. 1974. Минеральный почвообразовательный процесс и микроэлементы. — Почвоведение, № 8, 46—48.
3. Arnon D. J., Stoyt R. R. 1939. Molybdenum as an essential element for higher plants. — Plant Physiol., 14, 371—375.
4. Перельман А. И. 1962. Ресурсы ландшафта. Географиздат, с. 496.
5. Виноградов А. И. 1955. Химический элементный состав организмов и перидическая система Д. И. Менделеева. — Тр. Биохим. лаб. АН СССР, 3, 12—19.
6. Бойченко Е. А., Саянко В. И., Удальцова Т. М. 1972. Изменение соотношений металлов в тканях растений биосферы. — В сб.: Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., «Наука», с. 454—458.
7. Ковда В. А. 1955. Минеральный состав растений и почвообразование. — Почвоведение, № 1, 6—22.
8. Ковальский В. В., Раецкая Ю. И., Грачева Т. И. 1971. Микроэлементы в растениях и кормах. М., «Колос», с. 233.
9. Вернадский В. И. 1940 (1922). Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. — Избр. соч., т. V. М., Изд-во АН СССР, с. 143—159.
10. Виноградов А. И. 1952. Основные закономерности в распределении микроэлементов между растением и средой. — В сб.: Микроэлементы в жизни растений и животных. (Тр. конф. по микроэлементам в 1950 г.). М., Изд-во АН СССР, с. 7—20.
11. Уоллес А. 1966. Питание растений питательных веществ из растворов. М., «Колос», с. 280.
12. Rauterberg E., Bussler W. 1960. Die Ermittlung der optimalen Nährstoffzusammensetzung für die Pflanze nach Homes. — Z. für Pflanzenernähr., Düngung, Bodenkunde, 90, 5—18.
13. Bussler W. 1966. Erfahrungen mit der Methode der systematischen Variation nach Homes zur Ermittlung eines optimalen Nährstoffverhältnisses für die Düngung Pflanzen. — Z. für Pflanzenernähr., Düngung, Bodenkunde, 113, 1236—246.
14. Ринькис Г. Я. 1972. Оптимизация минерального питания растений. Рига. «Зинатне», с. 355.
15. Леопольд А. 1968. Рост и развитие растений. М., «Мир», с. 494.

V. V. Il'in

ELEMENTAL CHEMICAL COMPOSITION OF THE PLANTS
AND ONE OF THE POSSIBLE ASPECTS
OF ITS PRACTICAL USE

It is supposed about possible use of the knowledge concerning the elemental chemical composition of plants for optimization of their mineral nutrition. This supposition is based on the following three assumptions:

1. The elemental chemical composition is controlled genetically, and the correlation of the plant biophilic elements is to be regarded as optimal.
2. The elemental chemical composition of the seeds contained the entire genotypic information is subjected to the careful control.
3. The most complete realization of chemical peculiarities of genotype is reached when a plant grows on such soil which possesses the favourable properties as those of chernozem.

адаптация организма к высокой температуре. В последующем росте онтогенезе у закаленных растений имеет место стимуляция основных физиологических процессов [6]. Подобные явления наблюдаются и в последствии закалки к засухе [7].

МЕТОДИКА

Для исследования брали проростки пшеницы сортов Лютеценс 758 и Свенно. Проростки выращивали на дистиллированной воде в чашках Петри, прогревали в обычном светлом термостате при относительной влажности воздуха 85—90%. Схема прогрева была следующей (с момента замачивания семян): 22°×48 ч+39°×6 ч+(22°×18 ч)+42°×6 ч+(22°×18 ч)+48°×2 ч+(22°×44 ч)+50°×2 ч+(22°×68 ч)+52°×2 ч. При переходе на ступень 48° и выше проростки подвергали не внезапно, а постепенно возрастающему (в течение 1,5—2 ч) действию температуры. Другую часть проростков выращивали при температуре 19—21°, что позволяло иметь одно-возрастный контроль на протяжении всего опыта.

В первой серии опытов (сорт Лютеценс 758) биоэлектрические ответы определяли через сутки после очередной ступени прогрева. Исключение составляли проростки после прогрева 39°×6 ч — для них опыт ставили через двое суток. Это было связано с тем, что трехдневные проростки имели недостаточную высоту, и поэтому возникали трудности методического порядка.

Учитывая это, в следующих сериях опытов (сорта Лютеценс 758 и Свенно) ответную БЭР определяли через двое суток после каждой ступени прогрева. Кроме того, в этих сериях опытов ответную БЭР измеряли через 5 суток после очередного прогрева с целью выяснения длительности сохранения различий в ответной БЭР между контрольными и опытными проростками.

Параллельно этим измерениям проводили прямое определение устойчивости проростков, подвергая их испытательным прогревам (48°×2 час). Отмечали состояние растений сразу после испытания и в последствии его (на 3—9-й день).

Биоэлектрические потенциалы отводили при помощи неполяризующихся хлорсеребряных электродов ЭВЛ1-М2, на которые были надеты переходные насадки, заполненные водопроводной водой для увлажнения контактирующих с растением ватных фитильков.

Измерительный электрод контактировал с тканью растения в 1 см от зерновки, вспомогательный — в 2 см. В качестве усилителя служил рН-метр ЛПУ-01, на выход которого подключался самописец ЭПП-09. Раздражение корней вызывалось кратковременным (10 с) действием нагретой до 55° дистиллированной воды. Корни погружались в воду до зерновки. Повторность опытов 10-кратная.

Во время выращивания и непосредственно перед началом опыта растения подвергали строгой браковке, что дало возможность получать наиболее точное воспроизведение опытов. Данные измерений амплитуды первой фазы ответной БЭР подвергали статистической обработке с помощью критерия Стьюдента при 95%-ном уровне значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех опытах температурное раздражение корней вызывало ответную биоэлектрическую реакцию, которая начиналась с негативирования через несколько секунд после возвращения корней в воду комнатной температуры.

На рис. 1 приведены результаты опытов с 4-, 5-, 7- и 10-дневными проростками пшеницы сорта Лютеценс 758 после соответствующих ступеней прогрева. Ответная БЭР проростков носит двухфазный характер. Амплитудное значение первой фазы реакции (негативирование) у опытных проростков после каждой ступени прогрева больше, чем у контрольных.

Достоверное различие в амплитудном значении негативирования у опытных и контрольных проростков проявляется после первой ступени прогрева 39°×6 ч ($0,02 < p < 0,05$). Этот факт говорит о том, что после одноразового воздействия повышенной температурой в структурах растительной клетки, ответственных за формирование биопотенциалов, происходят существенные изменения, которые сохраняются на вторые сутки после прогрева.

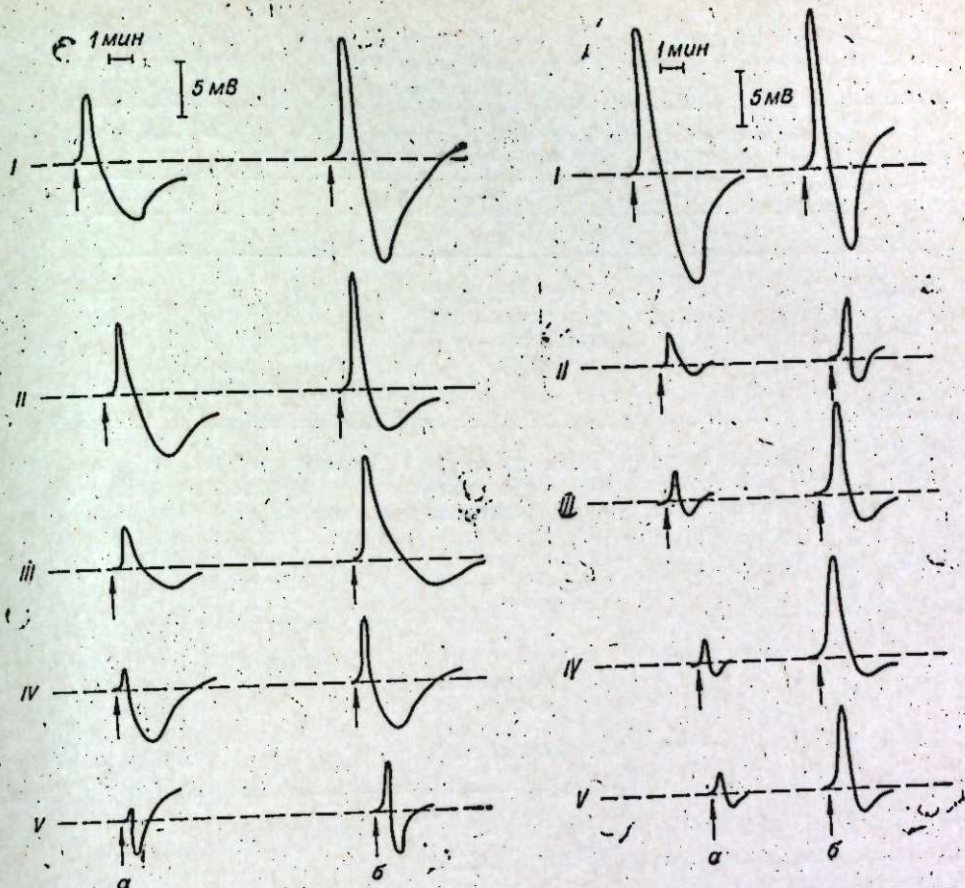


Рис. 1. Биоэлектрическая реакция 4 (I, II)-, 5 (III)-, 7 (IV)- и 10 (V)-дневных проростков пшеницы сорта Лютеценс 758 после ступеней прогрева 39°×6 ч, 42°×6 ч, 48°×2 ч и 52°×2 ч соответственно в ответ на температурное раздражение корня.
а — контроль, б — опыт.

Рис. 2. Биоэлектрическая реакция 5 (I)-, 6 (II)-, 7 (III)-, 9 (IV)- и 12 (V)-дневных проростков пшеницы сорта Свенно через 2 суток после очередной ступени прогрева.
а — контроль, б — опыт.

На последующих ступенях прогрева различия между опытными и контрольными растениями по амплитуде ответной БЭР имеют тенденцию к увеличению (табл. 1).

Возрастание величины $\frac{A_o}{A_k}$ в процессе закалки в значительной степени коррелировало с повышением устойчивости проростков пшеницы сорта Лютеценс 758 по мере реализации схемы прогрева (табл. 2). Аналогичные данные получены с проростками пшеницы сорта Свенно.

Результаты опытов свидетельствуют о том, что устойчивость проростков к высокой температуре повышается уже после первой ступени прогрева 39°×6 ч, поскольку они переносят повторный испытательный прогрев лучше контрольных, хотя различия между ними наиболее ярко проявляются

Таблица 1
Отношение амплитуд ответной БЭР опытных и контрольных проростков ($\frac{A_o}{A_k}$)

Ступень прогрева	Лютеценс 758 через 1 сутки	Свенно		Лютеценс 758	
		через 2 суток	через 5 суток	через 2 суток	через 5 суток
39°×6 ч	1,64	1,09	0,71	1,19	—
42°×6 ч	1,60	2,00	2,09	2,27	1,07
48°×2 ч	2,64	4,38	4,54	3,04	1,96
50°×2 ч	2,83	3,95	5,30	—	—
52°×2 ч	5,00	4,10	4,30	—	—

Таблица 2
Результаты прямого испытания на устойчивость проростков пшеницы сорта Люте-
сценс 758

Степень прогрева	Состояние проростков в последствии испытательного прогрева (48°×2 ч), проведенного после соответствующей ступени			
	через 2 суток		через 5 суток	
	опыт	контроль	опыт	контроль
39°×6 ч	Окраска листьев равномерно зеленая	Окраска концов листьев бледно-зеленая	Листья зеленые, примерно у 15% проростков самые кончики чуть повреждены	Окраска бледно-зеленая, примерно у 80% проростков концы (3—3,5 мм) листьев подсохли
42°×6 ч	Окраска листьев темно-зеленая, поврежденный лист	Окраска листьев светло-зеленая, примерно 10% проростков имеют незначительные повреждения	Нормальная зеленая окраска, подсыхание верхушек листьев (на 2—6 мм) у 20% проростков	Окраска бледная, листья свернулись, концы их (до 3 см) подсохли примерно у 95% растений
48°×2 ч	Поврежденный лист	Окраска листьев бледно-зеленая, концы их (на 1—1,5 см) желтые, засохшие	Поврежденный лист	Окраска бледно-зеленая, верхушки листьев (на 4—5 см) засохли у всех растений
50°×2 ч	Поврежденный лист	Все растения погибли	Поврежденный лист	Все растения погибли
52°×2 ч	Поврежденный лист	Все растения погибли	Поврежденный лист	Все растения погибли

не сразу, а при дальнейшем росте растений. Этот факт подтверждает литературные данные о том, что даже кратковременное воздействие повышенных температур изменяет теплоустойчивость растительных клеток [8].

Опытные проростки, прошедшие большее число ступеней прогрева, сильнее отличаются по устойчивости от подвергнутых испытательному прогреву контрольных проростков. Эти отличия обнаруживаются при испытании на устойчивость и через 2, и через 5 суток после очередной ступени прогрева. Измерения ответной БЭР, проведенные в эти же сроки, показали, что характер отношения между опытными и контрольными проростками по амплитуде БЭР, обнаруженный на следующие сутки после закалочных прогревов, сохраняется в основном и через 2 (рис. 2), и через 5 суток.

Возрастные изменения в ответной БЭР заключались в том, что амплитуда первой фазы реакции у сорта Лютеценс 758 со временем уменьшалась как у опытных, так и у контрольных проростков (рис. 1). У сорта Свенно закономерного снижения амплитуды негативирования с возрастом не наблюдали (рис. 2).

Таким образом, результаты данной работы показывают, что прошедшие тепловую закалку и отличающиеся повышенной жароустойчивостью проростки пшеницы характеризуются большей амплитудой ответной БЭР на кратковременное раздражение высокой температурой по сравнению с менее устойчивыми контрольными, т. е. обнаруживают

ся прямая зависимость между индуцированной устойчивостью и амплитудой ответной БЭР.

В то же время, как указывалось ранее, при изучении различающихся по теплоустойчивости сортов ячменя и пшеницы [1, 2] между устойчивостью и амплитудой ответной БЭР установлена обратная зависимость.

Между теплоустойчивостью и амплитудой ответной БЭР в случае генетически обусловленной устойчивости сортов и в случае индуцированной устойчивости, полученной в результате тепловой закалки, обнаруживается противоположный характер зависимости. Это противоречие предположительно можно объяснить следующим образом. При ступенчатом изменении внешних факторов любая живая система, будь то организм, орган, ткань или клетка, переходит от одного уровня функционирования к другому. Ступенчатый режим прогрева, примененный при выращивании проростков, вызывает глубокую перестройку обмена веществ, которая является основой наведенной устойчивости — активной, обменной, формирующейся на восходящем метаболическом пути и характеризующейся совершенством встречных защитных реакций. Этот же режим, возможно, способствует поддержанию возбудимости растительных клеток опытных растений на более высоком уровне, чем у контрольных.

ВЫВОДЫ

1. Обнаружена прямая зависимость между амплитудой первой фазы ответной биоэлектрической реакции и жароустойчивостью при сравнении контрольных и прошедших тепловое закаливание проростков.
2. Выявленные различия в амплитуде ответной БЭР с возрастом сохранялись у обоих изучаемых сортов. Различия между сортами заключались в том, что у сорта Лютеценс 758 с возрастом абсолютная величина амплитуды уменьшалась, а у проростков сорта Свенно ее изменение было менее определенным.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
30/IX 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Гунар И. И., Папичкин Л. А., Маслов А. П. 1970. Ответная биоэлектрическая реакция проростков как показатель сортовых отличий озимой пшеницы. — Докл. АН СССР, 195, № 5, 1230—1232.
2. Гунар И. И., Папичкин Л. А., Маслов А. П. 1971. Оценка морозостойкости и жаростойкости растений по биоэлектрическим реакциям. — Изв. ТСХА, вып. 5, 3—7.
3. Маслов А. П. 1971. Ответная биоэлектрическая реакция проростков и сравнительная диагностика морозостойкости пшеницы. — Изв. ТСХА, вып. 3, 3—14.
4. Зубкус О. П., Новоселова А. Н., Севрова О. К. 1973. Использование ответной биоэлектрической реакции для оценки жароустойчивости растений. Тез. докл. совещания «Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды». Л., с. 19—20.
5. Севрова О. К. 1964. О формировании индуцированной жароустойчивости растений. — Тр. ЦБС СО АН СССР, вып. 7, Новосибирск, «Наука», с. 127—135.
6. Альтергот В. Ф., Севрова О. К., Новоселова А. Н., Волгина К. П. 1971. Физиология повреждения, приспособления и устойчивости растений при действии повышенной температуры. — В сб.: Растительные богатства Сибири. Новосибирск, «Наука», с. 189—204.
7. Генкель А. П., Морозова Р. С., Проппина Н. Д. 1962. О синтетической способности закаленных к засухе растений томатов. — Физиология растений, 9, вып. 1, с. 80—85.
8. Фельдман И. Л., Александров В. Я. и др. 1964. Тепловая закалка в природе и в эксперименте. — В сб.: Клетка и температура среды. М.—Л., «Наука», с. 104—111.

STUDY ON THE BIOELECTRICAL REACTION
OF THE WHEAT SEEDLINGS AS RELATED
TO THE HEAT HARDENING

Seedlings of wheat were adapted to action of high temperature in the process of growth under conditions of variable, raising stepwise temperature. A direct dependence has been determined between the heat resistance and the size of variation of the first phase of the bioelectrical reaction.

УДК 581.522.4

Ю. С. ГРИГОРЬЕВ

О НЕКОТОРЫХ ВАЖНЕЙШИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ
ГИДРОАДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ

Существует два типа приспособления растений к иссушающему влиянию наземной среды. Пойкилогидридные растения, к числу которых относятся многие таллофиты, папоротники и очень немногие покрытосеменные, не регулируют свой водный обмен и могут переносить более или менее длительное обезвоживание. Гомогидридные растения (часть папоротникообразных и большинство семенных) наделены комплексом гидрорегулирующих приспособлений и потому сохраняют оводненность своих тканей на достаточно высоком уровне. Переносить обезвоживание такие растения, как правило, не могут.

Следует различать два направления гидроадаптивной перестройки наземных гомогидридных растений — ксерофилизацию и гидрофилизацию. В процессе ксерофилизации комплекс гидрорегулирующих приспособлений этих растений усиливается, а в ходе гидрофилизации, наоборот, постепенно деградирует вплоть до полного исчезновения всех его элементов.

Принято считать, что растительная жизнь зародилась в воде и, следовательно, самые древние растения были (или являются) типичнейшими гидрофитами, совершенно неприспособленными к иссушающему влиянию внешней среды. Переход к жизни на суше обуславливался глубочайшей приспособительной перестройкой растительных организмов. Ведь каждое наземное растение периодически — в определенное время года или хотя бы в отдельные дни или часы дня — подвергается опасности гибели от иссушения и поэтому должно быть наделено приспособлениями, позволяющими избежать эту опасность. Такая приспособленность, очевидно, обязательное условие, основная предпосылка существования (и эволюции) наземных растений.

В литературе нередко отмечается большое разнообразие путей приспособления растений к засухе. Но в действительности таких путей всего два — пассивный и активный. Оба они довольно обстоятельно освещались в течение последних 40 лет в ряде литературных источников [1—11 и др.].

Пассивный путь адаптации свойствен в основном наземным низшим растениям — лишайникам, водорослевым, некоторым грибам, мхам, а также ряду папоротникообразных и лишь некоторым, очень немногим покрытосеменным. Оводненность вегетативного тела этих растений изменяется пассивно, в прямой зависимости от изменений влажности среды. Если влажность достаточно высока, то растения набухают и нор-

мально вегетируют, а если влажность среды постепенно или быстро снижается до минимума, то растения столь же постепенно или быстро обезвоживаются и переходят в состояние анабиоза, чтобы вновь ожить, как только в среде появится влага в достаточном количестве. Такие растения называются пойкилогидридными.

Пойкилогидридность наземных таллофитов связана с простотой организации этих растений, с тем, что у них нет (еще нет) комплекса гидрорегулирующих приспособлений, который обеспечивал бы сохранение достаточно высокой оводненности клеток при напряженности факторов иссушения. В частности, у них нет такого мощного и динамичного всасывающего аппарата, как корневая система. Влага всасывается обычно всей поверхностью вегетативного тела этих растений. Но у пойкилогидридных папоротникообразных и уж тем более у покрытосеменных комплекс гидрорегулирующих приспособлений (прежде всего корневая система, а также проводящие ткани, устьичный аппарат и пр.) выражен хорошо. Однако этот комплекс, видимо, утратил в значительной мере свою основную функцию. Он не препятствует обезвоживанию растений при снижении влажности среды. Пойкилогидридность растений, наделенных гидрорегулирующим комплексом, по-видимому, следует считать вторичной [5].

Второй путь гидроадаптации — активный — свойствен ряду папоротникообразных и всем семенным растениям, за единичными исключениями. Это растения, наделенные комплексом постоянно действующих гидрорегулирующих приспособлений, которые либо обеспечивают всасывание и подачу влаги (корневая система с ее огромной всасывающей поверхностью, способной быстро увеличиваться, и положительным гидротропизмом, сосущая сила клеток, водопроводящие ткани), либо ограничивают испарение (эпидермис с устьицами, пробкообразные покровные ткани, восковой налет, водоудерживающие силы клеток и пр.). Благодаря гидрорегулирующему комплексу растения противостоят иссушающему влиянию внешней среды, сохраняют достаточно высокую оводненность своих тканей при усилении напряженности факторов иссушения (конечно, до известного предела). Это растения со своей собственной влажностью, обычно превышающей влажность внешней среды. Вместе с тем в отличие от пойкилогидридных растений, они, как правило, не могут переносить глубокого завядания и уж тем более обезвоживания своих тканей. Называют их гомогидридными.

Большое значение для гомогидридных растений (именно для их гомогидридности) имеет не только само наличие комплекса гидрорегулирующих приспособлений, но также автоматизм, динамичность данного комплекса, отдельные элементы которого начинают действовать или же усиливаются именно при повышении напряженности факторов иссушения. Причем такое усиление, такая адаптивная перестройка, иссушения, всегда направленная на увеличение подачи влаги и сокращение испарения, может иметь место на любой стадии онтогенеза растений. Перестройка заключается в усиленном росте корневой системы с проникновением отдельных корней в более влажные горизонты почвы, в закрывании устьичных щелей и возрастании водоудерживающих сил клеток, в сокращении испаряющей поверхности вследствие дефолиации полной, частичной или вследствие замены крупных листьев более мелкими и т. д. Важную роль подчеркивал К. А. Тимирязев [12].

Пассивный путь адаптации биологически мало эффективен. Любое, кратковременное или более продолжительное, снижение влажности среды всегда сопровождается соответствующим уменьшением оводненности клеток, а следовательно, и замедлением или приостановкой активной жизнедеятельности пойкилогидридных растений, которые поэтому плохо используют вегетационный период. Они находятся иногда в со-

стоянии анабиоза в течение большей части данного периода. Растут такие растения медленно и никогда не достигают крупных размеров. Считать их настоящими завоевателями суши никак нельзя.

Активный путь адаптации имеет все преимущества. Кратковременные или же длительные снижения влажности среды сплошь и рядом не сопровождаются приостановкой или хотя бы замедлением активной жизнедеятельности гомогидридных растений. Это растения со своей собственной влажностью, в известной мере автономной, не зависящей от колебаний влажности среды. Они хорошо используют вегетационный период, быстро растут и достигают подчас очень крупных, даже гигантских размеров. Они имеют господствующее значение в составе растительного покрова суши, являются настоящими ее завоевателями. Возникновение гомогидридных растений, т. е. становление гомогидридности, следует рассматривать как крупнейшее событие (арогенез) на пути биологического прогресса растительного мира [3, 4, 13].

По мнению Г. Вальтера, все наземные растения — как пойкило-, так и гомогидридные — произошли от пресноводных водорослей. При чем предпосылки становления обоих этих гидроэкологических типов наземных растений заложены уже у их предков, обитающих в воде. Пойкилогидридные растения произошли от водорослей, в клетках которых нет вакуолей. Протопласты таких клеток сжимаются при обезвоживании сравнительно мало и поэтому не претерпевают необратимых изменений, не погибают. Гомогидридные растения произошли от водорослей с крупными вакуолями в клетках; заполняющий вакуоли клеточный сок следует рассматривать как внутреннюю водную среду протопласта. При обезвоживании протопласты таких клеток сжимаются очень сильно (плазмолиз), что сопровождается необратимыми, летальными их изменениями. Поэтому обезвоживания такие клетки обычно не переносят.

Но отсутствие вакуолей (или малые их размеры) — не единственная причина устойчивости растительных клеток к обезвоживанию [4, 14—16]. В этом отношении играют роль и другие факторы, в частности размеры клеток. Мелкие клетки лучше выдерживают потерю влаги, чем крупные. У некоторых пойкилогидридных растений в клетках все же есть большие вакуоли. Но как только такая клетка начинает завядать, содержимое вакуоли уплотняется и препятствует сжатию и деформации протопласта. Наконец, в некоторых случаях все отмеченные факторы значения не имеют, и способность растений переносить завядание обуславливается какими-то не известными точно особенностями субмикроскопической структуры плазмы [17]. Как видно, вопрос о внутренних факторах устойчивости растений к обезвоживанию далеко не прост и не может считаться достаточно разработанным.

Многочисленные пойкилогидридные растения (преимущественно таллофиты) весьма разнообразны по их приспособленности к перенесению более или менее длительного и глубокого обезвоживания, т. е. так сказать по степени длительного и глубокого обезвоживания, т. е. ряд градаций, целый ряд постепенных переходов между типичными гидрофитами, быстро гибнущими на воздухе, и типично наземными растениями, которые могут обходиться без воды очень долго. Например, глубоководные морские водоросли *Nereocystis* и *Alaria valida* погибают на воздухе при умеренных температурах примерно через 1 ч, тогда как водоросли литоральные *Fucus evanescens*, *Porphyra perforata* и др., ежедневно во время отлива оказывающиеся на суше, остаются в тех же условиях опыта живыми в течение 2 дней и более. Типично наземная водоросль *Stratonostoc commune*, а также мох *Tortula desertorum*, широко распространенные в пустынях, ежегодно переживают состояние глубокого обезвоживания в течение ряда месяцев. Температура поверхности почвы здесь в летние дневные часы достигает 60—70°C и более.

Большое разнообразие гомогидридных растений в гидроэкологическом отношении достаточно широко известно. Не менее известно, что в процессе приспособления к тем или иным условиям влажности среды существенно изменяются и физиологические, и структурные особенности этих растений, прежде всего их гидрорегулирующий комплекс. Следует различать два основных направления, два пути такой приспособительной перестройки: ксерофилизацию, т. е. постепенную трансформацию растений при переходе от гигро- и мезофитов до крайних ксерофитов, и гидрофилизацию, т. е. постепенный переход от мезофитов до типичных гидрофитов (вторичный переход наземных гомогидридных растений к жизни в воде). В процессе ксерофилизации комплекс гидрорегулирующих приспособлений в общем постепенно усиливается, а в ходе гидрофилизации этот комплекс, наоборот, деградирует вплоть до полного исчезновения многих, а иногда и всех его элементов. Наиболее типичные вторичные гидрофиты, полностью утратившие гидрорегулирующий комплекс, весьма сходны с родоначальниками наземных растений — первичными гидрофитами, а именно, с водорослями, у которых гидрорегулирующего комплекса нет и никогда не было.

Одна из важнейших сторон ксерофилизации заключается, как известно, в увеличении мощности всасывающего аппарата, т. е. глубины и разветвленности корневой системы, а также сосущей силы клеток.

Не меньшую, а, быть может, даже и большую роль в данном процессе играет адаптивная перестройка растений, сопровождающаяся уменьшением количества испаряемой ими влаги. Этому может способствовать сокращение: 1) испаряющей поверхности растений, 2) интенсивности их транспирации, 3) общей продолжительности периода их нормальной вегетации. Фактически в ходе ксерофилизации реализуются все эти три возможности, но относительное их значение в разных случаях неодинаково. В одних систематических группах основную роль играет сокращение испаряющей поверхности, иногда в сочетании с падением транспирации, в других испаряющая поверхность не уменьшается, но зато резко сокращается период нормальной вегетации. Нередко относительно высокая транспирация влажной весной бывает связана с более ранним окончанием вегетации в период летней засухи и т. д. [10].

У некоторых видов ревеня, населяющих типичные пустыни Средней Азии, в частности у *Rheum turkestanicum*, листья очень крупные, даже, пожалуй, гигантские; они несколько не меньше, чем у мезофильных видов данного рода. Но вегетирует *Rh. turkestanicum* в течение примерно двух весенних месяцев, причем листья живут лишь в первый месяц, а затем засыхают. В течение второго месяца продолжают жить только стебли, на которых созревают плоды [18]. Что касается мезофильных видов данного рода, то они вегетируют (в обычных для них условиях) в течение 4—5 месяцев, сохраняя при этом все листья.

Из этих данных вытекает, что в ходе ксерофилизации *Rh. turkestanicum* основную роль (из факторов, ограничивающих расход влаги) играло сокращение периода нормальной вегетации растений, тогда как уменьшение испаряющей поверхности вследствие редукции листьев значения, видимо, не имело.

При этом, наиболее общей закономерностью процесса ксерофилизации является именно редукция ассимиляционных органов, которая наряду с увеличением мощности корневой системы четко прослеживается в очень многих таксонах. В результате редукции растение как бы жертвует, в значительной мере, своим ассимиляционным аппаратом ради сокращения испаряющей поверхности, а следовательно, и количества влаги, расходуемой на испарение. Такая жертва с несомненностью свидетельствует о том, насколько исключительно важным значением, которое имеет экономное испарение влаги как фактор засухоустойчивости гомогид-

ридных растений. Это последнее положение следует подчеркнуть особо в связи с тем, что существует концепция, диаметрально ему противоположная. Согласно данной концепции, важнейший фактор засухоустойчивости гомогидридных семенных растений-ксерофитов — вовсе не экономное расходование (и усиленная подача) влаги, а способность растений выносить глубокое и длительное обезвоживание [19]. Таким образом, автор концепции приписывает семенным растениям тот пассивный путь адаптации к засухе, который в действительности свойствен только пойкилогидридным растениям (среди которых высшие семенные растения фактически почти не представлены). Это утверждение, по существу, ничем не доказано (это только предположение), но тем не менее оно все еще приводится в качестве истины в научной [20], а также в учебной [21] литературе.

Редукция листьев в процессе ксерофилизации первоначально заключается главным образом в постепенном уменьшении размеров листовых пластинок (изменений анатомической структуры мы здесь не касаемся). Но в дальнейшем, на последующих этапах процесса, пластинчатые листья заменяются цилиндрическими ассимиляционными органами той или иной морфологической природы — листьями, листовыми стеблями или стеблями [10].

Так, пустынным среднеазиатским ксерофитам из родов *Salsola*, *Aellenia*, *Halimocnemis* и др. (*Chenopodiaceae*) свойственны несколько суккулентные цилиндрические листья. У видов саксаула (*Haloxylon*) из того же семейства ассимиляционные органы формируются путем срастания листьев с междоузлиями стебля [22]. А у типичных ксерофитов из рода *Ephedra*, широко распространенных в пустынях Евразии и Северной Африки, Северной и Южной Америки, листья редуцированы до маленьких чешуек и полностью заменены склероморфными цилиндрическими ассимиляционными побегами.

У двух среднеазиатских горных видов *Ferula* (*Umbelliferae* — *Apiaceae*) — *F. jaeschkeana* и *F. equisetacea* — листья очень крупные, сложно рассеченные. Но у эфемероида — монокарпика *F. jaeschkeana*, вегетирующего только весной и в начале лета, сегменты листьев пластинчатые, довольно широкие. А у ксерофита — поликарпика *F. equisetacea*, вегетирующего в течение всего засушливого лета, сегменты листьев очень узкие, линейные, цилиндрические, несколько суккулентные. Создается впечатление, что эти цилиндрические сегменты представляют собой только средние жилки, как бы остатки пластинчатых сегментов. Это подтверждается и результатами анатомического исследования [23].

Лесным мезофильным видам *Festuca* (*Gramineae* — *Poaceae*), в частности *F. altissima*, *F. gigantea*, свойственны широкие плоские листья с устьицами на обеих сторонах пластинки. А у многочисленных ксерофилизованных видов того же рода, например у *F. ovina*, *F. sulcata*, *F. beckeri* и др., листья узкие, вдоль свернутые, цилиндрические с устьицами только на внутренней (верхней) стороне. Таким образом, в данном случае переход к листу цилиндрической формы осуществляется путем свертывания пластинчатого листа. Такой путь характерен, как известно, не только для *Festuca*, но и для многих других злаков, в частности видов *Stipa*.

Целый ряд ксерофилизованных растений имеет ассимиляционный аппарат, занимающий переходное положение между двумя намеченными типами ассимиляционных органов. Такие растения имеют цилиндрические, ксероморфные, ассимиляционные побеги, но эти побеги несут мелкие пластинчатые листья. Обычно листья функционируют только влажной весной, а затем опадают, тогда как сами побеги продолжают вегетировать в течение всего засушливого лета. К числу растений такого переходного типа принадлежат северо-африканский *Rhanterium adpressum* (*Asteraceae*), средиземноморский *Spartium junceum* (*Faba-*

ceae), среднеазиатско-иранский *Amygdalus scoparia* (*Rosaceae*), североамериканская *Fouquieria splendens* (*Fouquieriaceae*) и целый ряд др.

Две ступени трансформации ассимиляционных органов — широкая листовая пластинка и цилиндрический стебель (или лист), связанные переходными ступенями, выражены не только у склероморфных растений и гемисуккулентов, но и у настоящих суккулентов, столь широко распространенных в тропической зоне. Однако у суккулентов есть и еще одна, третья ступень, третий тип ассимиляционных органов — шаровидный стебель (или же листовые стебли). Этот третий тип ассимиляционных органов, с его крайне ограниченной испаряющей поверхностью, видимо, следует рассматривать как высший этап редукции этих органов в процессе ксерофилизации. Все три ступени редукции или же только первые две из них четко выявляются у суккулентов из самых разных семейств, в частности из сем. *Cactaceae*, столь богато представленного в Северной и Южной Америке, а также из сем. *Euphorbiaceae*, *Vitaceae*, *Asclepiadaceae*, *Asteraceae* и др. [10, 24].

Но ассимиляционные органы шарообразной формы вовсе не специфичны для суккулентов. Такие формы или во всяком случае явственные тенденции к их образованию свойственны многим несуккулентным ксерофитам, представляющим очень высокие ступени ксерофилизации. Мы имеем в виду так называемые растения-подушки, т. е. полукустарники и кустарники густоветвистые компактные, нередко шаровидные или даже почти шаровидные. Наружную поверхность шаровидных побегов (как бы слой листьев), подобно тому как периферическую часть стебля шаровидного суккулента образует слой ассимиляционной ткани. Растения-подушки представлены, как известно, во многих семействах. Для примера можно назвать некоторые виды *Onobrychis* (*Fabaceae*) или *Gypsophila* (*Caryophyllaceae*), населяющие горы Средней Азии, иранские и среднеазиатские виды *Acantholimon* (*Plumbaginaceae*) и др.

В общем все эти данные позволяют четко наметить три основные ступени морфологической трансформации ассимиляционных органов гомогидридных растений в процессе их ксерофилизации: 1) пластинчатый лист, 2) цилиндрический лист, стебель или листовые стебли, 3) шаровидный стебель или шаровидное растение-подушка. Ступени эти имеют универсальное значение, так как выявляются в ряде самых разных таксонов голосеменных и покрытосеменных растений. Выше были упомянуты лишь некоторые из этих таксонов.

Как уже было сказано, процесс гидрофилизации, т. е. вторичного приспособления гомогидридных растений к жизни в воде, по своей адаптивной сущности противоположен процессу ксерофилизации. Гидрофилизация характеризуется прежде всего постепенной редукцией комплекса гидрорегулирующих приспособлений, а не усилением, не развитием данного комплекса. Существенно изменяются и другие жизненно важные особенности растений.

Иллюстрацией здесь могут служить соотношения двух семейств — *Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae*, тесное родство которых, кажется, никогда не вызывало сомнений у специалистов. Все представители обоих семейств — типичнейшие гидрофиты, прикрепленные к дну водоемов. Но виды *Nymphaeaceae* утратили связь с воздушными (и с корневищами). Листья у них крупные, широкие, плавающие на поверхности воды или даже надводные, одетые эпидермисом (плавающие листья только сверху). Цветы распускаются над водой, имеют яркоокрашенные околоцветники и опыляются насекомыми. Виды *Ceratophyllaceae* приспособлены к жизни в воде в гораздо большей мере. Это стопроцентные гидрофиты, целиком погруженные в воду и вовсе не имеющие корней. Листья их

подводные, рассечены на узкие доли; эпидермиса нет. Цветы мелкие, невзрачные, распускаются и опыляются под водой (гидрофилия).

Крайние ступени редукции вегетативных органов в связи с приспособлением к жизни в воде представляют, несомненно, различные виды сем. *Lemnaceae*. Это маленькие растения, плавающие на поверхности воды или погруженные в воду и входящие в состав планктона. Их вегетативное тело (фронд) устроено очень просто. Оно представляет собой нерасчлененную пластинку 0,5—10 мм длиной, эллиптической, округлой, продолговатой или иной формы. У плавающих видов на верхней стороне фронда есть устьица, а у видов погруженных устьиц нет. Проводящие ткани и корни развиты в известной мере лишь у части видов семейства. Но это корни, не имеющие корневых волосков и служащие в основном не для всасывания влаги, а для поддержания фрондов в горизонтальном положении на поверхности воды [25]. Крайне просто устроены из представителей данного семейства планктонные виды *Wolffiella*. Так, у *W. lingulata* фронд состоит из одних только паренхимных клеток, более или менее одинаковых по форме и расположенных в 2—3 слоя [26]. По своей структуре это бескорневое цветковое растение (его вегетативное тело) в сущности ничем не отличается от слоевища некоторых водорослей.

Такого рода примеров можно было бы привести целый ряд. Но и из сказанного достаточно ясно, что гидрофилизация заключается прежде всего в упрощении структуры вегетативного тела растений вследствие утраты ими корневой системы, покровных тканей, водопроводящего аппарата (у представителей *Nymphaeaceae* и *Ceratophyllaceae* сосудов нет) и т. д.

В заключение следует отметить, что те закономерности, о которых говорилось выше, имеют значение для всего растительного мира, так как каждое растение, без исключения, является либо пойкилогидридным (приспособленным к перенесению обезвоживания в той или иной мере), либо гомогидридным. Разнообразие представителей второго типа весьма велико. Каждое гомогидридное растение занимает то или иное место в длинном ряду постепенных переходов между гидрофитами, с одной стороны, и самыми типичными ксерофитами — с другой. Наиболее гомогидричны, конечно, те гидрофиты (из числа как низших, так и высших растений), которые целиком и постоянно погружены в воду. Таким растениям гидрорегулирующий аппарат в сущности не нужен, да его у них обычно и нет, тогда как гомогидридность наземных и надводных растений обеспечивается именно гидрорегулирующим аппаратом.

Поступила в редакцию
6/V 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Walter H. 1931. Die Hydratur der Pflanzen. Gustav Fischer Verlag, Jena, 174 S.
2. Walter H. 1958. Phylogenie und Physiologie des Wasserhaushalts; poikilohydre und homoiohydre Pflanzen.— *Scientia*, Asso (Como, Italie), Septembre, S. 1—5.
3. Walter H. 1968. Die Vegetation der Erde. Veb. G. Fischer Verlag, Jena, 2, 1000 S.
4. Walter H. 1970. Vegetationszonen und Klima. Veb. G. Fischer Verlag, Jena, 244 S.
5. Gams H. 1938. Ökologie der extratropischen Pteridophyten in Fr. Verdoorn.— *Manual of Pteridology*, p. 382—419.
6. Stocker O. 1956. Einführung.— *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. III, S. 1—9.
7. Hambley D. 1961. A poikilohydrous, poikilochlorophyllous Angiosperm from Africa.— *Nature*, 191, No 4796, 1415—1416.

8. Oppenheimer H. R., Halevy A. H. 1962. Anabiosis of *Ceterach officinarum*.— *Bull. of the Research Council of Israel*, 11D, No 3, 127—147.
9. Библь Р. 1965. Цитологические основы экологии растений. М., «Мир», 463 с.
10. Григорьев Ю. С. 1968. О некоторых общих закономерностях ксерофилизации высших растений.— *Проблемы освоения пустынь*, Ашхабад, с. 3—13.
11. Григорьев Ю. С. 1970. Пути приспособления растений к засухе.— *Всесоюзный симпозиум по вопросам водного обмена растений как элемента круговорота веществ и энергии в основных типах растительности Советского Союза*. Тезисы докладов. Иркутск, с. 35—36.
12. Тимирязев К. А. 1941. Борьба растений с засухой. Лекция 1892 г.— В сб.: *Земледелие и физиология растений*. М., Сельхозгиз, с. 74—102.
13. Walter H. 1967. Die physiologischen Voraussetzungen für den Übergang autotrophen Pflanzen vom Leben im Wasser zum Landleben.— *Z. für Pflanzenphysiologie*, 56, S. 170—185.
14. Iljin W. S. 1930. Die Ursache der Resistanz von Pflanzenzellen gegen Austrocknung.— *Protoplasma*, 10, 379—414.
15. Iljin W. S. 1953. Causes of death of plants as a consequence of loss of water: conservation of life in desiccated tissues.— *Bull. of the Torrey botanical club*, 80, No 3, 166—177.
16. Генкель П. А., Пронина Н. Д. 1968. О причинах, обуславливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание.— *Физиология растений*, 15, № 1, 84—92.
17. Gessner F. 1956. Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen.— *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 3, S. 215—239.
18. Нечаева Н. Т. 1958. Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад. Изд-во АН ТуркмССР, 213 с.
19. Максимов Н. А. 1958. Краткий курс физиологии растений. Изд. 9. М. Сельхозгиз, 560 с.
20. Полимбетова Ф. А. 1972. Физиологические свойства и продуктивность яровой пшеницы в Казахстане. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, 271 с.
21. Дадыкин В. П. 1972. Физиология растений. М., изд. Моск. лесотехнич. ин-та, 138 с.
22. Тарабаева Б. И. 1953. К редукции листовой поверхности у саксаула.— *Уч. зап. Казахского гос. ун-та*, Алма-Ата, 14, вып. 4, 45—48.
23. Несмеянова А. Д. Сравнительно-анатомическое исследование листьев двух видов *Ferula*. *Ботанический журнал*, 45, № 10, 1960, 1542—1546.
24. Andreansky G. 1949. Über die Begrenzung und den Wert von Pflanzen gattungen auf ökologischer Grundlage.— *Hungarica Acta Biologica*, 1, No 5—6, 230—239.
25. Schulz B. 1962. Wasserlinsen. Die neue Braehm — Bucherei, S. 95
26. Goebel K. 1921. Zur Organographie der Lemnaceen.— *Flora N. F.*, 14, 278—305

G. S. Grigor'ev

ON SOME SIGNIFICANT REGULATITIES IN PLANT HYDROADAPTATION

Two types or two pathways of plant-adaptation against desiccation influence a land environment exist.

Passive type is peculiar of poikilohydrous plants (mainly lower ones) which do not regulate the selves their water content and can tolerate more or less prolonged desiccation. Active type of adaptation is specific for higher plants. The latter are homoiohydrous ones, possessing complex of hydoregulating adaptions and therefore they are capable to reserve water content of tissues at rather high level under the significant tension of desiccation factors.

Two trends within the hydroadaptive rearrangement of land homoiohydrous plant exist—namely xerophyllization and hydrophyllization. During the xerophyllization process the strong thinning of hydoregulation adaptions takes place meanwhile, in hydrophyllization above complex gradually degenerates until to the complete disappearance of all its elements.

Г. И. МАССЕЛЬ, А. С. РОЖКОВ, Л. Н. ВОЛЬСКИЙ, В. А. ПЕНТЕГОВА

ЗАЩИТНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СОСТАВА МОНОТЕРПЕНОВЫХ УГЛЕВОДОРОДОВ У ХВОЙНЫХ ПРИ ПОВРЕЖДЕНИИ СТВОЛА

Рассмотрены преобразования состава монотерпеновых углеводов в лубе поврежденных, заселенных стволовыми вредителями и здоровых деревьев лиственницы, кедра, сосны и ели. Установлено, что повреждение ствола деревьев приводит к перераспределению основных компонентов в составе монотерпеновых углеводов. У лиственницы и кедра отмечено снижение содержания α -пинена и резкое увеличение Δ^3 -карена, у сосны и ели — повышение содержания α -пинена и уменьшение Δ^3 -карена. Момент заселения дерева насекомыми обуславливается положительной информацией, получаемой ими при снижении концентрации токсических терпенов в поврежденной части ствола.

Установлено, что во флоэме механически поврежденных деревьев вокруг раны происходят гистологические и гистохимические преобразования, аналогичные тем, которые имеют место в зоне повреждения ствола ксилофагами [1]. В обоих случаях степень повреждения определяет величину и характер биохимических изменений, в том числе в составе монотерпеновых углеводов. Исходя из того, что различные виды насекомых ксилофагов поселяются на деревьях, в разной степени физиологически ослабленных, ставились опыты с искусственным повреждением ствола в расчете на определенную степень физиологического ослабления дерева и последующее поселение на нем тех или иных ксилофагов [2].

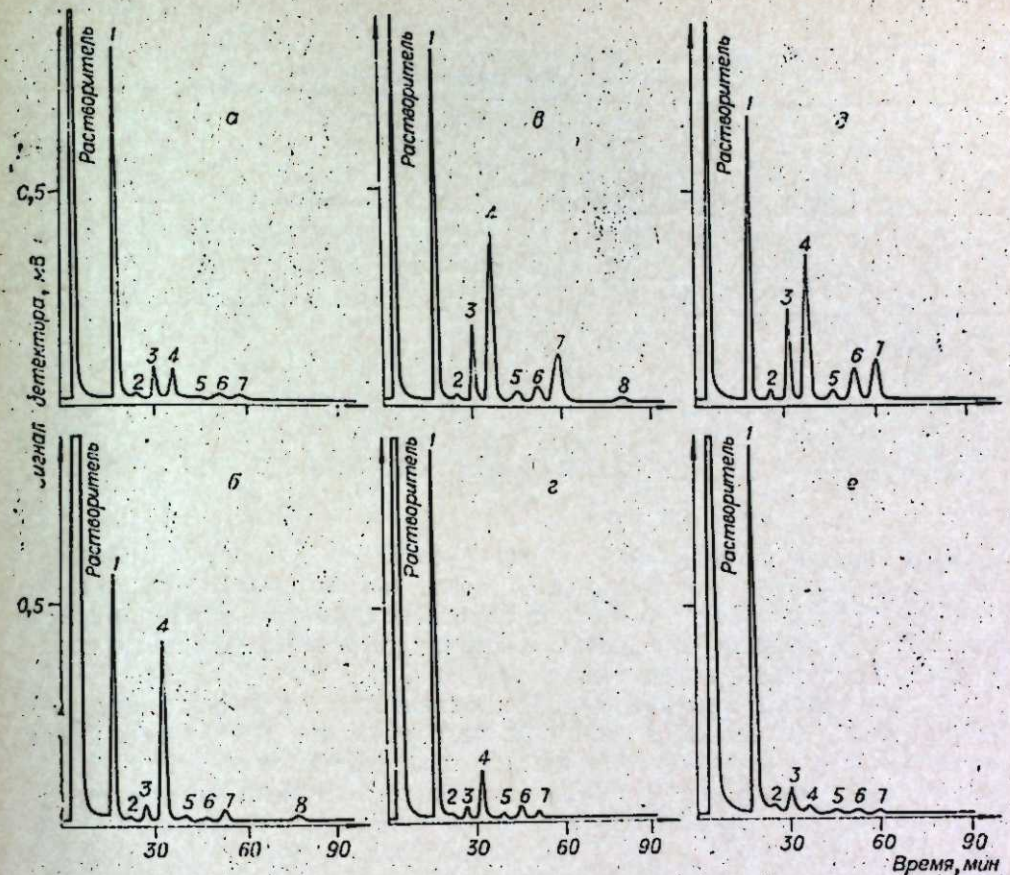
В наших исследованиях монотерпеновых углеводов в лубе использовались искусственно поврежденные деревья лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), кедра (*Pinus sibirica* (Rupr) Mayr), сосны (*Pinus silvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.).

Работы проведены в Тукинском районе Бурятской АССР, пробы взяты с поврежденных деревьев в возрасте 45—50 лет до и после поселения на них стволовых вредителей. Луб и наружные годичные кольца заболони повреждались с помощью сверла диаметром 1,5—2,0 мм по трафарету; поврежденная площадь охватывала треть окружности ствола и составляла 10,4 дм² (первая группа деревьев). Анализировались околораневые участки. Такие искусственные повреждения сходны с повреждением луба и заболони личинками алтайского усача в первый год их развития. Кроме того, у части модельных деревьев ствол повреждался продольными ранениями с интервалами в 10 см на глубину луба 0,5 см (вторая группа деревьев).

Качественный и количественный состав монотерпеновых углеводов в лубе деревьев различного физиологического состояния устанавливался путем отгонки летучих фракций острым паром и последующим анализом образцов методом газожидкостной хроматографии. Анализ проведен на газожидкостном хроматографе «Хром-2» (ЧССР) с пламенноионизационным детектором; газ-носитель — азот (0,240 атм); колонка 3,4 м × 6 мм; набивка: 1,2,3-трис-(2-цианэтоксипропан) (20%) на ИНЗ-600 (0,28—0,40 мм); температура колонки 74°.

Идентификация проводилась методом графической корреляции [3] измеренных относительных времен удержания и ОВУ известных соединений [4]; количественный анализ — методом внутренней нормализации по площадям пиков, измеренным как флуктуации, которые в случае монотерпеновых углеводов отличаются от среднего значения не более чем на 6% [5].

Газохроматографический анализ показал, что в составе монотерпеновых углеводов из луба здоровых деревьев лиственницы, кедра, сосны и ели присутствуют α -пинен, камфен, β -пинен, Δ^3 -карен, лимонен, β -фелландрен, терпинолен и *n*-цимол. В лубе лиственницы преобладают α -пинен и Δ^3 -карен, причем накопление α -пинена (25%) отмечается в августе, а концентрация Δ^3 -карена снижается к осени



Состав монотерпеновых углеводов луба здоровых деревьев и защитные преобразования состава при повреждении ствола кедра (вверху) и сосны (внизу).

а, б) здоровые деревья; в, г) деревья первой группы; д, е) деревья второй группы.
1 — α -пинен, 2 — камфен, 3 — β -пинен, 4 — Δ^3 -карен, 5 — мирцен, 6 — лимонен, 7 — β -фелландрен, 8 — терпинолен, 9 — γ -терпинен, 10 — *n*-цимол.

до 37%. В отличие от других пород, лиственница имеет в лубе α -фелландрен и γ -терпинен. Из всех монотерпенов в лубе кедра больше всего α -пинена (71,5%). В конце вегетации количество α -пинена уменьшается до 65%. Значительно меньше в лубе кедра β -пинена (8,2—10,6%). Доля Δ^3 -карена в сезонном цикле колеблется от 11,2 до 4,2%, значительно уменьшаясь к осени. Другие соединения монотерпеновой фракции присутствуют в значительно меньших количествах (см. рисунок, а). В лубе ели содержатся в основном α - и β -пинен, Δ^3 -карен, лимонен, β -фелландрен. Максимальное содержание α -пинена (74%) наблюдается в начале вегетации, количество β -пинена, лимонена, β -фелландрена увеличивается в июле (соответственно 14,9; 9,5; 11,6%). Из монотерпеновых углеводов в лубе сосны преобладают α -пинен (40,3%) и Δ^3 -карен (45,7%). В конце вегетации содержание α -пинена увеличивается до 57%, а Δ^3 -карена падает до 23,8% (см. рисунок, б). Другие соединения монотерпеновой фракции из луба хвойных — камфен, мирцен, терпинолен и *n*-цимол — присутствуют в значительно меньших количествах.

При искусственном поранении ствола, как и при заселении жизненных способных деревьев насекомыми, происходят определенные изменения в количественном составе монотерпеновых углеводов. У деревьев первой группы ответной реакцией на повреждение ствола лиственницы является незначительное понижение содержания α -пинена (до 19,2%)

Таблица 1

Состав (в %) монотерпеновых углеводородов из луба поврежденных и здоровых деревьев лиственницы сибирской

Состояние деревьев	Дата	α -Пинен	Камфен	β -Пинен	Δ^3 -Карен	α -Фелландрен	Лимонен	β -Фелландрен	γ -Терпилен	Терпинолен	<i>n</i> -Цимол
Здоровые	24/VI	24,5	0,4	13,9	46,0	2,5	2,7	6,5	1,0	2,5	1,0
	24/VII	29,2	0,6	14,0	39,0	3,8	2,5	7,0	0,8	2,0	0,9
	18/VIII	25,3	0,5	15,7	37,6	4,3	4,1	8,0	0,6	2,9	0,8
Деревья первой группы	24/VI	19,2	0,4	9,9	58,9	4,5	1,6	3,2	—	2,2	—
	24/VII	40,6	1,2	7,0	20,8	1,4	5,3	4,8	—	18,9	—
	18/VIII	21,5	0,2	10,3	57,2	2,7	2,3	3,4	—	2,3	—
Деревья второй группы	24/VI	22,9	0,3	10,3	55,1	2,8	2,1	3,4	—	1,5	1,6
	18/VIII	22,9	0,2	8,3	58,2	3,4	1,6	2,0	0,6	2,8	—

и максимальное повышение Δ^3 -карена (до 58,9%). Следует отметить, что у этих деревьев непосредственно после их повреждения участие β -пинена, β -фелландрена и лимонена заметно снижается, а γ -терпилен и *n*-цимол отсутствуют. Количество α -фелландрена по сравнению с контролем увеличивается почти в два раза (табл. 1).

У кедров реакция на повреждение проявляется в снижении содержания α -пинена более чем в два раза на протяжении всей вегетации и увеличении концентраций Δ^3 -карена в три раза (процентное содержание которого возрастает до 32%). В начале вегетации количество β -фелландрена увеличивается более чем в шесть раз, мирцена — в три раза и терпинолена — в два с половиной раза. Содержание лимонена и α -пинена увеличивается незначительно (см. рисунок, в). В июле происходит перестройка защитной системы: за счет увеличения α -пинена снижается концентрация Δ^3 -карена до 25,5% и β -фелландрена до 7,4%. Содержание камфена и лимонена возрастает (табл. 2).

Монотерпеновые углеводороды из луба поврежденных елей первой группы в отличие от лиственницы и кедров имеют в июле повышенную концентрацию α -пинена (до 69,0%), в то время как содержание β -пинена, лимонена, β -фелландрена, как и у лиственницы, снижается (12; 5,2; 6,6%). Как видно из табл. 3, в конце вегетации процентное содержание этих компонентов значительно превосходит контроль (10,7; 14,8; 9,5%).

В распределении основных компонентов в монотерпеновой фракции из луба искусственно поврежденных деревьев сосны первой группы

Таблица 2

Состав (в %) монотерпеновых углеводородов из луба поврежденных и здоровых деревьев кедров сибирского

Состояние деревьев	Дата	α -Пинен	Камфен	β -Пинен	Δ^3 -Карен	Мирцен	Лимонен	β -Фелландрен	Терпинолен	<i>n</i> -Цимол
Здоровые	24/VI	71,5	1,9	8,2	11,2	Сл.	3,8	3,2	Сл.	—
	24/VII	70,0	2,3	8,7	10,3	0,6	4,7	3,0	—	—
	18/VIII	65,1	2,1	10,6	4,2	1,9	8,8	7,1	—	—
Деревья первой группы	24/VI	34,7	1,0	9,4	32,1	3,4	4,0	20,0	2,4	Сл.
	24/VII	45,1	1,3	7,4	25,5	2,1	7,7	7,4	3,5	Сл.
Деревья второй группы	24/VI	32,6	1,5	13,8	29,1	2,2	8,2	12,4	Сл.	—
	24/VII	52,0	3,6	5,8	17,8	1,4	4,2	6,6	8,7	—
	18/VIII	35,6	0,8	13,5	28,1	2,3	4,1	13,7	1,7	—

Таблица 3

Состав (в %) монотерпеновых углеводородов из луба поврежденных и здоровых деревьев ели

Состояние деревьев	Дата	α -Пинен	Камфен	β -Пинен	Δ^3 -Карен	Мирцен	Лимонен	β -Фелландрен	Терпинолен	<i>n</i> -Цимол
Здоровые	24/VI	74,0	1,7	10,6	2,0	1,0	4,4	6,1	—	—
	24/VII	56,5	2,0	14,9	2,6	2,9	9,5	11,6	—	—
	18/VIII	58,0	0,7	16,2	4,2	2,2	10,0	6,4	1,5	0,6
Деревья первой группы	24/VI	60,0	1,9	14,0	6,3	2,1	7,5	7,9	—	—
	24/VII	69,0	2,6	12,0	3,1	1,3	5,2	6,6	—	—
	18/VIII	57,5	1,8	10,7	3,6	1,8	14,8	9,5	—	—
Деревья второй группы	24/VI	31,5	1,9	11,5	25,0	3,2	7,5	16,8	1,7	0,9
	24/VII	60,9	3,6	12,7	5,0	2,3	10,4	5,1	—	—
	18/VIII	58,0	1,7	11,7	10,1	2,3	10,8	5,6	—	—

в июне наблюдается резкое увеличение содержания α -пинена (до 66,7%), в то время как количество Δ^3 -карена сокращается до 15,7%. Процентное содержание камфена, β -пинена и мирцена незначительно увеличивается по сравнению с контролем. Непосредственно после повреждения содержание лимонена увеличивается более чем в четыре раза (см. рисунок, г). В конце вегетации количество α -пинена составляет 53,1%, тогда как Δ^3 -карена увеличивается до 31,5%. Соотношение камфена, β -пинена и лимонена сокращается. Содержание β -фелландрена достигает 4,6%, появляется терпинолен (табл. 4). Повреждение ствола деревьев (первая группа) приводит к перераспределению основных компонентов в составе монотерпеновых углеводородов, но не способствует заселению этих деревьев стволовыми вредителями.

Исследование преобразования монотерпеновых углеводородов у искусственно поврежденных деревьев второй группы, впоследствии заселенных белоточечным долгоносиком, показало, что в содержании α -пинена и Δ^3 -карена существуют закономерные изменения, общие для всех пород: с увеличением содержания α -пинена почти соответственно снижается количество Δ^3 -карена, и наоборот. Заселение сосны белоточечным долгоносиком связано со стабильным увеличением концентрации α -пинена (до 78,4%) и резким снижением участия Δ^3 -карена на

Таблица 4

Состав (в %) монотерпеновых углеводородов из луба поврежденных и здоровых деревьев сосны обыкновенной

Состояние деревьев	Дата	α -Пинен	Камфен	β -Пинен	Δ^3 -Карен	Мирцен	Лимонен	β -Фелландрен	Терпинолен
Здоровые	24/VI	40,3	0,7	3,1	45,7	1,4	1,5	4,6	2,7
	24/VII	51,0	1,0	3,6	32,0	2,9	3,7	4,3	2,2
	18/VIII	57,2	1,9	4,2	23,8	1,4	5,8	3,2	1,4
Деревья первой группы	24/VI	66,7	1,9	3,7	15,7	2,3	6,3	3,4	—
	24/VII	30,3	0,8	21,5	32,2	2,2	7,4	3,6	1,4
	18/VIII	53,1	1,1	3,1	31,5	1,9	3,1	4,6	1,4
Деревья второй группы	24/VI	78,4	2,4	8,1	3,2	1,7	2,7	3,4	—
	24/VII	73,1	1,9	7,7	5,7	1,4	5,1	5,2	—
	18/VIII	78,2	1,3	7,0	0,6	2,5	8,1	2,2	—

протяжении всего вегетационного сезона (3,2—0,6%). Очевидно, момент заселения долгоносика совпал со значительной депрессией защитных реакций дерева (рис. 1, е).

Понижение содержания Δ^3 -карена делает смолу малотоксичной, а интенсивное испарение α -пинена превращает его в источник аттрактивной информации для насекомых. Данное предположение подтверждается исследованиями К. Шерара [6], который отметил максимальный эффект привлекательности α -пинена при концентрациях 0,01—0,05%. Эти данные согласуются с результатами, полученными А. С. Исаевым в отношении восприятия отдельных монотерпеновых соединений насекомыми-ксилофагами. Отчетливый аттрактивный эффект α -пинена установлен для конлофагов, повреждающих лиственницу сибирскую [7]. Аттрактивные свойства α -пинена установлены также Ю. Рудинским для короедов, повреждающих дугласову пихту [8]. Привлекательность различных монотерпенов испытывалась Н. Хайкененом и В. Хратфордом [9]. Отмечая несомненное аттрактивное действие α -пинена на лубоеда *Dendroctonus pseudotsugae*, они установили, что α -пинен отпугивает этого вредителя, а α -терпинен и гераниол по отношению к нему нейтральны. Подобная закономерность отмечена у ели. В распределении других компонентов наблюдаются следующие особенности: процентное содержание β -пинена и лимонена у сосны и ели увеличивается в течение всего вегетационного периода по сравнению с контролем. Количество β -фелландрена у ели увеличивается более чем в два с половиной раза, в то время как у сосны сокращается (см. табл. 3 и 4).

Изучение монотерпеновых углеводородов из луба поврежденных деревьев кедр и лиственницы второй группы показало, что у кедр в отличие от сосны и ели количество α -пинена значительно снижается, а у лиственницы практически равнозначно контролю при значительном повышении концентрации Δ^3 -карена в течение всей вегетации. Несмотря на повышенное содержание Δ^3 -карена в составе монотерпеновых углеводородов лиственницы и кедр, происходит заселение этих деревьев белоточечным долгоносиком. Очевидно, этот факт объясняется значительным снижением интенсивности смолы выделения. Значение смоляного давления для самозащиты дерева от стволовых вредителей подчеркивалось многими исследователями [10—12]. Анализ монотерпеновых углеводородов из луба кедр сибирского (дерева второй группы) указывает на повышенное содержание Δ^3 -карена (29,1%), β -фелландрена (12,4%) и лимонена (8,2%) при одновременном снижении α -пинена до 32,6% (см. рисунок, д). В июле соотношение α -пинена, терпинолена, Δ^3 -карена и β -фелландрена изменяется. Содержание α -пинена достигает 52,0%, терпинолена — 8,7%, тогда как количество Δ^3 -карена уменьшается до 17,8%, а β -фелландрена — до 6,6%. В августе в распределении основных компонентов восстанавливаются закономерности, наблюдавшиеся в июне. У лиственницы содержание α -пинена снижается до 22,9%, количество Δ^3 -карена в течение вегетации возрастает от 55,1 до 58,2%. Содержание β -пинена, лимонена, β -фелландрена, терпинолена в начале вегетации изменяется незначительно, за исключением β -фелландрена, участие которого сокращается почти в два раза по сравнению с контролем. Содержание *n*-цимола составляет 1,6%. В августе содержание камфена, β -пинена и лимонена уменьшается почти в два раза, а β -фелландрена — в четыре раза. Количество γ -терпинена и терпинолена близко к контролю (см. табл. 1, 2).

Таким образом, в ответ на повреждение ствола хвойных происходит перестройка их защитной системы. В составе монотерпеновых углеводородов лиственницы и кедр снижается содержание α -пинена и резко увеличивается количество Δ^3 -карена; у сосны и ели, наоборот, снижается количество Δ^3 -карена и увеличивается содержание α -пинена. Повреждение ствола деревьев первой группы приводит к перераспреде-

лению основных компонентов в составе монотерпеновых углеводородов, но не способствует заселению этих деревьев стволовыми вредителями. Момент заселения обусловлен положительной информацией, полученной насекомыми от деревьев с пониженной концентрацией токсических веществ в районе повреждения, а также значительным снижением интенсивности смолы выделения.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений
СО АН СССР,
Иркутск

Поступила в редакцию
12/11 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Рожков А. С., Степанчук Е. С. 1969. Трансформированные раневые ткани у растений.— Информ. бюлл. кооп. совета по физиол. и биох. раст., Иркутск, вып. 5, с. 98—99.
2. Положенцев П. А., Рубцова Н. Н., Науменко А. Т. 1968. О заселении вторичными вредителями искусственно травмированных деревьев сосны.— «Лесоведение», № 6, с. 50—55.
3. Берчфилд Г., Сторрс Э. 1964. Газовая хроматография в биохимии. М., «Мир», 350 с.
4. Klouwen M. N., Heide R. 1962. Studies on terpenes. 1. A systematic analysis of monoterpene hydrocarbons by gas-liquid chromatography.— J. Chromatogr., 7, 297—310.
5. Juvonen S. 1966. Über die Terpenbiosynthese beeinflussenden factoren in *Pinus silvestris* L.— Acta bot. Fenn., 71, 82.
6. Chararas C. 1958. Role attractif de certains composants des oleoresines al'edard des Scolytidae des resineux.— C. r. Acad. Sci., 19, 247.
7. Исаев А. С., Гирс Г. И. 1970. О механизмах взаимодействия дерева и насекомых-ксилофагов.— В кн.: Вопросы лесоведения, т. 1. Красноярск, с. 348—365.
8. Rudinsky J. A. 1966. Host selection and invasion by the Douglasfir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins, in Coastal Douglasfir Forests.— "The Canadian Entomologist", 98, 1, 98—111.
9. Heikkinen H. J., Hrutford B. F. 1965. *Dendroctonus pseudotsugae* a hypothesis regarding its primary attractant.— "Science", 150, 3702.
10. Вотчал Е. Ф. 1926. Исследования по физиологии смолы выделительного аппарата сосны.— Дневник Всес. съезда бот. в Москве в январе 1926 г. М., Изд. Ассоц. п.-л. ин-тов при физ.-мат. факультете МГУ.
11. Гримальский В. И. 1966. Роль смолы выделения в устойчивости сосны против вредителей.— Зоол. ж., 45, вып. 4, 551—556.
12. Ильинский А. И. 1958. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними.— В сб. работ по лесному хозяйству, ВНИИЛМ, вып. 36. М.—Л., Гослесбумиздат.

G. I. Massel, A. S. Rozhkov, L. N. Volsky, V. A. Pentegova

PROTECTIVE TRANSFORMATION IN MONOTERPENE HYDROCARBON COMPOSITION OF CONIFERS WITH THE TRUNK INJURED

The transformations in the composition of monoterpene hydrocarbon in the bast of injured, occupied by the trunk pests and healthy trees of larch, cedar, pine-tree and fir are examined. The injury of the tree trunk has been established to cause redistribution of the basic components of monoterpene hydrocarbon composition. There is a decrease of the content of α -pinene and a sharp increase of Δ^3 -carene in larch and cedar. Pine- and fir-trees are observed to have increased content of α -pinene and decreased content of Δ^3 -carene. The moment insects occupy the tree results from the positive information they get when the level of toxic terpenes in the injured section of the trunk decreases.

Т. А. БАУТИНА, А. И. ЩАПОВА, В. Е. ГОРИН

ЛИНЕЙНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ХРОМОСОМ
VICIA SATIVA L.

В данной работе при окраске по Гимза получена линейная дифференцировка хромосом *Vicia sativa* L. В метафазе митоза хромосомы вики содержали крупные блоки гетерохроматина, которые позволили идентифицировать каждую хромосому набора. I хромосома содержит один интеркалярный гетерохроматинный блок. II, III и IV — по два интеркалярных блока, по их размеры и расположение на хромосомах различные. У V хромосомы интенсивно окрашиваются короткое плечо и околоцентромерный район. VI спутничная блоков не имеет. В профазе у менее спирализованных хромосом число гетерохроматинных блоков больше. Вероятно, крупные блоки метафазных хромосом состоят из более мелких блоков.

В последние годы при карнологических исследованиях растений стали широко использовать методику дифференциального окрашивания хромосом по Гимза. Впервые возможность дифференциального окрашивания хромосом растений показана в работе Вожа и Марчи [1]. В последующем описывались методики, делались попытки выяснить химическую структуру красящихся участков, у нескольких видов растений изучена линейная дифференцировка хромосом [2—18]. Этот метод позволяет не только идентифицировать отдельные хромосомы, но и определять наличие структурных перестроек.

В данной работе путем модификации методики дифференциальной окраски по Гимза удалось получить линейную дифференцировку хромосом вики посевной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Корешки проросших семян вики посевной *Vicia sativa* L. обрабатывали в течение 5 ч насыщенным раствором альфа-бромнафталина при температуре 4°С, промывали водой, переносили в кармин, подогревали над спиртовкой до кипения и оставляли на 10 мин при комнатной температуре. После кармина корешки тщательно промывали водой и помещали на 1 ч в цитазу (сок пищеварительной железы виноградной улитки), разбавленную дистиллированной водой 1:1. Давленные препараты готовили в 45%-ной уксусной кислоте; их переводили в постоянные с помощью жидкого азота. Воздушно-сухие препараты ставили на 12—15 мин в раствор гидрата окиси бария (35 г $\text{Ba}(\text{OH})_2 \times 8\text{H}_2\text{O}$ на 1 л воды) при температуре 60°С, промывали водой 2—3 с, затем 5 мин — 96° спиртом, высушивали при комнатной температуре, помещали на 1 ч в буфер (17,55 г NaCl , 10,71 г $\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7\text{Na}_3 \times 5,5\text{H}_2\text{O}$ на 1 л воды), при температуре 60°С, pH 7,0. После буфера препараты высушивали и окрашивали в течение 10—15 мин в 2%-ном растворе красителя азур-эозина по Романовскому при pH 6,8—7,2, промывали водой, на воздухе, наносили каплю иммерсионного кедрового масла и накрывали покровным стеклом.

Особое внимание в предобработке следует уделять продолжительности воздействия кармина и цитазы на корешки. При длительной обработке кармином и цитазой хромосомы дифференциально не окрашивались, а становились прозрачными. Кроме того, надо правильно подобрать время экспозиции в гидрате окиси бария. При недостаточной об-

работке гидратом блоки видны нечетко, поскольку окрашивалась вся хромосома, с увеличением времени гидролиза хромосомы становились прозрачными с четкими черными блоками. Но длительный гидролиз приводил к тому, что сначала не прокрашивались небольшие интеркалярные блоки, а затем хромосомы дифференциально вообще не окрашивались.

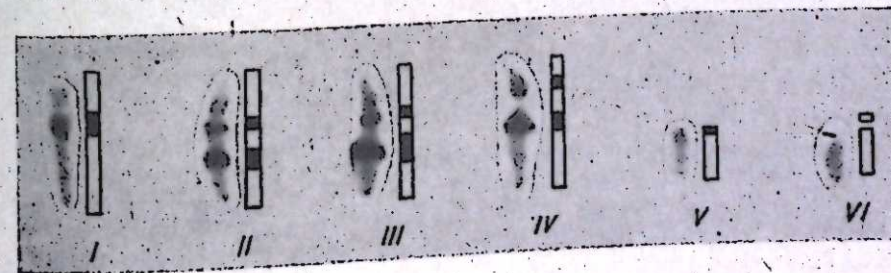
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Карнотипы видов рода *Vicia* L. различаются по числу, размерам и морфологии хромосом. У большей части видов диплоидный набор хромосом равен 12 или 14, но встречаются виды, у которых $2n=10$. По морфологии различают метацентрические, субметацентрические хромосомы, но большинство из них акроцентрические. Внутри каждого карнотипа можно идентифицировать лишь хромосомы, резко различающиеся по морфологии.

У вики посевной диплоидный набор хромосом равен 12. Среди хромосом выделяются 8 крупных и 4 мелких, две из которых спутничные. При обычных методах окраски крупные хромосомы не идентифицируются. И только при окрашивании по Гимза нам удалось идентифицировать каждую хромосому набора (см. рисунок). I хромосома содержит один интеркалярный гетерохроматинный блок. У II, III и IV хромосом — по два интеркалярных блока, но их размеры и расположение на хромосомах различные; у II и III они расположены ближе к середине плеча, но у III хромосомы один из блоков очень крупный. У IV хромосомы гетерохроматинные блоки смещены к теломерному концу. У маленького акроцентрика, хромосома V, интенсивно окрашиваются короткое плечо и околоцентромерный район. VI спутничная хромосома блоков не имеет. При сравнении метафазных пластинок разных препаратов различий по рисунку дифференциальной окраски не обнаружено.

В профазном ядре у менее спирализованных хромосом мы наблюдали большее число гетерохроматинных блоков. Вероятно, крупные блоки *V. sativa*, которые видны в метафазе, представляют собой сложные структуры, образованные более мелкими блоками, видимыми в профазе.

Добелл и др. [6] описали линейную дифференцировку хромосом *Vicia faba* L. У этого вида, как и у *V. sativa*, диплоидный набор хромосом равен 12. По данным Сривастава [19], общая длина хромосом *V. faba* больше, чем *V. sativa*. Этот вид отличается от *V. sativa* по числу гетерохроматинных блоков на дифференциальном рисунке. I равноплечая хромосома содержит 3 блока. Остальные хромосомы *V. faba* акроцентрические, и блоки на них распределены следующим образом: у II и III — по одному, у IV — три, у V — два и у VI — четыре. Всего у *V. faba* 14 гетерохроматинных блоков на гаплоидный набор. У *V. sativa* их 8, но блоки *V. sativa* гораздо крупнее. Общее в линейной диф-



Линейная дифференцировка хромосом *Vicia sativa* L.
I—VI номера хромосом.

ференцировке: хромосом этих видов состоит в том, что и *V. faba*, и *V. sativa* содержат интеркалярные блоки гетерохроматина.

Дальнейшее изучение линейной дифференцировки хромосом различных видов поможет решить спорные вопросы происхождения и систематики этого рода. Кроме того, идентификация каждой хромосомы, в частности у вики посевной, позволит селекционерам выяснить роль отдельных хромосом при анализе моносомиков, линий с замещенными или добавленными хромосомами, выявить наличие структурных перестроек у мутантных форм, изучить кариотипы отдаленных гибридов, амфидиплоидов, анеуплоидов.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Сибирский научно-исследовательский институт кормов
СО ВАСХНИЛ,
Новосибирск

Поступила в редакцию
1/IV 1975

ЛИТЕРАТУРА

1. Vosa C. G., Marchi P. 1972. Quinacrine fluorescence and Giemsa staining in plants.— *Nature new biology*, 237, 75, 191—192.
2. Schweizer D. 1973. Differential staining of plant chromosomes with Giemsa.— *Chromosoma*, 40, 3, 307—320.
3. Takehisa S., Utsumi S. 1973. Visualization of metaphase heterochromatin in *Vicia faba* by denaturation-renaturation Giemsa staining method.— *Experientia*, 29, 1, 120—121.
4. Vosa C. G. 1973. Heterochromatin recognition and analysis of chromosomes variation in *Scilla sibirica*.— *Chromosoma*, 43, 3, 269—278.
5. Greilhuber J. 1973. Differential staining of plant chromosomes after hydrochloric acid treatments (hy Bands).— *Osterr. Bot. Zeits.*, 122, 5, 333—351.
6. Döbel P., Rieger R., Michaelis A. 1973. The Giemsa banding patterns of the standard and four reconstructed karyotypes of *Vicia faba*.— *Chromosoma*, 43, 4, 409—422.
7. Sarma N. P., Natarajan A. T. 1973. Identification of heterochromatic regions in the chromosomes of rye.— *Hereditas*, 74, 2, 233—238.
8. Merker A. 1973. A Giemsa technique for rapid identification of chromosomes in Triticale.— *Hereditas*, 75, 2, 280—282.
9. Gill B. S., Kimber G. 1974. The Giemsa C-banded karyotype of rye (homologous/constitutive heterochromatin/chromosomes).— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 4, 1247—1249.
10. Gill B. S., Kimber G. 1974. Giemsa C-banding and the evolution of wheat.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 71, 10, 4086—4090.
11. Schweizer D. 1974. An improved Giemsa C-banding procedure for plant chromosomes.— *Experientia*, 30, 5, 441—456.
12. Шапова А. И. 1974. Дифференциальная окраска хромосом растений. I. *Secale cereale* L.— *Цитология*, XVI, 3, 370—372.
13. Шапова А. И., Степочкин П. И., Кравцова Л. А. Дифференциальная окраска хромосом *Allium cepa* L.— *Цитология и генетика*, VIII, 5, 433—434.
14. Шапова А. И., Баутина Т. А. 1974. Дифференциальная окраска хромосом ржи и пшенично-ржаного амфидиплоида.— *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 134—136.
15. Шапова А. И., Кравцова Л. А. 1974. Сравнительное изучение кариотипов двух видов лука, различающихся по суммарной длине хромосомного набора.— *Изв. Сиб. отд. АН СССР*, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 74—77.
16. Похмельных Г. А. 1974. К вопросу о природе узелковых гетерохроматиновых районов хромосом кукурузы. Сообщ. 1. Сравнительное изучение структуры хромосом соматических клеток, окрашенных красителем Гимзы, и пахитенных хромосом многоузелковой линии кукурузы.— *Генетика*, 10, 6, 14—24.
17. Зурабишвили Т. Г., Иорданский А. Б., Бадаев Н. С. 1974. Поликардиограммный анализ и исследование дифференциальной окраски хромосом *Triticum aestivum* L. Докл. АН СССР, 218, 1, 207—210.
18. Тихонович И. Т. 1974. Дифференциальная окраска метафазных хромосом ржи.— *Вестник ленинград. ун-та, Биология*, вып. 4, 21, 131—134.
19. Srivastava G. M. 1963. Cytogenetical studies certain species of *Vicia*.— *Cytologia*, 28, 2, 154—169.

T. A. Bautina, A. I. Shchapova, V. E. Gorin

STRAIN DIFFERENTIATION OF CHROMOSOMES *VICIA SATIVA* L.

Strain differentiation of the chromosomes of *Vicia sativa* L. was obtained by Giemsa staining. During the metaphase of mitosis, the chromosomes of *Vicia sativa* contained large chromatin blocks, which made possible the identification of each chromosome of the set. Chromosome I has one intercalary heterochromatin block. Chromosomes II, III and IV have two intercalary blocks each, but the blocks differ by size and location on the chromosome. In chromosome V the short arm and near the centromere region are stained intensely. The satellite chromosome VI has no chromatin blocks. At prophase, the number of heterochromatin blocks is larger in the less coiled chromosome. The large blocks of metaphase chromosomes are probably composed of smaller blocks.

УДК 576.31 : 616—006.04

А. Г. МАЙСТРЕНКО, Н. Б. ХРИСТОЛЮБОВА, Г. М. РОНИЧЕВСКАЯ,
В. И. РЫКОВА, Л. Н. ЧЕРНИЧЕНКО

ДЕЙСТВИЕ ОЧИЩЕННОЙ РНК, ГЛИКОПЕПТИДА И КОМПЛЕКСА НА КЛЕТКИ ПЕРВИЧНОЙ КУЛЬТУРЫ ОПУХОЛИ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У МЫШЕЙ ЛИНИИ C₃H

Исследовалась ультраструктура клеток первичной культуры опухоли молочной железы мышей и проводился морфометрический анализ митохондрий клеток культуры при действии на нее очищенной РНК, гликопептида и комплекса гликопептида с рибонуклеотидами, выделенных из препаратов неочищенной РНК. Показана разница в действии различных компонентов препарата РНК на опухолевые клетки. Гликопептид и комплекс вызывают дегенеративные изменения некоторой части клеток, другие клетки по параметрам митохондрий не отличаются от контрольных опухолевых клеток. Действие очищенной РНК сводится к изменению ультраструктуры и параметров таких важнейших оргanelл, отвечающих за выполнение энергетических функций клетки, как митохондрий, которые после действия РНК по строению и некоторым параметрам приближаются к митохондриям нормальных высокодифференцированных клеток.

В ряде работ показана способность препарата РНК, полученного из нормальных тканей, тормозить прививаемость опухолей и их рост [1—3]. Препараты РНК из печени мышей и крупного рогатого скота тормозили рост спонтанных аденокарцином молочных желез у мышей высококорактовых линий C₃H и А [4—6], а также рост асцитной карциномы Эрлиха [7, 8].

При дополнительной очистке препаратов РНК из печени крупного рогатого скота получена очищенная РНК и выделена примесь. Изучение механизма действия различных препаратов РНК показало, что противоопухолевая активность препаратов в значительной степени определяется содержанием в них примеси, а после очистки от примеси препараты оказывались менее активными [7]. Дальнейшее изучение химической природы этой примеси показало, что канцеростатическим действием обладает соединение гликопептидной природы, выделенное из препаратов печеночной РНК [9]. Гликопептид при определенных дозах весьма токсичен для организма и в зависимости от дозы в условиях

in vitro производит цитостатический или цитопатогенный эффект. Однако при подкожном введении гликопептид оказывает значительное противоопухолевое действие, тормозя развитие асцитной карциномы Эрлиха, без каких-либо побочных токсических явлений. Очищенная же РНК в условиях *in vitro* в отличие от гликопептида не производит ни цитостатического, ни цитопатогенного действия на клетки первичной культуры, однако она значительно тормозит развитие спонтанных опухолей молочных желез мышей линии С₃H [10]. Было высказано предположение о том, что в препаратах печеночной РНК содержатся два действующих начала: собственно РНК, влияющая на опухоль на организменном уровне, и гликопептид, который действует непосредственно на опухолевые клетки как цитостатик.

Ранее мы исследовали ультраструктуру клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы у мышей, получавших препараты печеночной РНК, гликопептида и комплекса гликопептида с рибонуклеотида-опухолевых клеток, изменяющихся под действием препаратов РНК [11, 12]. Настоящее исследование посвящено изучению ультраструктуры клеток первичной культуры опухоли молочной железы и морфометрическому анализу митохондрий клеток при действии на культуру очищенной РНК, гликопептида и комплекса гликопептида с рибонуклеотидами, выделенных из препарата РНК при его очистке. Выбор митохондрий для морфометрического анализа связан с тем, что эти органеллы различаются по морфологии и некоторым параметрам в нормальных и опухолевых клетках [13, 14].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исходным материалом для исследуемых препаратов служила неочищенная РНК, выделенная из печени крупного рогатого скота на производственной установке СКТБ БАН СО АН СССР. Неочищенный препарат РНК состоял из 60% РНК, 2% белка, 1,2% ДНК и 15% гликогена.

Гликопептид, полученный по описанной ранее методике [9], содержал сульфированные кислые мукополисахариды (80—85%), представленные гексуроновыми кислотами и галактозамином, нейтральные гексозахара (2—3%) и пептид (9%), состоящий из 7 аминокислот.

Комплекс гликопептида с рибонуклеотидами, состоящий из 70—75% тетра-, пента- и гексарибонуклеотидов, а также 20—22% гликопептида, выделялся по методике, аналогичной методике получения гликопептида [9], из ферментативного гидролизата препарата печеночной РНК, полученного путем обработки препарата панкреатической рибонуклеазой в трис-НСI-буфере, рН 7, при 37° в течение 18 ч.

Препарат очищенной РНК был получен по модифицированной методике Ральфа и Беллами [15], в которой 2-метоксиэтанол был заменен диметилсульфоксидом. После такой очистки содержание РНК в препарате возрастало до 85%.

Объектом исследования служили спонтанные опухоли молочных желез мышей выскоракковой линии С₃H. Ткань опухоли выделяли в стерильных условиях, освобождали от кровонезлияний и некрозов, промывали раствором Хэнкса и измельчали. Для получения однородной взвеси из опухолевых клеток измельченную ткань суспендировали шприцем в среде 199, пропускали через марлевый фильтр и центрифугировали при 1500 об/мин в течение 5 мин. Супернатант сливали, а осадок разбавляли в 10-кратном объеме питательной среды, включавшей 40% среды 199, 40% гидролизата лактальбумина и 20% телячьей сыворотки. Концентрацию клеток подсчитывали в камере Горяева и доводили до 800 000 клеток в 1 мл. Эта концентрация служила оптимальной посевной дозой.

Клетки опухоли культивировали в чашках Петри с плоским дном, предварительно наполненным углеродом, в питательной среде 2 суток до образования монослоя. Гликопептид и комплекс вводили в среду в дозах 0,0014, 0,0028, 0,0059, 0,0119, 0,0237, 0,0475, 0,19, 0,38, 0,75 мг/мл. Очищенную РНК вводили в среду в дозах 3, 6, 12 мг/мл. Клетки фиксировали и заключали в аралдит прямо в чашках путем смены растворов. Через 24 ч после введения препаратов клетки культуры фиксировали 1%-ным раствором ОСО₄ на фосфатном буфере в течение 20 мин. Обезвоживание клеток проводили в каждой чашке заливали конечную полимеризационную смесь, которая покрывала дно чашки слоем толщиной 2,5—3 мм. Чашки в строго горизонтальном положении помещали в термостат для полимеризации аралдита на 2 ч при 48°С, а затем на сутки при 60°С. Для отделения препаратов от стекла делали несколько надрезов стеклорезом на

поверхности чашки Петри, а затем помещали ее на сухой лед или в жидкий азот. Полученные таким образом препараты в виде дисков из аралдита с залитыми в него клетками просматривали в микроскопе МБИ-6, метчиком отмечали клетки, высверливали их и приклеивали к блоку из органического стекла по методу Христолюбовой и Керкис [16]. Затем опухолевые клетки резали на ультрамикротоме и просматривали в электронном микроскопе JEM-7.

Морфометрический анализ митохондрий проводили по методу Вэйбела [17, 18]. Определяли относительный объем митохондрий (V_{vm}) и площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий (S_{vm}). Как правило, для исследования брали клетки с диплоидным (60—70% клеток) и гипо-, гипердиплоидным (20—30% клеток) набором хромосом [19]. Для анализа обычно использовали клетки примерно одинакового диаметра. Обсчитывали по 50 клеток в контрольных и опытных группах. Во всех случаях применяли стандартную методику статистической обработки материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Электронномикроскопически обнаружено, что у мышей ядра клеток культуры опухоли молочной железы довольно крупные, хроматин в ядре распределен равномерно. Ядрышки средней величины в количестве от 1 до 3 расположены ближе к периферии ядра. Митохондрии довольно полиморфны: круглые, овальные, эллипсоидные, встречаются и очень длинные нитчатой формы с длинными узкими кристами (рис. 1). Довольно редко в клетках культуры встречаются раздутые митохондрии с просветленным матриксом. Полирибосомы рассеяны свободно в цитоплазме. Липидные гранулы различной величины, часто очень крупные, в большом количестве присутствуют в клетках культуры. Аппарат Гольджи развит хорошо.

Темпы пролиферации клеток первичной культуры опухоли молочной железы мышей меняются в зависимости от вводимых доз гликопептида. В дозах 0,0014—0,0059 мг/мл гликопептид оказывает стимулирующую



Рис. 1. Клетка первичной культуры опухоли молочной железы мыши. 22 000X.

Здесь и на рис. 2—4: Я — ядро; М — митохондрия; АГ — аппарат Гольджи; Л — липидная гранула, АВ — автофагическая вакуоль.

Параметр	Контроль	1) Гликопептид, 2) комплекс (стимуляция)		1) Гликопептид, 2) комплекс (цитостатическое действие)		РНК, мг/мл	
		3	6	12	3	6	12
$V_{vm}, \%$	$6,1 \pm 0,31$	1) $5,9 \pm 0,53$ 2) $5,8 \pm 0,45$	1) $5,9 \pm 0,33$ 2) $5,7 \pm 0,35$	$13,5 \pm 0,55$	$15,2 \pm 0,56$	$15,5 \pm 0,68$	
$S_{vm}, \text{мкм}^2/\text{мкм}^3$	$2,31 \pm 0,16$	1) $2,32 \pm 0,16$ 2) $2,28 \pm 0,21$	1) $2,30 \pm 0,14$ 2) $2,31 \pm 0,14$	$5,45 \pm 0,24$	$6,30 \pm 0,25$	$6,98 \pm 0,23$	

щее действие на темп клеточного деления культуры опухоли, в дозах 0,0119—0,0475 мг/мл — цитостатическое, в дозах 0,19—0,75 мг/мл — цитопатогенное [9, 10]. Также действует на клетки культуры и комплекс гликопептида с рибонуклеотидами.

Ультраструктура клеток культуры опухоли молочной железы после действия на клетки гликопептида и комплекса в стимулирующих дозах ничем не отличается от тонкого строения контрольных опухолевых клеток. Относительный объем митохондрий и площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий клеток культуры также остаются на уровне контроля (см. таблицу).

При введении в культуральную среду гликопептида и комплекса в дозах, оказывающих цитостатическое действие, в значительной степени подавляется пролиферация клеток культуры. Нередко дегенерирующие клетки имеют в цитоплазме большое количество лизосомальных структур. Автофагические вакуоли в таких клетках бывают различных размеров, иногда очень большие, с остатками митохондрий и других цитоплазматических органелл внутри вакуолей (рис. 2). В некоторых клетках нарушается и структура ядер: они становятся пустыми, хроматин собирается у ядерной оболочки, частично лизированной. Однако встречаются клетки и без признаков дегенерации. Морфометрический анализ показал, что относительный объем митохондрий и площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий таких клеток соответствуют этим параметрам митохондрий контрольных клеток культуры (см. таблицу).

При действии на клетки культуры гликопептида в дозах, вызывающих цитопатогенный эффект, дегенерирует подавляющее большинство клеток. В некоторых из них ядра почти полностью пустые, в разрушенной цитоплазме митохондрии раздутые, с просветленным матриксом и с остатками крист у оболочки (рис. 3). Аналогичные изменения в клетках культуры вызывает и комплекс в этих дозах, но при этом дегенерирует меньшее число клеток.

Применение цитостатических препаратов в экспериментальных лабораториях, в клинике и механизм их действия изучены достаточно хорошо [20]. Исследуя ультраструктуру клеток лимфомы Бёркитта после действия на клетки цитостатика некарциностатина, Шамото и др. [21] наблюдали появление многоядерных клеток неправильной формы, присутствие в цитоплазме изменяющихся клеток миелоноподобных фигур и дегенерацию почти всех клеток при увеличении дозы препарата.

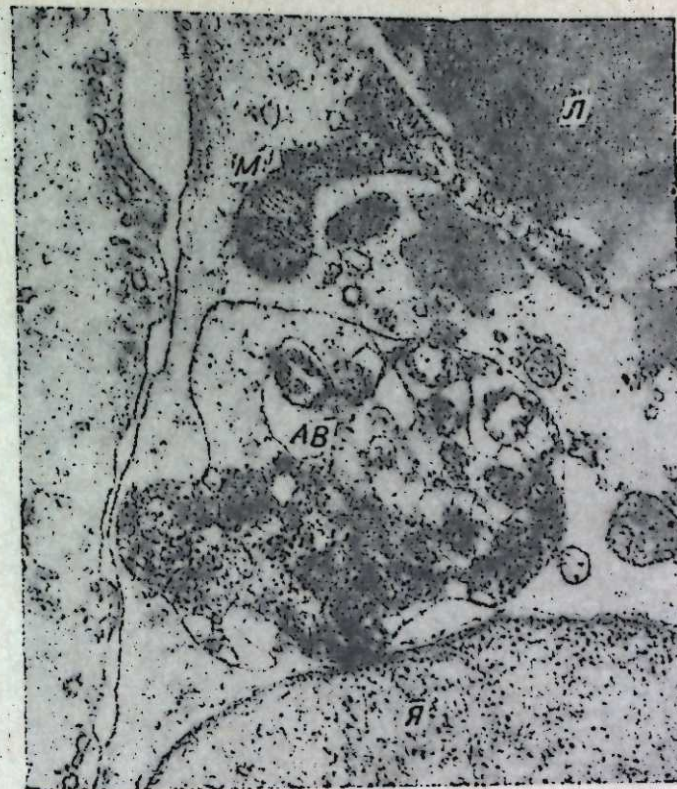


Рис. 2. Клетка первичной культуры опухоли молочной железы мыши после введения в культуральную среду гликопептида в дозах, оказывающих цитостатическое действие. 22 000X.

Сходные с нашими результаты были получены также Лаписом и Бенедиким [22] при изучении эффекта действия цитостатических препаратов на опухолевые клетки. Эти авторы наблюдали уменьшение плотности ядер опухолевых клеток, собирание хроматина вдоль ядерной мембраны, появление в цитоплазме автофагических вакуолей, содержащих различные разрушающиеся органеллы, появление раздутых митохондрий с уменьшением электронной плотности в их матриксе, увеличение количества липидных капель и лизосомальных структур.

При введении в культуру ткани опухоли очищенной РНК в дозах 3, 6 и 12 мг/мл цитопатогенное действие ее на клетки культуры не обнаруживается. После введения в культуральную среду очищенной РНК в клетках культуры увеличивается количество митохондрий и крист в них (рис. 4). Морфометрический анализ митохондрий подтвердил это. Относительный объем митохондрий клеток культуры опухоли молочной железы при введении в культуральную среду 3, 6 и 12 мг/мл РНК равен соответственно 13,5, 15,2 и 15,5%. Площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий при введении указанных выше доз РНК равна соответственно 5,45, 6,30 и 6,98 $\text{мкм}^2/\text{мкм}^3$. V_{vm} и S_{vm} митохондрий клеток культуры после введения очищенной РНК значительно выше, чем у контрольных опухолевых клеток (см. таблицу).

Числовые значения S_{vm} контрольных опухолевых клеток в нашем опыте колебались от 1,1 до 3,8 $\text{мкм}^2/\text{мкм}^3$, а после введения в культуральную среду 12 мг/мл РНК — от 4,0 до 10,2 $\text{мкм}^2/\text{мкм}^3$. Это говорит о том, что РНК действует на все опухолевые клетки, после ее введения нет селекции более дифференцированных клонов клеток.



Рис. 3. Клетка первичной культуры опухоли молочной железы мыши после введения в культуральную среду гликопептида в дозах, оказывающих цитопатогенное действие. 22 000X.

Эспозито [2], изучая у больных острым лейкозом изменение ультраструктуры клеток костного мозга, культивируемых *in vitro*, под действием РНК, выделенной из нормальной гемопоэтической ткани (селезенка эмбрионов телят), также наблюдал упорядочение крист в митохондриях опухолевых клеток. Нами также отмечалось увеличение количества митохондрий и упорядочение крист в клетках спонтанных аденокарцином молочных желез мышей при введении им препаратов РНК [11]. Относительный объем митохондрий клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей при 30-суточном введении препарата РНК увеличивался в 2,5 раза, а поверхностная плотность внутренних мембран и крист митохондрий — в 2,4 раза, эти показатели приближались по своему значению к V_v S_v нормальных клеток лактирующей молочной железы мышей [12]. Сходные результаты были получены нами при количественном изучении митохондрий клеток асцитной карциномы Эрлиха после введения опухолевым мышам очищенной РНК. Под действием РНК в асцитных клетках увеличивалось количество митохондрий и количество крист в них. V_v после введения РНК увеличивался в 2 раза, S_v — в 2,4 раза (неопубликованные данные).

В настоящем исследовании установлено, что в клетках первичной культуры опухоли молочной железы мышей под действием очищенной РНК также наблюдается увеличение и количества митохондрий, и количества крист в них. Относительный объем митохондрий клеток культуры при введении 3, 6 и 12 мг/мл очищенной РНК увеличивается соответственно в 2,2; 2,5; 2,5 раза, а площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий — в 2,4; 2,7; 3 раза.



Рис. 4. Клетка первичной культуры опухоли молочной железы мыши после введения в культуральную среду 12 мг/мл очищенной РНК. 22 000X.

Наше исследование и анализ литературных данных показали, что гликопептид и комплекс гликопептида с рибонуклеотидами, выделенные из препаратов неочищенной РНК, действуют на опухолевые клетки подобно другим цитостатикам, вызывая в них образование автофагических вакуолей, увеличение количества лизосомальных структур, нарушение строения митохондрий, ядер и в конечном счете дегенерацию и гибель клеток. Действие очищенной РНК сводится к изменению ультраструктуры и параметров таких важнейших органелл, отвечающих за выполнение энергетических функций клетки, как митохондрии, которые после действия РНК приближаются по строению и некоторым параметрам к митохондриям нормальных высокодифференцированных клеток.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Аксёнова Н. Н., Бреслер В. М., Воробьев В. И., Оленов Ю. М. 1962. О действии РНК, выделенных из печени, на прививаемость и рост перевивной опухоли. — Цитология, 4, № 5, 490—498.
2. Esposito S. 1964. Ultrastrukturänderung leukämischer retikulärer Zellen nach Zusatz von RNS ans normaler Milz zum Kulturmedium. — *Experientia*, 20, № 2, 69—70.
3. Перевощикова К. А., Белоусов А. П., Бульдеева Т. В. 1965. Действие РНК печени на рост опухолей экспериментальных животных. — Бюлл. exper. биол. и мед., 60, № 8, 102—105.
4. Беляев Д. К., Мартынова Р. П., Матненко Н. А., Роничевская Г. М., Салганик Р. И. 1966. Влияние парентерального введения рибонуклеопротеидов низкораковой и высококораквой линий на спонтанные опухоли мозговой ткани мышей низкораковой и высококораквой линий А и С₂Н. — Докл. АН СССР, 169, № 3, 728—730.

5. Матненко Н. А., Роничевская Г. М., Мартынова Р. П., Беляев Д. К., Салганик Р. И. 1970. Влияние различных препаратов гетерологичной РНК на рост спонтанных опухолей молочных желез у мышей линий А и С₃H.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 102—108.
6. Роничевская Г. М., Матненко Н. А., Мартынова Р. П. 1971. Патоморфологическая и цитологическая характеристика спонтанных опухолей молочных желез у мышей при длительном введении гомологичной РНК.— Вопр. онкол., 17, № 6, 62—66.
7. Роничевская Г. М., Рыкова В. И., Мартынова Р. П., Черниченко Л. Н. 1972. Влияние препаратов печеночной РНК и выделенных при их очистке примесей на развитие асцитной опухоли Эрлиха.— Вопр. онкол., 18, № 12, 59—62.
8. Вережкина К. Н., Салганик Р. И., Томсон В. П. 1973. Влияние препаратов РНК и их гидролизатов на рост асцитной карциномы Эрлиха.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 97—100.
9. Рыкова В. И., Роничевская Г. М., Никифоровская Л. Ф., Черниченко Л. Н. 1973. Канцеростатический фактор гликопептидной природы, выделенный из препаратов печеночной РНК.— Докл. АН СССР, 209, № 2, 486—489.
10. Роничевская Г. М., Черниченко Л. Н., Рыкова В. И., Мартынова Р. П. 1973. Влияние препаратов РНК разной степени очистки и выделенной из них примесей на спонтанную аденокарциному молочной железы мышей линии С₃H.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 10, сер. биол. наук, вып. 2, 138—142.
11. Майстренко А. Г., Христюлова Н. Б. 1969. Электронномикроскопическое изучение изменений в клетках спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей под влиянием РНК.— Цитология, 11, № 9, 1086—1090.
12. Майстренко А. Г., Христюлова Н. Б. 1971. Морфометрический анализ изменений ультраструктуры клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей линии С₃H под влиянием препарата РНК.— 8 ВКЭМ, 3, 213.
13. C. Rouiller. 1960. Physiological and pathological changes in mitochondrial morphology.— Intern. Rev. Cytol., 9, 227—292.
14. Hollmann K. H. 1968. A morphometric study of sub-cellular organisation in mouse mammary cancers and normal lactating tissue.— Z. Zell-forsch., 87, N 2, 266—277.
15. Ralph R. K., Bellami A. R. 1964. Isolation and purification of degraded ribonucleic acids.— Bioch. Bioph. Acta, 87, № 1, 9—16.
16. Христюлова Н. Б., Керкис А. Ю., 1968. Применение метода «световой» автордиографии для электронномикроскопических исследований.— Цитология, 10, № 11, 1496—1499.
17. Weibel E. R., Kistler G. S., Scherle W. F. 1966. Practical stereological methods for morphometric cytology.— J. Cell. Biol., 30, № 1, 23—38.
18. Weibel E. R. 1969. Stereological principle for morphometry in electron microscopic cytology.— Intern. Rev. Cytol., 26, 235—302.
19. Черниченко Л. Н., Роничевская Г. М. 1972. Цитогенетические изменения в кариотипе спонтанных опухолей молочных желез мышей линии А и С₃H in vivo и in vitro. Цитология, 14, № 2, 249—255.
20. Wie H., 1973. Bruk av cytostatika i terapi og forskning. Tidsskr. Norske laegeforen, 93, № 7, 443—449.
21. Shamoto M., Kawai Y., Katoh A. 1973. Electron microscopic observations of neocarcinostation treated burkitt lymphoma cells.— Experientia, 29, № 2, 197—198.
22. Lapis K., Benedeczyk I. 1968. Ultrastructural alterations caused by cytostatic Sugar—Alcohol derivatives. Cancer Res., 28, № 7, 1256—1274.

A. G. Maystrenko, N. B. Khristolyubova, G. M. Ronichevskaya,
V. I. Rykova, L. N. Chernichenko

EFFECTS OF PURIFIED RNA, GLICOPEPTIDE
AND A COMPLEX (GLICOPEPTIDE WITH RIBONUCLEOTIDES)
ON CELLS OF PRIMARY CULTURE
OF MAMMARY TUMOUR IN C₃H MICE

Cellular ultrastructure was studied in the primary culture of mouse mammary tumour. A morphometric analysis of cell culture mitochondria under the effect of purified RNA, glicopeptide and a complex (consisting of glicopeptide and ribonucleotides) was carried out. All these compounds were extracted from preparation of unpurified RNA. It was shown that various components of RNA preparation exert a different effect on tumour

cells. The glycopeptide and the complex induce degenerative changes a part of the cells, while other cell after treatment do not differ from control tumour cells as judged by the measured parameters of mitochondria. The effect of purified RNA results in the change of the ultrastructure and parameters of mitochondria which are one the most important organelles responsible for energy processes in the cells. RNA-treated cells become similar to normal highly differentiated cells in structure and some of the measured parameters.

УДК 576.31 : 616—006.04

А. Г. МАЙСТРЕНКО

СУБМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ
И МОРФОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КЛЕТОК
АСЦИТНОЙ КАРЦИНОМЫ ЭРЛИХА
ПРИ ВВЕДЕНИИ МЫШАМ РНК
И ЕЕ ФЕРМЕНТАТИВНОГО ГИДРОЛИЗАТА

Исследовалась ультраструктура клеток асцитной карциномы Эрлиха и проводился морфометрический анализ митохондрий клеток асцита при введении опухолевым мышам очищенной РНК и ферментативного гидролизата этой РНК.

Не обнаружена разница в действии РНК и ее ферментативного гидролизата на клетки асцитной карциномы Эрлиха. И в том, и в другом случае наблюдается увеличение числа, объема митохондрий и поверхностной плотности их внутренних мембран и крист, увеличение числа рибосом, прикрепленных к мембранам эндоплазматического ретикулаума.

Показано, что после введения препаратов РНК опухолевым мышам структура и некоторые параметры митохондрий клеток асцитной карциномы Эрлиха приближаются к строению и параметрам нормальных эпителиальных клеток.

Интерес к исследованию действия нормальной РНК на опухолевые клетки был проявлен после работ Ниу [1—3], в которых автор показал, что при прививке асцитных клеток Нельсона мышам вместе с введением РНК опухоли образовались лишь у 10% животных. В настоящий момент имеется большое количество данных о том, что препараты РНК могут задерживать рост опухолей и удлинять продолжительность жизни опухолевых животных [4—10].

Нами было показано [11], что при введении препарата РНК мышам со спонтанной аденокарциномой молочных желез в ультраструктуре раковых клеток происходят такие изменения белок-синтезирующего аппарата клетки и митохондрий, которые свидетельствуют о том, что под действием препарата РНК дедифференцированные опухолевые клетки приобретают черты, придающие им сходство с нормальными клетками. Морфометрический анализ клеток лактирующей молочной железы мышей, спонтанной аденокарциномы молочной железы в контроле и после действия препаратов РНК показал, что по ряду параметров — от носительному объему митохондрий, площади поверхности внутренних мембран и крист митохондрий, площади поверхности мембран шероховатого эндоплазматического ретикулаума — клетки спонтанной аденокарциномы мышей под влиянием препарата РНК приобретают сходство с нормальными клетками лактирующей молочной железы [12].

Представлялось интересным изучить на другой модели действие препарата РНК и ее ферментативного гидролизата, так как в некоторых случаях ферментативный гидролизат РНК действовал так же эффектив-

но, как и полимерная РНК. С этой целью исследовалась ультраструктура клеток асцитной карциномы Эрлиха, а также проводилось количественное изучение митохондрий клеток асцита после введения опухолевым мышам препаратов очищенной РНК и ферментативного гидролизата РНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Мышам СС57В₄ весом 16—21 г перевивали асцитную карциному Эрлиха и, начиная со второго дня после перевивки, ежедневно в течение 6 суток внутрибрюшинно вводили РНК, очищенную диметилсульфоксидом, по 10 мг на животное и ферментативный гидролизат этой РНК — по 5 мг на животное. Гидролиз РНК проводили панкреатической РНКазой.

Клетки асцитной карциномы Эрлиха фиксировали 1% OsO₄ на фосфатном буфере, рН 7,4, в течение 40 мин, обезживали в серии ацетонов и заключали в аралдит. После каждой смены растворов при фиксации, обезживании и заливке клетки центрифугировали при 2000 об/мин в течение 2 мин.

Для морфометрического анализа митохондрий клеток асцита брали по 3 мыши в контрольных и опытных группах. От каждого животного контрольной и опытных групп изготовляли по 15 блоков с асцитными клетками. Из этих блоков наугад брали по 5, и каждый блок неориентированно резали на ультрамикротоме. Отбор клеток в электронном микроскопе проводили при увеличениях меньше 2000. Отбирали только те из них, в которых были видны ядра, так как это указывало на то, что срез прошел примерно через центр клетки. Негативы, используемые для морфометрии, были получены при увеличении 15 000 и обладали хорошим разрешением, чтобы исследуемые тонкие структуры могли легко распознаваться.

Для определения относительного объема митохондрий (V_{vm}) использовали двухрешетчатую тестовую систему [13]. Относительный объем митохондрий определяли, подсчитывая число тестовых точек P_m , падающих на митохондрии, и число тестовых точек P_c , падающих на цитоплазму, по формуле

$$V_{vm} = \frac{P_m}{25P_c}$$

Для определения площади поверхности внутренних мембран и крист митохондрий (S_{vm}) и для определения численной плотности митохондрий (N_{vm}) использовали многоцелевую тестовую систему [14]:

$$S_{vm} = \frac{2J_{m_0} + 4J_{m_{cr}}}{L_t}$$

где J_{m_0} — число пересечений тестовых линий сетки с внутренними мембранами митохондрий; $J_{m_{cr}}$ — число пересечений тестовых линий сетки с кристами митохондрий; L_t — общая длина тестовых линий сетки.

$$N_{vm} = \frac{k}{\beta} \cdot \frac{N_{Am}^{3/2}}{V_{vm}^{1/2}}$$

где β и k — коэффициенты, относящиеся к форме структур и распределению размеров их диаметров [14]; N_{Am} — число митохондрий на единицу площади.

Обсчитывали по 50 клеток в контрольных и опытных группах. Во всех случаях применяли стандартную методику статистической обработки материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ядра клеток асцитной карциномы Эрлиха большой величины, часто имеют неправильную форму. Внутриядерные включения, электроннооптически менее плотные, окруженные двойной мембраной, представляют собой впячивание ядерной оболочки, заполненные цитоплазмой и ее органеллами. Для цитоплазмы опухолевых клеток характерно слабое развитие эндоплазматического ретикула. Значительные участки цитоплазмы почти полностью свободны от элементов эндоплазматического ретикула, а там, где эти элементы встречаются, ретикулум представлен в виде коротких канальцев, цистерн и пузырьков. Подавляющее



Рис. 1. Клетка асцитной карциномы Эрлиха мыши. 30 000X.

Здесь и на рис. 2: Я — ядро, М — митохондрия, ПР — полирибосомы, АГ — аппарат Гольджи, ЭР — эндоплазматический ретикулум.

большинство полирибосом расположено в цитоплазме свободно в виде цепочек, розеток или поодиночке. Митохондрии, большей частью сферической формы, в небольшом числе, часто с просветленным матриксом, с укороченными и неправильными кристами, расположены около ядра. Аппарат Гольджи встречается в асцитных клетках в виде плоских паечек цистерн и микропузырьков (рис. 1).

После введения мышам с опухолью РНК или ферментативного гидролизата РНК заметны некоторые черты усложнения строения опухолевых клеток, одинаково характерные для РНК и ее ферментативного гидролизата. Число митохондрий значительно увеличивается. Почти не встречаются митохондрии раздутые, с просветленным матриксом и нарушением в строении крист (рис. 2). Эндоплазматический ретикулум становится более развитым, увеличивается длина его канальцев, а также число рибосом, прикрепленных к мембранам ретикула. Аппарат Гольджи особых изменений не претерпевает.

Аналогичные нашим данным результаты были получены Эопозито [15] при изучении изменений ультраструктуры клеток костного мозга людей, больных острым лейкозом, под действием РНК, выделенной из нормальной гемопоэтической ткани (селезенка эмбрионов телят). Автор наблюдал упорядочение крист в митохондриях и развитие мембран гранулярного эндоплазматического ретикула.

Изменения в ультраструктуре клеток асцитной карциномы Эрлиха после введения препаратов РНК касались в основном митохондрий, поэтому был проведен морфометрический анализ ряда параметров этих органелл. Оценивались относительный объем митохондрий (V_{vm}), численная плотность митохондрий (N_{vm}) и площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий (S_{vm}). Последний параметр представляется нам особо интересным с той точки зрения, что во внутренних мембранах и кристах митохондрий содержится большинство ферментов,



Рис. 2. Клетка асцитной карциномы Эрлиха мыши через 6 суток после введения очищенной РНК. 30 000X.

участвующих в реакциях дыхательной цепи, и, следовательно, этот параметр достаточно четко отражает функциональную активность митохондрий. Ниже приведены результаты измерений и обсчета.

Параметры	Контроль	Очищенная РНК	Ферментативный гидролизат РНК
V_{V_m} , %	$8,5 \pm 0,45$	$16,2 \pm 0,70$	$15 \pm 1,0$
S_{V_m} мкм ² /мкм ³	$2,3 \pm 0,21$	$5,5 \pm 0,22$	$6,54 \pm 0,40$
N_{V_m} на 1 мкм ³	$1,02 \pm 0,09$	$1,83 \pm 0,13$	$2,05 \pm 0,14$

Относительный объем митохондрий клеток асцитной карциномы при введении опухолевым мышам РНК и ее ферментативного гидролизата увеличивается соответственно в 1,9 и 1,8 раза. В том же примерно отношении увеличивается после введения препарата и численная плотность митохондрий. Это говорит о том, что относительный объем митохондрий увеличивается не за счет увеличения объема отдельных митохондрий, а за счет увеличения их числа. Площадь же поверхности внутренних мембран и крист митохондрий при введении опухолевым мышам РНК и ее ферментативного гидролизата увеличивается в 2,4 и 2,8 раза, в то время как численная плотность митохондрий — в 1,8 и 2 раза. Это свидетельствует о том, что увеличение площади поверхности внутренних мембран и крист митохондрий при введении опухолевым мышам препаратов происходит не только за счет увеличения числа митохондрий, но и за счет увеличения количества крист в отдельных митохондриях.

Сходные результаты были получены нами ранее при изучении действия препарата РНК на клетки спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей [12]. V_{V_m} митохондрий клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей при 30-суточном введении опухолевым мышам препарата РНК увеличивался в 2,5 раза, а S_{V_m} — в 2,4 раза, эти показатели приближались по своему значению к V_{V_m} и S_{V_m} нормальных клеток лактирующей молочной железы мышей. Аналогичные результа-

ты были получены нами и при количественном изучении митохондрий клеток первичной культуры опухоли молочной железы мышей под действием очищенной РНК (неопубликованные данные). Относительный объем митохондрий клеток культуры при введении в культуральную среду 3 мг/мл очищенной РНК увеличивался в 2,2 раза, а площадь поверхности внутренних мембран и крист митохондрий — в 2,4 раза.

Настоящее исследование показало, что ультраструктура клеток асцитной карциномы Эрлиха после введения опухолевым мышам РНК и ферментативного гидролизата РНК изменяется в сторону усложнения строения: увеличиваются число митохондрий, поверхностная плотность их внутренних мембран и крист, становится более развитым эндоплазматический ретикулум, увеличивается число рибосом, прикрепленных к мембранам ретикулума. Изучение клеток асцитной карциномы показало также, что после введения препаратов РНК опухолевым мышам ультраструктура и некоторые параметры важнейших органелл, отвечающих за выполнение энергетических функций клетки, — митохондрий опухолевых клеток — приближаются к строению и параметрам нормальных эпителиальных клеток.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
12/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Niu M. C. 1960, Effect of ribonucleic acid on mouse ascites cells.— Science, 131, N 3409, 1321.
2. Niu M. C., Cordova C. C., Niu L. C. 1961. Ribonucleic acid induced changes in mammalian cells.— Proc. Nat. Acad. Sci., 47, N 10, 1689—1700.
3. Ниу М. 1962. Функциональные потенции рибонуклеиновой кислоты.— Тез. докл. 8 Междунар. противоракового конгресса. М., с. 100.
4. Аксенова Н. Н., Бреслер В. М., Воробьев В. И., Оленов Ю. М. 1962. О действии РНК, выделенных из печени, на прививаемость и рост перививной опухоли.— Цитология, 4, № 5, 490—498.
5. Аксенова Н. Н., Вахтин Ю. Б., Воробьев В. И., Григорьева Н. Ф., Слепцова Л. А., Фель В. Я., Цикаришвили Т. Н., Оленов Ю. М. 1964. Действие РНК из нормальных тканей на рост перививных опухолей.— Цитология, 6, № 4, 499—501.
6. Перевощикова К. А., Белоусов А. П., Бульдеева Т. В. 1965. Действие РНК печени на рост опухолей экспериментальных животных.— Бюлл. эксп. биол. и мед., 60, № 8, 102—105.
7. Беляев Д. К., Мартынова Р. П., Матненко Н. А., Роничевская Г. М., Салганик Р. И. 1966. Влияние парентерального введения рибонуклеопротеидов из тканей мышей низкораковой и высокораковой линий на спонтанные опухоли молочной железы мышей высокораковых линий А и С₃H.— Докл. АН СССР, 169, № 3, 728—730.
8. Rigby P. G. 1969. Prolongation of survival of Tumour-bearing Animals by transfer of "Immune" RNA with DEAE Dextran.— Nature, 221, И 5184, 968—969.
9. Матненко Н. А. 1973. Кинетические закономерности роста спонтанных опухолей молочных желез у мышей высокораковой линии С₃H/He.— Докл. АН СССР, 208, № 4, 963—965.
10. Вережкина К. Н., Салганик Р. И., Томсон В. П. 1973. Влияние препаратов РНК и их гидролизатов на рост асцитной карциномы Эрлиха.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол., наук, вып. 1, 97—100.
11. Майстренко А. Г., Христюкова Н. Б. 1969. Электронномикроскопическое изучение изменений в клетках спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей под влиянием РНК.— Цитология, 11, № 9, 1086—1090.
12. Майстренко А. Г., Христюкова Н. Б. 1971. Морфометрический анализ изменений ультраструктуры клеток спонтанной аденокарциномы молочной железы мышей линии С₃H под влиянием препарата РНК.— 8 ВКЭМ, 3, 213.
13. Weibel E. R., Kistler G. S., Scherle W. F. 1966. Practical stereological methods for morphometric cytology.— J. Cell. Biol., 30, N 1, 23—38.
14. Weibel E. R. 1969. Stereological principle for morphometry in electron microscopic cytology. Intern. Rev. Cyt., 26, 235—302.
15. Esposito S. 1964. Ultrastrukturänderung leukämischer reticulärer Zellen nach Zusatz von RNS ans normaler Milz zum Kulturmedium.— Experientia, 20, N 2, 69—70.

**SUBMICROSCOPIC AND MORPHOMETRIC STUDY
OF EHRlich'S ASCITE CARCINOMA CELLS IN MICE
AS THE EFFECT OF ADMINISTRATION OF PURIFIED RNA
AND ITS ENZYMIC HYDROLYSATE.**

The ultrastructure of Ehrlich's ascite carcinoma cells was investigated. The mitochondria of ascite cells were analysed morphometrically after the treatment of carcinoma bearing mice with purified RNA and enzymic hydrolysate of this RNA.

There were differences between the effects exerted by purified RNA and its enzymic hydrolysate on Ehrlich's carcinoma cells. After both treatments the number, volume and surface area of the internal membranes and cristae increased as well as the number of ribosomes attached to the membrane of the endoplasmic reticulum.

This investigation has shown that the mitochondria of the cells of Ehrlich's ascite carcinoma are similar to normal epithelial cells in structure and some mitochondrial parameters after treatment with RNA preparation.

УДК 591.15.577.1 : 612.12.015+612.014.461+612.015.31

Л. Н. НИКИФОРОВСКАЯ, Л. Д. МАРТЫНЕЦ, А. Л. КОНОНОВА

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ГОЛОДАНИЯ
НА МУКОПОЛИСАХАРИДНЫЙ СОСТАВ ПОЧЕК
БЕЛОЙ КРЫСЫ И БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ**

Исследовано влияние водного голодания на кислые мукополисахариды почек белой крысы и большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht). Обнаруженные изменения касаются в основном зоны сосочка почки. У обоих видов водное голодание приводило к уменьшению в сосочке общего содержания кислых мукополисахаридов и концентрации гиалуроновой кислоты. При этом содержание сульфатированных мукополисахаридов уменьшалось в сосочке дегидратированных песчанок, но увеличивалось в сосочке дегидратированных белых крыс.

Особенности распределения кислых мукополисахаридов в почке больших песчанок и их изменение под влиянием дегидратации, по-видимому, имеют адаптивный характер.

Основным барьером для движения воды между структурами мозгового вещества почки служат базальные мембраны и межклеточная ткань, богатая мукоидными веществами. Как полагает А. Г. Гинецинский [1], биохимическим субстратом действия антидиуретического гормона, регулирующего процесс концентрирования мочи, является система гиалуронидаза — гиалуроновая кислота. Ряд авторов поддерживает представление об участии кислых мукополисахаридов (гликозаминогликанов) в процессах транспорта воды и ионов в почечной ткани [2—5], однако этот вопрос до последнего времени остается дискуссионным [6, 7].

Целью настоящей работы было сравнительное изучение кислых мукополисахаридов (МПС) по зонам почки у грызунов с разной степенью природной адаптации к недостатку влаги — у белой крысы и большой песчанки, при содержании животных в условиях нормального водного режима и при водном дефиците.

Объектом изучения были почки белых лабораторных крыс линии Вистар и больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht), отловленных в 1971 г. в районе Гурьева Астраханской обл. На сухом корме (влажность 5—7%) без доступа к воде белых крыс (весом 180—230 г) содержали 6 дней, больших песчанок (весом 150—240 г) — 24 дня. Такие сроки водного голодания достаточны, чтобы у обоих видов грызунов развились выраженные явления дегидратации. Одну группу белых крыс содержали на «прерывистом сухоядении» в течение 25 дней (через каждые 3 дня сухоядения животные получали воду и обычный корм в течение суток).

Забор материала, выделение, фракционирование и анализ кислых МПС проводили, как описано нами ранее [8], с применением протеолитического фермента папаина [9], ионообменной смолы ДЕАЕ — Сефадекса [10], карбазольной реакции Динше [11]. Количество МПС рассчитывали по уроновым кислотам.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на почти одинаковые потери веса при дегидратации (в среднем 28—30% у всех подопытных животных), белые крысы и песчанки по-разному переносили недостаток воды в корме. Песчанки сохраняли нормальную подвижность до конца эксперимента и по виду ничем не отличались от контрольной группы животных. Белые крысы опытной группы характеризовались малой активностью, агрессивностью, геморрагиями на слизистой глаз и носа, некоторые из них погибали на 5—6-й день.

Биохимический анализ кислых МПС по зонам почки белой крысы в условиях водного голодания показал, что при дегидратации наблюдаются достоверные изменения количества кислых МПС только в зоне сосочка ($p < 0,01$). Концентрация суммарных МПС в зоне сосочка падала примерно в 2—3 раза по сравнению с этим показателем в почке контрольных животных. Суммарное количество кислых МПС в зоне сосочка почки уменьшается за счет концентрации гиалуроновой кислоты (ГК). Абсолютное количество ее в сосочке почки в условиях дегидратации снижалось более чем в 3 раза, в то время как концентрация сульфатированных соединений даже увеличивалась (примерно на 40% по сравнению с концентрацией этих соединений у животных контрольной группы). Сопоставление состава и содержания кислых МПС в наружной зоне мозгового вещества и в корковой зоне почки контрольных и дегидратированных животных не выявило достоверных различий.

При содержании белых крыс в течение 25 дней в условиях прерывистого сухоядения качественный и количественный состав кислых МПС по зонам почки оказался близким к составу, который был отмечен при 6-дневном водном голодании: суммарное количество МПС уменьшалось в зоне сосочка за счет снижения основной фракции — гиалуроновой кислоты (табл. 1).

Полученные данные подтверждают результаты гистохимического исследования [12, 13], свидетельствующие о том, что в интерстициальной ткани почки в зоне собирательных трубок содержатся значительные количества кислых МПС, подвергающихся деполимеризации при введении животному антидиуретического гормона, а также хорошо согласуются с результатами биохимического исследования [14], в котором показано, что наиболее высокий уровень кислых МПС у белых intactных крыс наблюдается в средней части сосочка почки.

Таким образом, содержание белой крысы на сухом корме уменьшает суммарное количество кислых МПС во внутренней зоне мозгового вещества почки и практически не влияет на корковую. Изменение фракционного состава МПС по зонам почки белой крысы при дегидратации касается в основном несulfатированной фракции — гиалуроновой кислоты.

Таблица 1

Распределение и фракционный состав кислых мукополисахаридов в почке белой крысы в контроле и при дегидратации

Условия опыта	Общее колич. животных и число опытов	Участок ткани	Общее содержание МПС, мг/г сух. ткани	Фракционный состав, мг/г сухой ткани	
				галауроновая кислота	сульфатированные МПС
Контроль	180(6)	Сосочек	13,6±0,21	12,02±0,1	1,48±0,1
		Наружная зона мозгового вещества	2,75±0,12	2,01±0,05	0,67±0,1
		Кора	1,5±0,11	0,71±0,05	0,80±0,05
Сухоядение 6 дней	125(5)	Сосочек	5,03±0,44	3,29±0,24	2,06±0,18
		Наружная зона мозгового вещества	2,04±1,65	1,74±0,58	1,26±0,61
		Кора	1,65±0,12	0,69±0,21	0,89±0,16
Прерывистое сухоядение 25 дней	25(1)	Сосочек	4,13	3,20	0,93
		Наружная зона мозгового вещества	1,92	0,93	0,99
		Кора	1,83	0,87	0,96

Наиболее важное в функциональном отношении свойство ГК — ее способность связывать воду. На основе плазиметрических исследований 32 областей мозгового слоя почки интактных животных показано, что минимальная величина, занимаемая интерстициальной тканью с анионными макромолекулами, составляет около 50%. Если принять во внимание, что ГК в основном входит в интерстициальное пространство внутренней зоны мозгового вещества, то ее концентрация в ткани будет выше 2 мг/мл [4]. Такая концентрация ГК, согласно модельным экспериментам [15], более чем достаточна для ее структурирования в ткани и формирования тканевого «гелевого фильтра», обладающего высоким сопротивлением току жидкости. Полученные данные позволяют считать, что концентрация ГК сосочка почки контрольной группы белых крыс вполне может обеспечить относительную водонепроницаемость интерстициальной ткани. Уменьшение количества кислых МПС в зоне сосочка почки белой крысы, а также снижение полимерности ГК, наблюдаемое при ограничении потребления воды [16], вероятно, лежат в основе резкого нарастания проницаемости интерстиция для движения воды по осмотическому градиенту. Не исключено, что гидролиз кислых МПС до составляющих единиц вносит определенный вклад в осмолярность интерстиция и тем самым способствует повышению концентрирующей способности почки.

Установлено, что кислые МПС почки контрольной группы больших песчанок распределены по зонам почки неравномерно, как у других видов животных с развитой концентрирующей функцией (белая крыса, пасюк, суслик) [17]. Наибольшее содержание кислых МПС у песчанки обнаружено в зоне сосочка, наименьшее — в коре. Однако по фракционному составу кислые МПС в области сосочка почки песчанки и белой крысы резко различаются. На долю ГК в зоне сосочка почки песчанки приходилось всего 30—35%, большая часть МПС была представлена сульфатированными соединениями, типа хондронинсерных кислот, гепа-

Таблица 2

Распределение и фракционный состав кислых мукополисахаридов в почке контрольной и дегидратированной большой песчанки

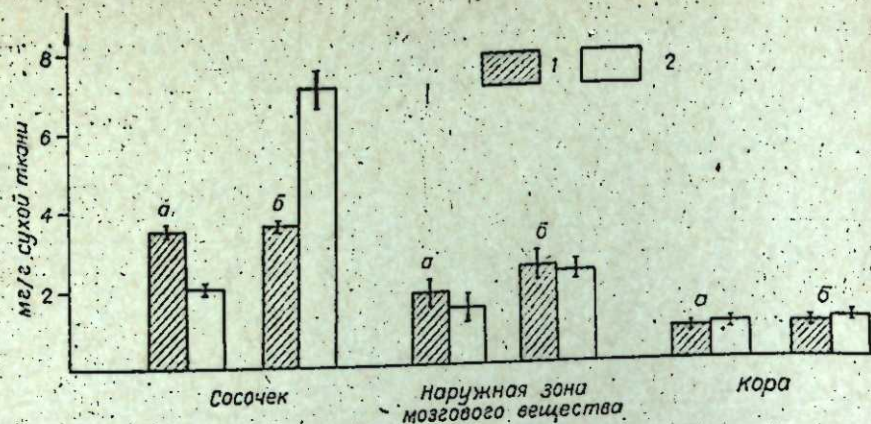
Условия опыта	Общее колич. животных и число опытов	Участок ткани	Общее содержание МПС, мг/г сух. ткани	Фракционный состав, мг/г сухой ткани	
				галауроновая кислота	сульфатированные МПС
Контроль	60(3)	Сосочек	9,46±1,29	3,35±0,14	7,00±0,89
		Наружная зона мозгового вещества	4,68±0,73	2,36±0,56	2,33±0,39
		Кора	1,64±0,22	0,76±0,18	0,88±0,20
Дегидратация 24 дня	40(3)	Сосочек	6,43±1,03	1,67±0,41	3,28±0,44
		Наружная зона мозгового вещества	2,50±0,35	1,38±0,34	0,99±0,40
		Кора	1,57±0,10	0,75±0,18	0,82±0,10

ритинсульфата), относительное количество которых составляло 65—70% от общих МПС. Абсолютное содержание сульфатированной фракции в зоне сосочка примерно в 2 раза превышало содержание ГК. В наружной зоне мозгового вещества, как и в корковой области почки, абсолютное содержание сульфатированной и нессульфатированной фракций приблизительно одинаково (табл. 2).

При содержании больших песчанок на сухом корме суммарное количество кислых МПС в мозговом веществе почки уменьшилось по сравнению с контролем. Однако это снижение достоверно лишь для фракционного состава кислых МПС в зоне сосочка ($p < 0,01$ для ГК и $p < 0,02$ для сульфатированных соединений). Что касается нессульфатированной и сульфатированной фракций наружной зоны мозгового вещества, то найденные для них изменения недостоверны ($p > 0,05$). В корковом веществе при обезвоживании организма не менялись ни общее содержание МПС, ни их фракционный состав (см. табл. 2).

Таким образом, высокое содержание кислых МПС в зоне сосочка контрольной группы больших песчанок обусловлено в основном сульфатированными МПС. Содержание песчанок на сухом корме в течение 24 дней вызывает уменьшение количества кислых МПС в сосочке почки как за счет снижения концентрации ГК, так и за счет уменьшения количества сульфатированной фракции.

Большие песчанки — типичные представители пустынных грызунов. У этих животных в процессе адаптивной эволюции выработались механизмы максимальной экономии воды: ограничение кожно-легочных потерь, более высокое всасывание воды в толстом кишечнике и, что наиболее эффективно, резкое повышение концентрирующей способности почки. У песчанок контрольной группы концентрационный индекс (u/p)_{osm} достигает 17, против 2,3 у белых крыс. Механизм реабсорбции воды в условиях нормального водно-солевого рациона у пустынных грызунов (кенгуровая крыса) работает интенсивнее, чем у лабораторных животных [18]. Высокая концентрирующая способность почек находит свое структурное выражение в значительной толщине мозгового слоя и особенностях строения дистальных отделов нефрона [19]. У пустынных грызунов в моче всегда присутствуют обнаруживаемые количества антидиуретического гормона, тогда как у белых крыс антидиуретическая активность может быть выявлена лишь на 2—3-й день их обезвоживания [18]. В связи с этим интересно отметить, что концентра-



Распределение кислых мукополисахаридов по зонам почки белой крысы (в условиях дегидратации) и большой песчанки (контроль).
1 — гиалуроновая кислота; 2 — сульфатированные мукополисахариды.
а) белая крыса — сухоядение; б) большая песчанка — контроль.

ция ГК в зоне сосочка почки интактной песчанки оказалась приблизительно той же величины, что и концентрация ГК в зоне сосочка почки дегидратированной белой крысы (см. рисунок).

Найденная аналогия по количеству ГК в зоне сосочка почки больших песчанок контрольной группы, уже адаптированных в природе к недостатку воды, и лабораторных крыс, находившихся в условиях водной депривации, по-видимому, отражает более высокую интенсивность реабсорбции осмотически свободной воды в почке пустынных грызунов.

Сравнительное изучение кислых МПС почек белых крыс и песчанок при сухоядении показывает, что все изменения касаются в основном сосочка почки — зоны, где происходит интенсивная факультативная реабсорбция воды при обезвоживании организма. При этом отмечается однонаправленность изменений содержания ГК, но противоположная реакция со стороны сульфатированной фракции. Несмотря на значительное снижение концентрации сульфатированных МПС у пустынных грызунов при дегидратации, уровень их остается сравнительно высоким. Физиологическая значимость сульфатированных соединений в почечной ткани окончательно не выяснена, но можно предположить, что они участвуют в повышении концентрирующей способности почек, поскольку сульфатированные МПС, будучи ковалентно связаны с белком, обладают также макромолекулярной природой, кроме того, наличие сульфатных остатков усиливает способность этих соединений связывать ионы натрия и другие неорганические катионы, что может приводить к увеличению осмолярности интерстициальной ткани сосочка. Возможно, более высокое содержание сульфатированных МПС связано с особенностями экологии животного: недостаток воды и высокая засоленность почвы способствуют поступлению значительного количества солей с пищей, что в свою очередь, может привести к гормональным перестройкам в организме, а следовательно, и к изменению синтеза МПС. Необычайная выносливость песчанок к экстремальным воздействиям, по-видимому, тесно связана с эффективной работой почки, способной выводить высоко концентрированную мочу.

Полученные результаты свидетельствуют о связи кислых МПС с концентрирующим механизмом. Концентрация и полимерность МПС как бы отражают уровень реабсорбции воды. Найденные различия, по-видимому, можно связать с экологической специализацией грызунов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гинецинский А. Г. 1964. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. «Наука», 411 с.
- Farber S. J., Van Praag D. 1970. Composition of glycosaminoglycans (mucopolysaccharides) in rabbit renal papilla.— *Biochim. Biophys. Acta*, 208, 219—226.
- Van Praag D., Stone A. L., Richter A. J., Farber S. J. 1972. Composition of glycosaminoglycans (mucopolysaccharides) in rabbit kidney. II. Renal cortex.— *Biochim. Biophys. Acta*, 273, 149—156.
- Castor C. W., Greene J. A. 1968. Regional distribution of acid mucopolysaccharides in the kidney.— *J. Clin. Invest.*, 47, 2125—2132.
- Dicker S. E., Franklin C. S. 1966. The isolation of hyaluronic acid and chondroitin sulfate from kidneys and their reaction with urinary hyaluronidase.— *J. Physiol.*, 186, 110—120.
- Gans J. H. 1972. In vitro incorporation of ^{14}C from 2 — ^{14}C glucose into rabbit kidney medullary and duodenal glucosaminoglycans.— *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 140, 3, 1077—1081.
- Farber S. J., Walat R. J., Benjamin R., Van Praag D. 1971. Effect of increased osmolality on glycosaminoglycans metabolism of rabbit renal papilla.— *Am. J. Physiol.*, 220, 4, 880—885.
- Никифоровская Л. Ф. 1971. Кислые мукополисахариды почки белой крысы.— *Вопр. мед. хим.*, 17, 3, 282—285.
- Schiller S., Slover G., Dorfman A. 1961. A method for the separation of acid mucopolysaccharides: its application to the isolation of heparin from the skin of rats.— *J. Biol. Chem.*, 236, 4, 983—987.
- Schmidt M. 1962. Fractionation of acid mucopolysaccharides of rabbit renal papilla.— *Biochim. Biophys. Acta*, 63, 2, 346—348.
- Bitter T., Muir H. 1962. A modified uronic acid carbasol reaction.— *Anal. Biochem.*, 4, 330—334.
- Иванова Л. Н., Виноградов В. В. 1962. Гистохимические особенности мукополисахаридов интерстициальной ткани мозгового вещества почки.— *Арх. анат. гист. эмбр.*, 11, 18—23.
- Крестинская Т. В. 1964. Особенности кислых мукополисахаридов в почках животных различных классов позвоночных.— *Арх. анат. гист. эмбр.*, 47, 7, 77—81.
- Kreese V. H., Grossman A. 1970. Vergleichende Untersuchung des Mucopolysaccharid und Kollagengehaltes in verschiedenen topographischen Zonen der Niere von Ratte, Hund und Schwein.— *Z. klin. Chem. klin. Biochem.*, 8, 420—424.
- Laurent T. C. 1966. In vitro studies on the transport of macromolecules through the connective tissue.— *Fed. Proc.*, 25, 1128—1133.
- Никифоровская Л. Ф., Райт А. С. 1972. Исследование белково-мукополисахаридных комплексов почки собаки.— *Тез. докл. Всес. конф. по химии и биохимии углеводов*, М., 106—107.
- Никифоровская Л. Ф. 1971. Содержание, состав и распределение кислых мукополисахаридов в почках грызунов.— *«Изв. Сиб. отд. АН СССР»*, № 5, сер. биол. наук, 1, 158—161.
- Шмидт-Нильсен К. 1972. Животные пустынь. Л., «Наука», с. 308.
- Виноградов В. В. 1970. Зависимость структуры почки грызунов от их экологической специализации.— В кн.: *Адаптация к условиям аридной зоны. Зимняя спячка*. Новосибирск, с. 43—51.

L. F. Nikiforovskaya, L. D. Martynets, A. L. Kononova

EFFECT OF WATER DEPRIVATION ON THE MUCOPOLYSACCHARIDE COMPOSITION OF KIDNEYS FROM RATS AND GERBILLES

Effect of water deprivation on the mucopolysaccharide composition of kidneys was investigated in rats and gerbilles (*Rhombomys opimus* Licht). The detected changes were concerned mainly with papilla. In both species the total contents of the acid mucopolysaccharides (MRS) and the concentration of hyaluronic acid in papilla decreased during water deprivation. As to sulphated MPS their content also decreased in papilla from dehydrated gerbilles but increased in rats.

The peculiar distribution of the acid MPS in gerbille's kidney and its changes under dehydration appear to have an adaptive character.

Ю. С. БЕНИМЕЦКИЙ

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ ВОДЯНОЙ КРЫСЫ

Найдены сезонные изменения активности щитовидной железы водяной крысы. Они позитивно коррелируют с годовой цикличностью уровня потребления кислорода (химическая терморегуляция) и изменения некоторых морфологических признаков (физическая терморегуляция) у этой полевки. Исходя из экологических особенностей водяной крысы, можно предположить, что годовая динамика активности щитовидной железы обусловлена прежде всего адаптацией этого грызуна к резким сезонным колебаниям температуры в его природном ареале.

Сезонная эвритермность — одна из характерных особенностей экологии водяной крысы [1]. В связи с этим вполне закономерен интерес к ее терморегуляционным механизмам.

Уже давно было отмечено, что способность водяной полевки *Arvicola terrestris* L. переносить низкие температуры связана с ее относительно крупными размерами, густым волосным покровом и развитой подкожножировой прослойкой. При этом наиболее жирными зверьки бывают ранней весной, когда в период снеготаяния они испытывают наибольшую опасность переохлаждения [1].

Наряду с этими элементами физической терморегуляции у водяной крысы, подобно другим представителям подсемейства *Microtinae*, выражены сезонные изменения химической терморегуляции [2]. Одним из основных факторов, определяющих величину теплопродукции, как известно, является активность щитовидной железы [3]. Между тем в доступной нам литературе мы не нашли работ о функциональном состоянии этого эндокринного органа у водяной крысы вообще и его годовой динамике в частности. Это и обусловило цель нашей работы.

В опытах были использованы водяные крысы, отловленные в октябре 1972 г. в окрестностях с. Ровенское Каргатского района Новосибирской области. В виварии животные были помещены по одиночке в клетки из металлической сетки, размером 50×60×30 см, заполненные на 1/2 объема сеном. Ежедневный рацион состоял из овса, хлеба, овощей. Воду давали в избытке. Температура воздуха в помещении на протяжении исследования составляла 20±4°C, влажность оставалась практически постоянной, орошение было естественным.

Опыты проводились в ноябре, январе, мае и июле. После декаптации животного доли щитовидной железы сразу же выделяли, очищали от соединительнотканых элементов и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,1 мг. Иодопоглощающую функцию щитовидной железы определяли *in vitro* при помощи NaI^{131} .

Результаты исследований представлены в таблице. Как видно, тиреоидная активность неуклонно снижается от осенне-зимнего к весен-

Сезонные изменения активности щитовидной железы водяной крысы

Сезон	Относительный вес, мг/100,0	Иодопоглощающая функция, %/мг	Иодопоглощающая функция, % мг/100	Число животных
Осень	7,7±0,4	4,4±0,4	3,4±0,5	9
Зима	8,1±0,9	4,1±0,7	3,5±0,8	7
Весна	9,3±0,1	2,9±0,5	2,1±0,4	5
Лето	7,4±0,4	0,4±0,07	0,2±0,04	10

нему ($P_{II-III} < 0,05$) и особенно к летнему ($P_{II-VI} < 0,05$ и $P_{III-IV} < 0,001$) периодам.

Известно, что один из способов оценки функционального состояния щитовидной железы — измерение потребления кислорода животным. Проведя такие исследования у водяных полевок, Н. В. Башенниа установила, что «при средней температуре (18—20°) минимальный уровень потребления кислорода наблюдается летом, заметно выше он зимой, весенние данные мало отличаются от зимних; максимальный уровень отмечается осенью» [2]. Те же закономерности выявили Г. А. Кондрашкин и Н. И. Кузнецова [6].

В годовом жизненном цикле водяной полевки выделяют 6 периодов: 1) ранневесенний — переживания снеготаяния; 2) весенне-летний — околотовной (прибрежной) жизни популяций; 3) период переживания половодья; 4) летний — наземной (безводной) жизни; 5) осенний — интенсивной роющей деятельности; 6) зимний — подземной жизни зверьков [1].

Анализируя эти экологически обусловленные стадии с точки зрения термогенеза, легко убедиться в том, что полевке в четвертый (летний наземный) период достаточно для нормальной жизнедеятельности умеренная теплопродукция и, следовательно, низкая тиреоидная активность.

Таким образом, у водяной крысы имеются четко выраженные сезонные изменения функционального состояния щитовидной железы. Эта динамика, очевидно, обусловлена адаптацией животных к резко меняющимся, прежде всего температурным, условиям в природном ареале. Совпадение же годовой периодичности тиреоидной активности и уровня потребления кислорода (величины химической терморегуляции) еще раз подтверждает тесную взаимосвязь двух процессов у этого вида полевок.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
15/VI 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Пантелеев П. А. 1968. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы. М., «Наука», 255 с.
2. Башенниа Н. В. 1966. О сезонных изменениях химической терморегуляции у полевок. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, вып. 3, 27—40.
3. Клегр П., Клегр А. 1971. Гормоны, клетки, организм. М., «Мир», 280 с.
4. Shimoda S., Greer M. A. 1964. Effect of Temperature, pH and Time of Incubation of the Radioiodine Metabolism of Whole Rat Thyroid Lobes Incubated *in vitro*. — *Endocrinology*, 75, 5, 698.
5. Щитовидная железа. 1963. Л., Изд-во мед. лит. 451 с.
6. Кондрашкин Г. А., Кузнецова Н. И. 1959. Сезонные изменения эколого-физиологических особенностей водяной полевки и ее чувствительности к туляремии. — В сб.: Природная очаговость и эпидемиол. особо опасных инфекц. заболеваний. Саратов, с. 452—465.

Y. S. Benimetsky

SEASONAL VARIATIONS IN THYROID ACTIVITY OF WATER RAT (*ARVICOLA TERRESTRIS*)

Seasonal variations in thyroid activity of water rat were found. They correlate positively with annual cyclicity of oxygen consumption level (chemical thermoregulation) and of changes of some morphological characters (physical thermoregulation) in this rat.

Considering ecological peculiarity of the water rat, one may suppose that the annual dynamics of thyroid activity depends, first of all, on the adaptation of this rodent to drastic seasonal variations of temperature in its natural areal.

УДК 576.74—577.4

Т. Н. ГЕТМАНОВА

АНГИОАРХИТЕКТОНИКА ПОЧЕК У ГРЫЗУНОВ С РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ

Ангиоархитектоника почек 8 видов грызунов, близких по систематике, но существенно различающихся по водно-солевому режиму обитания, изучалась методом инъекции сосудов тушью с последующей фотометрией неокрашенных срезов. Ряд существенных видовых отличий ангиоархитектоники коры, внешнего и внутреннего мозгового вещества связывается с различиями в концентрирующей способности органа, с экологической специализацией видов.

Адаптация видов к различным водно-солевым режимам сопровождается глубокой перестройкой структуры почки [1—5]. Адаптивная перестройка почки отражается и в структуре ее сосудистой системы, что и было показано нами на примере водяной крысы [6], песчанок [7, 8], ондатры и белой крысы [9]. В настоящей работе представлены результаты исследования особенностей ангиоархитектоники почек у восьми видов грызунов с различной экологической специализацией.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучалась ангиоархитектоника почек диких грызунов из семейства хомякообразных (*Cricetidae*): большой песчанки (*Rhombomys opimus*), краснохвостовой песчанки (*Merionus erythrorus*), песчанки Виноградова (*Meriones Vinogradovi*), монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*), хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus*), водяной крысы (*Arvicola terrestris*), ондатры (*Ondatra zibethica*), а также лабораторной белой крысы. Всего исследовано 47 животных. Из сопоставления особенностей экологии этих видов [10] следует, что в ряду песчанки — ондатры гидробионтичность видов значительно возрастает, способность переносить недостаток воды в пище существенно уменьшается.

Сосудистое русло почки изучалось после наливки черной тушью. Для предотвращения тромбозов за 30 мин до опыта животным вводился внутривенно гепарин (из расчета 600 ед/100 г веса тела). Животные забивались эфиром. Одно животное (водяная крыса) было забито введением летальной дозы ацетилхоллина. Сосудистая система почки отмывалась от крови физиологическим раствором комнатной температуры под давлением 100—110 мм рт. ст. (отток через вскрытую нижнюю полую вену). Наливка вручную с помощью шприца со скоростью 1—2 мл/мин. Сосуды в области ворот почки перевязывались. Отсеченные почки фиксировались целиком в 12%-ном растворе формалина и заливались в целлоидин. Ангиоархитектоника изучалась на серийных неокрашенных срезах толщиной 50 мк. Относительная ширина зон (за единицу принималась ширина зоны коры). Для всех зон почки подсчитывался средний диаметр капилляров на основе 50—100 измерений для каждой зоны, сделанных у 2—4 животных. Для сравнительной оценки васкуляризации различных зон был применен метод фотометрии неокрашенных препаратов с помощью регистрирующего микрофотометра МФ-4 (принималось, что оптическая плотность соответствует степени васкуляризации ткани). Фотометрия проводилась в направлении от поверхности коры к вершине сосочка на 5—9 срединных срезах каждой почки. Для полуколичественной оценки степени васкуляризации снимались показатели по шкале оптической плотности микрофотометра (в пределах от 1 до 3): начало отсчета (нуль оптической плотности) устанавливалось по участку препарата, не содержащего ткани среза. Для каждой зо-

ны замерялось по 10—15 участков размером $0,85 \times 0,08$ мм². На основе показателей, полученных для нескольких животных, вычислялось среднее для вида значение оптической плотности ткани зон. Оптическая плотность коры, внешнего и внутреннего мозгового вещества выражалась в относительных единицах (за 10 единиц принималось ее значение в зоне коры). Полученные результаты обрабатывались статистически с использованием критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Общий план строения сосудистого русла почки у всех грызунов одинаков и не отличается от схемы, известной из литературы [11]. Вместе с тем в ангиоархитектонике обнаружены существенные видовые различия: они касаются степени васкуляризации зон, строения сосудистой системы в коре и особенно в мозговом веществе (табл. 1). У всех

Таблица 1

Диаметр капилляров различных зон почки и околопочечной жировой ткани грызунов (в мк)

Вид	Кора	Внешнее мозговое вещество		Сосочек	Жировая ткань
		сплетение	пучок		
Большая песчанка . . .	6,3±0,3	3,5±0,4	10,0±0,4	10,0±0,4	2,0±0,3
Краснохвостая песчанка	7,8±0,2	6,6±0,2	13,2±0,3	11,1±0,3	2,7±0,1
Песчанка Виноградова	6,5±0,4	4,2±0,3	11,0±0,5	10,0±0,4	3,3±0,2
Монгольская песчанка .	6,2±0,4	3,4±0,3	8,0±0,3	9,2±0,4	2,5±0,3
Белая крыса	7,7±0,2	5,6±0,1	11,1±0,1	10,7±0,2	1,8±0,1
Хомяк обыкновенный	6,4±0,2	5,0±0,2	9,6±0,3	9,6±0,4	2,5±0,1
Водяная крыса	5,2±0,2	5,2±0,3	7,7±0,5	8,6±0,4	1,9±0,3
Ондатра	6,7±0,2	6,6±0,3	9,5±0,5	9,6±0,2	2,8±0,2

видов ткань почки обильно васкуляризирована. Диаметр ее капилляров значительно превышает диаметр капилляров околопочечного жира (табл. 2). В соответствии с васкуляризацией зон почечной ткани все исследованные виды можно разделить на три группы:

1) животные с высокой васкуляризацией внешнего и внутреннего мозгового вещества (в 1,5—3 раза выше, чем в коре) — большая, краснохвостая, монгольская песчанки, песчанка Виноградова;

Таблица 2

Оптическая плотность различных зон почки грызунов после наливки сосудов тушью

Вид	Кора	Внешнее мозговое вещество	Сосочек	Относительная васкуляризация зон
Большая песчанка . . .	0,67±0,16	1,03±0,24	1,78±0,16	10 : 15 : 27
Краснохвостая песчанка	0,34±0,04	0,75±0,06	0,97±0,04	10 : 19 : 26
Песчанка Виноградова	0,54±0,10	0,84±0,13	1,10±0,19	10 : 16 : 21
Монгольская песчанка	0,54±0,09	0,74±0,12	1,01±0,33	10 : 14 : 19
Белая крыса	0,60±0,11	0,73±0,08	0,58±0,09	10 : 12 : 10
Хомяк обыкновенный	0,42±0,08	0,48±0,01	0,32±0,08	10 : 11 : 8
Водяная крыса	0,57±0,11	0,41±0,05	0,17±0,06	10 : 7 : 3
Ондатра	0,66±0,02	0,43±0,05	0,22±0,08	10 : 7 : 3



Рис. 1. Сосудистая система почки после наливки тушью (негативное изображение).

1 — кора, 2 — внешнее и 3 — внутреннее мозговое вещество, а) большая песчанка; б) хомяк обыкновенный; а) водяная крыса. Ув. X7.

2) животные с низкой васкуляризацией внешнего и внутреннего мозгового вещества (в 1,5—3 раза ниже, чем в коре) — водяная крыса, ондатра;

3) животные, у которых васкуляризация зон коры, внешнего и внутреннего мозгового вещества существенно не различаются — хомяк, белая крыса.

Песчанки. В коре почки песчанок отчетливо выражена дифференцировка клубочков по величине на более крупные юстамедуллярные и мелкие поверхностные. Некоторые артерии и артериолы коры имеют «сужения», которые, по-видимому, располагаются на месте сосудистых сфинктеров. Как правило, они найдены в устьях приносящих артериол и междольковых артерий, а также при входе приносящей артериолы в ворота клубочка. Приносящие артериолы некоторых клубочков имеют прегломерулярные капиллярные веточки, которые, очевидно, могут обеспечивать агломерулярный кровоток.

Во внешнем мозговом веществе проходят хорошо сформированные пучки «прямых» сосудов (рис. 1, а). Количество пучков невелико (до 12—18 на разрезе), но они весьма компактны, характеризуются высокой плотностью и большим количеством сосудов. Большинство сосудов пучка (его центральной части) проходят через зону «транзитом». Выходящие из начальной части пучков сосуды делятся, образуя межпучковое капиллярное сплетение (табл. 1, 2). Межпучковым сплетениям свойственна, по-видимому, определенная автономность: они достаточно изолированы от сосудистых пучков и сосудов сосочка, в силу чего граница между внешней и внутренней мозговой зонами выражена отчетливо (рис. 2, а).

Внутреннее мозговое вещество хорошо развито (табл. 3), характеризуется высокой степенью васкуляризации (табл. 2). Сосуды в нем следуют почти параллельно. В средней трети сосочка количество сосудов достигает максимума (рис. 3, а), картины их деления наблюдаются

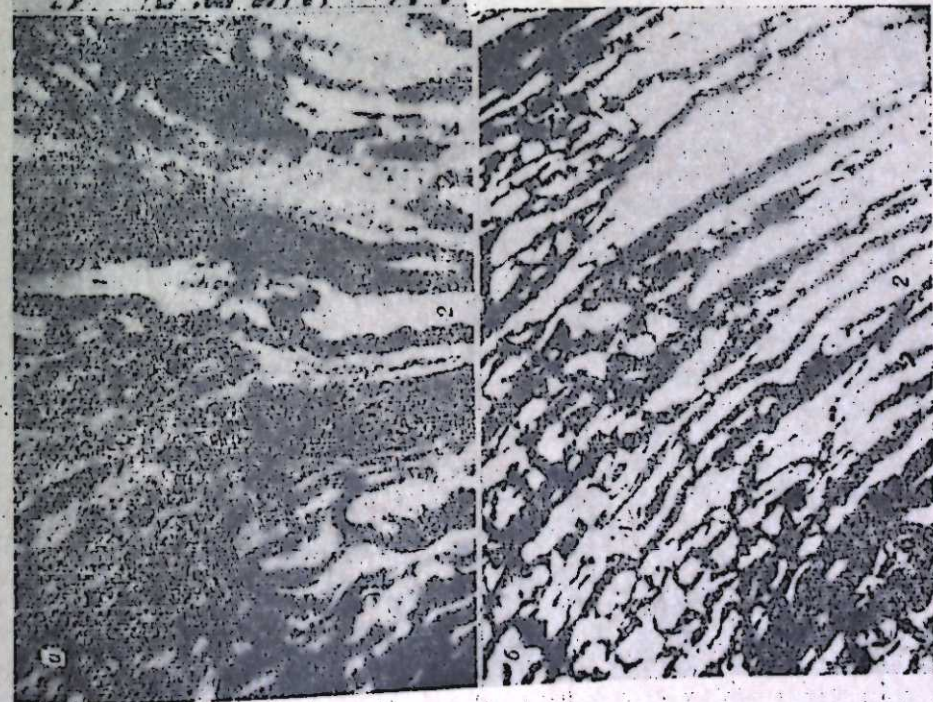


Рис. 2. Сосудистая система почки на границе внешнего (1) и внутреннего (2) мозгового слоев. а) монгольская песчанка (ув. X20); б) белая крыса (ув. X10); а) водяная крыса (ув. X10) (а) докраска тематоксилином-эозин, б, в) неокрашенные препараты.

Таблица 3
Относительная ширина зон почечной ткани у грызунов

Вид	Кора: внешнее: внутреннее мозговое вещество
Большая песчанка	1:1:4,5
Краснохвостая песчанка	1:0,9:4,1
Песчанка Виноградова	1:0,8:4,0
Монгольская песчанка	1:1:5
Белая крыса	1:1:2
Хомяк обыкновенный	1:0,9:1,5
Водяная крыса	1:1,5:0,8
Ондатра	1:1,3:0,3

редко. Система «прямых» сосудов наиболее развита в сосочке большой песчанки (высокий уровень васкуляризации сохраняется на значительном его протяжении), несколько хуже — у монгольской песчанки (уровень васкуляризации, достигая максимума в средней трети, прогрессивно снижается к вершине сосочка). Можно заключить, что поворотной-противоточная система сосочка, одним из компонентов которой являются сосуды, у песчанок хорошо сформирована.

Хомяк — обыкновенный,

белая крыса. В почке хомяка и белой крысы клубочки различаются по диаметру (юкстамедуллярные более крупные, чем поверхностные), однако дифференцировка выражена меньше, чем у песчанок. Нередко видны «сужения» артерий и артериол, в том числе при входе приносящей артериолы в клубочек. Часть приносящих артериол имеет прегломерулярные веточки, вливающиеся в околоклубочковую капиллярную сеть. Однако такие картины у этих видов встречаются реже, чем у песчанок.

Кровеносная система внешнего мозгового вещества составлена пучками «прямых» сосудов и расположенными между ними капиллярными сплетениями (рис. 1, б). Количество пучков достигает 30—40 на срезе, пучки менее компактны, количество сосудов в них уменьшено (по сравнению с песчанками). Кроме того, сосуды межпучковых сплетений и участки пучков и между сосудами прилежащей области сосочка пучков обособлены: часть капилляров проникает в периферические (рис. 2, б). Тем не менее и в этом случае можно говорить об известной автономности систем сплетения и сосудистого пучка; граница между внешним и внутренним мозговым веществом отчетлива.

В сосочке сосуды идут почти параллельно, периодически образуя веточки в направлении к коре и анастомозы типа перекладин. По степени васкуляризации сосочек почти не отличается от зон коры и внешнего мозгового вещества (табл. 2, рис. 3, б).

Водяная крыса, ондатра. В почке водяной крысы и в особенности ондатры клубочки почти одинаковы по величине и распределены равномерно. «Сужения» артерий и артериол коры обнаруживаются очень редко. Редки и прегломерулярные ответвления приносящих артериол.

Во внешнем мозговом веществе структура сосудистой системы су-

щественно не отличается от структуры описанных ранее видов. Для водяной крысы и ондатры характерен диффузный тип сосудистых пучков: «прямые» сосуды, пронизывая всю зону довольно равномерно, порой объединяются по 6—9 сосудов (рис. 1, в). Между ними проникают капилляры сплетения (рис. 2, в). Поэтому установление строгой границы между зонами мозгового вещества затруднено, и о какой-либо автономности этих систем говорить не приходится. Однако кровоснабжение этой зоны, по-видимому, в определенных пределах лабильно (введение летальных доз ацетилхолина ведет к увеличению кровенаполнения внутренних слоев внешнего мозгового вещества).

Внутреннее мозговое вещество развито слабо (табл. 3), степень его васкуляризации крайне низка (табл. 2, рис. 3, в). «Прямые» сосуды делаются, значительная их часть поворачивает назад, не доходя до вершины сосочка. Между сосудистыми петлями располагаются широкие прослойки интерстиция, крупные собирательные трубки. Сосудистая сеть сосочка имеет рыхлый характер, что позволяет считать поворотной-противоточную систему сосочка в значительной мере редуцированной.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показали исследования морфологии сосудистой системы почки восьми видов грызунов, существует целый ряд видовых отличий ангиоархитектоники коры, внешнего и внутреннего мозгового вещества.

Структура сосудистого русла более отчетлива; видовые различия касаются лишь степени дифференциации клубочкового аппарата, развития сфинктеров артериального русла, объема агломерулярного кровотока. Дифференцировка клубочков по величине на крупные юкстамедуллярные и мелкие поверхностные наиболее выражена у видов с высокой концентрирующей способностью (песчанки). Как известно, юкстамедуллярные клубочки дают начало длиннопетлистым нефронам мозгового вещества; их фильтрационная поверхность больше, чем у поверхностных клубочков [12]. Увеличение кровотока через юкстамедуллярные клубочки обуславливает рост объема ультрафильтраата, подвергающегося значительному концентрированию в зоне сосочка.

Сфинктерный аппарат артерий и артериол тоже лучше сформирован у песчанок. Можно полагать, что эти структуры участвуют в регуляции числа функционирующих клубочков. Известно, что при сухоядении значительная часть клубочков поверхностных отделов коры заустевает: у большой песчанки — до 60% [13]. Кровоток в окружающей ткани при этом может сохраняться за счет прегломерулярных капиллярных ветвей. По-видимому, регуляция кортикального кровотока лучше развита у животных с более высокой концентрирующей способностью, что обеспечивает перераспределение крови между поверхностными и глубокими клубочками.

Исследованные виды отчетливо различаются между собой и по ангиоархитектонике внешнего мозгового вещества: характером сосудистых пучков, взаимоотношением пучков и межпучковых сплетений, степенью васкуляризации межпучковых сплетений.

В ряду песчанки — хомяк — ондатра пучки «прямых» сосудов постепенно редуцируются, что соответствует уменьшению в том же ряду степени васкуляризации сосочка. Кроме того, уменьшается и обособленность систем пучков и межпучковых сплетений, т. е. систем внешнего и внутреннего мозгового вещества. Можно полагать, что у видов с выраженной зональностью ангиоархитектоники мозгового вещества существует более строгое разграничение функций внешнего и внутреннего слоев. В том же ряду уменьшается васкуляризация межпучковых капиллярного сплетения (табл. 2), а размеры сосудов увеличиваются (табл. 1).

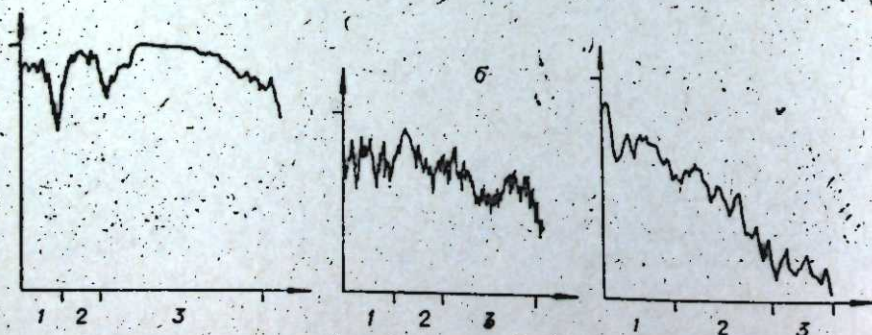


Рис. 3. Динамика оптической плотности зон почки в направлении от поверхности коры к вершине сосочка.

По оси абсцисс — зоны почки: 1 — кора, 2 — внешнее и 3 — внутреннее мозговое вещество, по оси ординат — уровень максимального светопоглощения, а) большая песчанка; б) хомяк обыкновенный; в) ондатра.

Все это позволяет полагать, что песчанки, наряду со слабым развитием внешнего мозгового вещества, имеют широкие возможности изменения кровенаполнения этой зоны. У ондатры и водяной крысы, обитающих постоянно в условиях гипергидратации и солевого дефицита, внешняя мозговая зона хорошо развита (табл. 3) и функционирует, очевидно, с постоянно высокой напряженностью. Вместе с тем кровенаполнение этой зоны лабильно и у водяной крысы (измененные результаты наливки после введения ацетилхолина).

По сравнению с другими зонами почки, видовые различия в ангиоархитектонике сосочка выражены наиболее отчетливо: так, в ряду песчанки — ондатра его относительная васкуляризация снижается почти в 9 раз (табл. 2), относительная ширина зоны уменьшается почти в 15 раз (табл. 3). Таким образом, сосочек песчанок, по сравнению с другими видами, обладает наиболее развитой системой «прямых» сосудов.

Особенности строения сосудистой системы сосочка нельзя связать с различиями в интенсивности окислительных процессов: в сосочке преобладают процессы анаэробного гликолиза [14]. Количество органелл в клетках канальцев сосочка песчанок (большой и краснохвостой) невелико [4], что, очевидно, свидетельствует о небольшой энергоемкости этого отдела. У песчанок также не найдено морфологических проявлений секреторной активности эпителия собирательных трубок [4], тогда как у водяной крысы и ондатры здесь обнаруживаются массивные отложения уромуконда [2]. Вместе с тем уменьшение степени васкуляризации сосочка в ряду песчанки — ондатра соответствует уменьшению в том же ряду концентрирующей способности органа: концентрационный индекс почки одной из песчанок равен 14 [15], белой крысы — 8,9 [16], ондатры — 3,3 [17]. Поэтому можно полагать, что высокая степень васкуляризации сосочка песчанок связана именно с высокой концентрирующей способностью их почек. «Прямые» сосуды внутреннего мозгового вещества играют, по-видимому, важную роль в работе концентрирующего аппарата, являясь одним из его важнейших функциональных компонентов. Остается надеяться на окончательное решение этого вопроса в ближайшее время.

Таким образом, обнаруженные особенности строения сосудистой системы коры, внешнего и внутреннего мозгового вещества можно связать с различиями в концентрирующей способности почек исследованных животных, а также с особенностями их экологии. Можно констатировать, что адаптация животных к различным условиям водно-солевого режима выражается в существенной перестройке сосудистой системы почки.

Институт физиологии
СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
29/III—1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Khalil F., Tawfic J. 1963. Some observation on the kidney of the desert J. jaculus and J. gerbillus and the possible bearing on the water economy of these animals.— J. exp. zool., 154, 259.
2. Батенко Л. И. 1972. Некоторые морфологические особенности почек ондатры и водяной крысы.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 97—103.
3. Батенко Л. И. 1972. Некоторые морфогистохимические особенности почек желтой и степной пеструшек.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 15, вып. 3, 80—87.
4. Волоховская З. П. 1970. Морфо-функциональные особенности почек у большой и краснохвостой песчанок.— Автореф. канд. дисс. Ашхабад.
5. Никифоровская Л. Ф. 1971. Содержание, состав и распределение мукополисахаридов в почках грызунов.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 158.

6. Гетманова Т. Н. 1972. Ангиоархитектоника почки водяной крысы.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 5, вып. 1, 104—107.
7. Гетманова Т. Н. 1972. Особенности кровоснабжения почки большой песчанки.— Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. наук, № 10, вып. 2, 132—135.
8. Гетманова Т. Н. 1973. Кровоснабжение почки у некоторых видов песчанок.— ДАТЭ, 6, 25—30.
9. Гетманова Т. Н. 1973. Сравнительная ангиоархитектоника почек краснохвостой песчанки, белой крысы и ондатры.— Ж. эвол. биох. и физиол., (в печати).
10. Флинт В. Е., Чугунов В. М., Смирнов В. М. 1970. Млекопитающие фауны СССР, М., «Мысль».
11. Moffat D. V., Fourman J. 1963. The vascular pattern of the rat kidney.— J. Anat. (London), 97, 543—557.
12. Jamison R. L. 1970. Micropuncture study of superficial and juxtamedullary nephrons in rat.— Am. J. Physiol., 218, 46—55.
13. Калишук В. А., Филюшина Е. Е., Лазовская Л. И., Виноградов В. В. 1970. Некоторые морфологические и гистохимические особенности почек грызунов в норме и при сухоядении.— В сб.: «Физиологические механизмы адаптации животных к условиям засушливой и аридной зон». Новосибирск, «Наука», 30—39.
14. Lee J., Vance V., Cahill G. 1962. Metabolism of C-14 labelled substrate by rabbit kidney cortex and medulla.— Am. J. Physiol., 203, 1, 27—36.
15. Burns T. 1956. Endocrine factors in the water metabolism of the desert mammals. G. gerbillus.— Endocrinology, 58, 243—254.
16. Gottschalk C., Mylle M. 1959. Micropuncture study of the mammalian urinary concentrating mechanism: evidence for countercurrent hypothesis.— Am. J. Physiol., 196, 927—936.
17. Zahn T. J. 1968. The effect of protein intake on maximum urine and renal tissue water-solute concentration in the muskrat.— Comp. Biochem. Physiol., 25, 1021—1033.

T. N. Getmanova

ANGIOARCHITECTONICS OF THE KIDNEYS IN RODENTS WITH DIFFERENT ECOLOGICAL SPECIALIZATION

The renal angioarchitectonics of 8 species of rodents was studied by means of vascular injection with India ink followed by the photometry of uncolored slices. The basic vascular pattern in all kidneys was similar to each other, but there was a number of species differences in the angioarchitectonics of the cortex, outer and inner medulla. In the rodents with high renal concentrating ability differentiation of the glomeruli by size, great bundles of the vasa rectae in the outer medulla, the high vascularization of the papilla were found. On the contrary, in the rodents with small renal concentrating ability there was no difference of the glomerular size, the vascular bundles of the outer medulla were diffused in their character, the papilla was less vascularized. All these features were attributed to the ecological specialization of the species under study.

УДК (572.7+577.1 : 576.72+612.86) : 597

М. А. ДОРОШЕНКО, Н. И. ТИЩЕНКО-ПОПОВА СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОХИМИЯ ОБОНЯТЕЛЬНОГО ЭПИТЕЛИЯ АКУЛ И СКАТОВ

Дана морфологическая и гистохимическая характеристика обонятельного эпителия трех видов акул и одного вида ската. Отмечены общие закономерности и различия архитектоники обонятельного эпителия у отдельных представителей пресноводных и морских хрящевых и костистых рыб. Обсуждается вопрос о возможной роли секреторных элементов обонятельного эпителия в процессе восприятия запаха.

Обонятельный анализатор, несмотря на его важное значение в эволюции центральной нервной системы и в приспособительных реакциях организма [1, 2], по сравнению с другими органами чувств, изучен

недостаточно, особенно у рыб. Сведения о гистологическом строении обонятельной выстилки касаются лишь некоторых видов рыб без сравнительной оценки полученных данных [3—7].

Представляет несомненный интерес рассмотреть уровень морфологической дифференцировки обонятельного рецепторного слоя, а также локализацию полисахаридов и белково-липидных комплексов в его клеточных элементах у таких различных экологически, но близких по положению в системе древнейших морских рыб, как акула и скат.

Акулы и скаты — близкие родственники [8—10]. У тех и других орган обоняния играет важную роль во всех поведенческих реакциях. Акулы представлены пелагическими видами. Они ведут подвижный образ жизни, стремительны, всегда в активном поиске пищи. Скаты — донные животные и большую часть суток проводят неподвижно [11]. Из особенностей строения мозга акул и скатов следует отметить чрезвычайно развитые обонятельные доли, достигающие в некоторых случаях 1/2 массы мозга [8, 10].

Материал забирался только от свежееотловленных рыб. Настоящее исследование проведено на трех видах половозрелых акул: синей (*Prionace glauca*), катрановой (*Squalus acanthias*), сельдевидной (*Lamna ditropis*) и одном виде ската — японском скате (*Raja kenoi* Muller et Henle) [11]. Исследование проведено на семи особях.

Наружные отверстия обонятельных мешков у акул и скатов находятся на вентральной части головы. Обонятельный мешок открывается наружу двумя отверстиями: входным и выходным. Ложка обонятельного органа представляет собой овальную чашу. Проходящая по дну чаши в направлении ее длинной оси септа располагается почти параллельно верхнему краю рта. Такое расположение характерно для большинства акулообразных. По сторонам от септы [12] двумя рядами располагаются многочисленные складки обонятельного эпителия (у катрана около 22 пар, у ската 25—26 пар), которые формируют обонятельную розетку.

Для морфо-гистологической оценки обонятельные розетки фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине и окрашивали гематоксилином по Эрлиху или Майеру с докраской эозином. В гистохимических тестах были применены реакции с окраской толуидиновым синим, реактивом Хейла и с реактивом шифф — периодная кислота. Реакцию тетразонового сочетания применяли для выявления суммарного белка. Липиды идентифицировали с помощью окраски суданом черным В по Мак-Манусу [13].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Поверхность обонятельной выстилки у акул и скатов дополнительно увеличивается посредством образования на первичных складках вторичной и третичной складчатости. Чувствующий эпителий покрывает боковые поверхности не только первичных, но и вторичных складок.

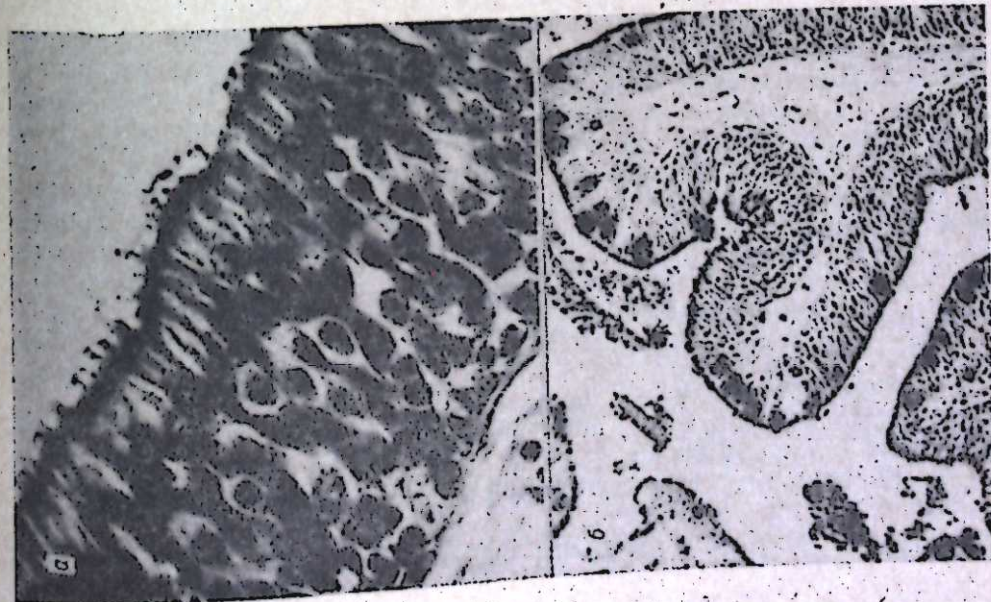
При окраске гематоксилин-эозином ясно видны основные клетки трех типов, слагающие обонятельный эпителий: чувствующие (ольфакторные), опорные и базальные (рис. 1а, 2а). Ядра чувствующих клеток значительно крупнее ядер опорных и базальных клеток. Они имеют хорошо выраженные ядрышки и светлую кариоплазму. Тело клетки суживается и переходит с одной стороны в периферический отросток, оканчивающийся булавой с обонятельными волосками, а с другой — в центральный отросток, доходящий до базальной мембраны. После ее прободения центральные отростки собираются в пучки тонких нитей, поперечные срезы которых видны в подстилающем слое соединительной ткани.

В опорных клетках четко различимы апикальные отделы цитоплазмы, образующие по поверхности эпителия сплошную светлую кайму, и ядра, богатые хроматином, ориентированные к базальным отделам



Рис. 1. Обонятельный эпителий ската.
а) окраска гематоксилин-эозином, ок. 8, об. 40; б) реакция Хейла, ок. 8, об. 10.

Рис. 2. Обонятельный эпителий акулы катран.
а) окраска эозин-гематоксилином, ок. 8, об. 40; б) шифф-реакция, ок. 8, об. 10.



клетки. Ольфакторные и опорные клетки подстилаются базальными, толщина слоя которых варьирует у различных видов акул. Наиболее широк он у акулы катран и у ската. В соединительной ткани лежат пигментные тела разнообразной формы.

Секреторные элементы в обонятельном эпителии акул и ската представлены секреторными клетками I типа и II типа. Первые из них располагаются на вершинах первичных и вторичных складочек. Вторые встречаются изредка в углублениях между вторичными складочками, а иногда и на их боковых поверхностях.

Проведенные гистохимические тесты на обонятельном эпителии акул и ската дали следующие результаты. Окраска толуидиновым синим у всех акул выявляет над ядром ольфакторных клеток скопление аморфного вещества в виде «колпачков». Окрашиваются центральный и периферический отростки, а также ядерная оболочка и хроматин в ядрах чувствующих клеток. Булавы и обонятельные волоски обнаруживают γ - и β -метахромазию. Метахроматичны и секреторные клетки I типа. Секреторные клетки II типа в этой реакции негативны.

С реактивом Хейла булавы, обонятельные волоски, апикальные участки цитоплазмы опорных клеток и их реснички образуют кайму хейл-позитивного вещества. Ядра клеток практически не воспринимают краситель. Секреторные клетки I типа у синей акулы и ската содержат значительное количество хейл-позитивных гранул (рис. 1, б). Секреторные клетки II типа практически не окрашены. Базальная мембрана не собирает коллоидальное железо. Следует отметить, что секреторные клетки I типа сельдевой акулы и акулы катран окрашиваются в этих двух реакциях слабее, нежели у остальных акул.

Реакция с реактивом Шиффа в обонятельном эпителии у всех рыб хорошо выявляет обонятельные волоски ольфакторных клеток и гранулы в апикальных отделах цитоплазмы опорных клеток. В цитоплазме ольфакторных клеток под ядром видно скопление позитивного гомогенного вещества, переходящее в центральный отросток. Хорошо окрашиваются секреторные клетки I типа (рис. 2, б). Секреторные клетки II типа негативны. У акулы катран, обонятельный эпителий которой относительно беден секреторными элементами, секреторная способность апикальных отделов цитоплазмы опорных клеток более выражена. Цитоплазма базальных клеток у всех акул не окрашивается. Базальная мембрана Pas-позитивна.

Реакция тетразониевого сочетания в обонятельном эпителии хрящевых рыб хорошо окрашивает все клеточные мембраны, гранулы в цитоплазме опорных клеток, цитоплазму секреторных клеток II типа, слой слизи на поверхности эпителия и базальную мембрану. Гранулы в цитоплазме секреторных клеток I типа остаются бесцветными.

Окраска суданом черным по Мак-Манусу хорошо выявляет все участки обонятельных клеток и совпадает по локализации в клеточных структурах обонятельного эпителия с размещением белковых комплексов в реакции тетразониевого сочетания.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Близкое систематическое положение акул и скатов, несмотря на явные различия в экологии, обуславливает морфологическое сходство в строении органа обоняния.

Увеличение площади рецепторной поверхности у акул и скатов достигается путем умножения и ветвления складочек соединительнотканной стромы, которые выстланы чувствующим эпителием. Величина, форма и расположение вторичных и третичных складочек у различных видов акул и ската строго видоспецифичны. Если у ската вторичные

ответвления напоминают зубы, то у акулы катран — это орнамент из стеблей с листьями, а у сельдевой и синей акул — сложное переплетение лент и стреловидных листьев.

Как акулам, так и скату свойственно равномерное распределение ольфакторных клеток на всем протяжении выстилки. Наличие крупных ядер, обладающих светлой карноплазмой и хорошо выраженным ядрышком, делает эти клетки чрезвычайно похожими на нервные клетки мозга. Количество чувствующих клеток несколько уменьшается по направлению к вершинам складок. Вершины складочек выстланы крупными секреторными клетками I типа, которые представляют в обонятельном эпителии акул основную массу слизиобразующих элементов.

В гистохимическом отношении ольфакторные клетки акул, как и костистых рыб, богаты протеинами и липидами [14, 15]. Распределение полисахаридов в опорных и ольфакторных клетках акул и ската совпадает с распределением общего белка и липидов, что закономерно для всех позвоночных [15—18]. Можно предполагать, что полисахариды обонятельной выстилки акул представлены в комплексе с белками и липидами.

В цитоплазме опорных клеток у рыб, обонятельный эпителий которых особенно беден слизистыми клетками (акула катран и скат), выявляются наиболее значительные количества полисахаридов и белково-липидных соединений, что подтверждает мысль об активном участии опорных клеток в выработке секрета у акул.

При сравнении строения обонятельной выстилки акул, пресноводных и морских костистых рыб [14, 19] выявляется четкая закономерность. По общей архитектонике обонятельный эпителий наиболее близок у акул и стерляди. Стерлядь, представитель отряда осетрообразных (*Acipenseriformes*), одна из древнейших рыб. По отдельным признакам в строении ее скелета и головы некоторые авторы [20] делают предположение о ее родстве с акуловыми.

В обонятельной выстилке у стерляди и акул хорошо выражена вторичная и слабее третичная складчатость. Чувствующие клетки располагаются по всей поверхности ее кроме вершин первичных и вторичных складочек, которые выстланы небольшим числом секреторных элементов I типа (рис. 3, а). Секреторные клетки II типа встречаются крайне редко в основном в углублениях между вторичными складочками. Обонятельный анализатор играет важную роль в процессе жизнедеятельности как тех, так и других рыб [8—10].

У костистых пресноводных и морских рыб, стоящих на более высокой, чем акуловые, ступени развития, вторичная складчатость, как правило, отсутствует (рис. 3, в). Из числа изученных нами рыб исключение составляют омуль байкальский [19] и сельдь тихоокеанская [14], оба из отряда сельдеобразных, у которых вторичная складчатость еще выражена достаточно хорошо (рис. 3, б). Наряду с инволюцией добавочной складчатости в обонятельном эпителии костистых рыб появляется значительное количество секреторных элементов как I, так и II типов (рис. 3, б, 3, в), а у отдельных морских рыб (терпуг, бычок) — секреторные клетки III типа и многоклеточные секреторные образования, напоминающие простую трубчатую железу земноводных [14].

Мы отмечали выраженную активизацию секреторных элементов обонятельной выстилки рыб при раздражении ее пахучими веществами [19]. Возможно, в процессе эволюции высота чувствительности обонятельного анализатора стала решаться не умножением числа чувствующих клеток за счет увеличения общей поверхности обонятельной выстилки, как это имеет место у акул и хрящевых ганноидов, а увеличением количества секреторных элементов и появлением новых их форм, которые, может быть, выполняют функцию своеобразных катализаторов химической реакции в механизме восприятия запахов.

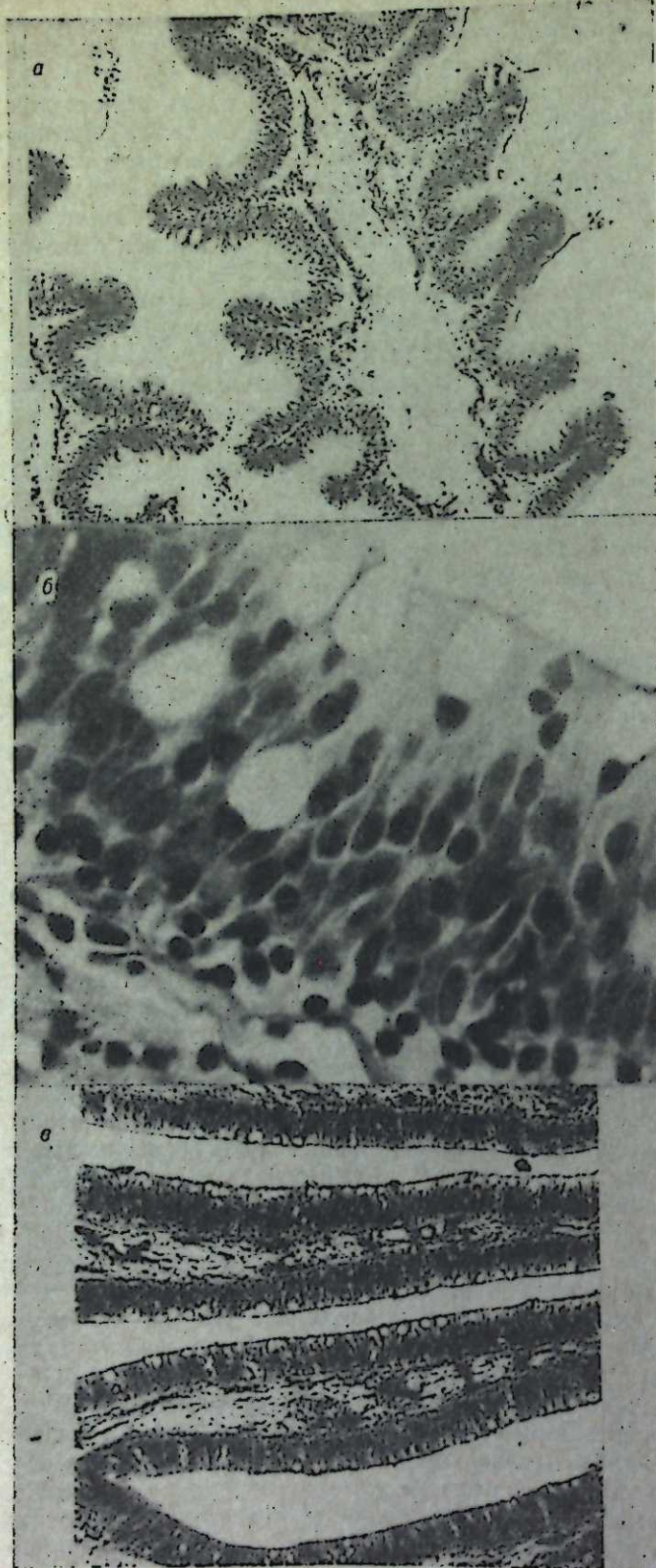


Рис. 3. Окраска эозин-гематоксилином.

а) обонятельный эпителий стерляди, ок. 8, об. 10; б) — обонятельный эпителий омуля, ок. 8, об. 45; в) обонятельный эпителий камбалы желтополосой, ок. 8, об. 10.

ВЫВОДЫ

1. У всех хрящевых рыб чрезвычайно велика общая площадь обонятельного эпителия благодаря умножению и ветвистости складочек стромы обонятельной розетки.
2. Ольфакторные клетки обонятельного эпителия акул и ската отличаются большей, по сравнению с костистыми рыбами, величиной.
3. Секреторные элементы в обонятельном эпителии акул и ската представлены секреторными клетками I и II типов.
4. Распределение белка, липидов и полисахаридов в обонятельной выстилке акул и ската идентично такому распределению у костистых рыб.

Институт биологии моря
ДВНЦ АН СССР, Владивосток
Институт цитологии и генетики
СО АН СССР, Новосибирск

Поступила в редакцию
6/III 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Догель А. С. 1886. Строение обонятельного органа у ганойдных и костистых рыб и амфибий. — Тр. общества естествоиспытателей при Казанском ун-те, 16, № 1, 3—82.
2. Третьяков Д. К. 1916. Органы чувств речной миноги. Одесса.
3. Винников Я. А., Титова Л. К. 1957. Морфология органа обоняния. М., «Медгиз».
4. Бодрова Н. В. 1965. Рецепторы химического чувства рыб. Тр. Ин-та внутр. вод АН СССР, вып. 9, 248—265.
5. Бронштейн А. А., Иванов В. П. 1965. Электрономикроскопическое исследование органа обоняния миноги. — Ж. эволюц. биохим. и физиологии, 1, № 3, 251—261.
6. Бронштейн А. А., Пяткина Г. А. 1966. Ультраструктурная организация волосков обонятельных клеток костистых рыб. — Цитология, 8, № 5, 642—645.
7. Линдберг Г. У., Легаза М. И. 1959. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. М.—Л., Изд-во АН СССР.
8. Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. М., «Сов. наука».
9. Чеботарева-Сергеева Л. И. 1971. Скаты. М., «Знание».
10. Шмальгаузен О. И. 1962. Морфологическое исследование обонятельных органов рыб. — Тр. Ин-та морфологии животных им. Северцова, вып. 40, 157—187.
11. Несторович М. А., Попова Н. И. 1972. Сравнительная морфология и гистохимия обонятельной выстилки некоторых морских рыб. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 95—101.
12. Бронштейн А. А. 1960. Цито- и гистохимическое исследование органа обоняния млекопитающих. — Цитология, 2, № 2, 194—200.
13. Бронштейн А. А. 1965. Гистохимия органа обоняния. — Архив анат., гистол., эмбриологии, 48, вып. 4, 106—116.
14. Попова Н. И. 1968. Автореф. канд. дисс. Новосибирск.
15. Попова Н. И. 1971. Сравнительная гистохимическая характеристика обонятельного эпителия некоторых пресноводных рыб. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 15, сер. биол. наук, вып. 3, 123—132.
16. Попова Н. И. 1972. Некоторые данные о перемещении липидов, белково-мукополисахаридных комплексов и кислой фосфатазы в обонятельном эпителии омуля байкальского под влиянием пахучих веществ. — Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 5, сер. биол. наук, вып. 1, 61—67.
17. Северцов А. Н. 1922. О положении хрящевых ганойдов в системе. Русск. зоол. ж., 3, вып. 1—2, 61—69.

M. A. Doroshenko, N. I. Tishchenko-Popova COMPARATIVE MORPHOLOGICAL AND HISTOCHEMICAL OLFACTORY EPITHELIUM OF SELACHOIDEI AND BADOIDEI

The morphological and histochemical characteristic of olfactory epithelium in three orders of *Selachoides* and one order of *Badoidei* is proposed.
The common regularities and the characteristic differences of architectonic of the olfactory layer have been noted in some representatives of freshwater and sea fishes such as *Chondrichthyes* and *Osteichthyes*.
The problem on possible role of the secretory elements of the olfactory epithelium in the process of odour sensation is being discussed.

УДК 557.1 : 578.087.9

Л. Е. СТЕФАНОВИЧ, С. М. САВЧЕНКО, Л. С. САНДАХЧИЕВ

МЕХАНИЧЕСКАЯ ОЧИСТКА
ACETABULARIA MEDITERRANEA
ОТ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ЗАГРЯЗНЕНИЙ

Исследована возможность удаления загрязняющей микрофлоры с поверхности клеток *Acetabularia mediterranea* путем встряхивания нативных или фиксированных глутаровым альдегидом растений с суспензией корундового или полиметилметакрилатного порошка. Путем применения изотопных методов показана высокая эффективность предлагаемого метода очистки для решения ряда биохимических задач.

Одноклеточная водоросль ацетабулярия — удобный объект для исследования разнообразных биологических проблем [1, 2]. Однако в технике экспериментальной работы с этим объектом до сих пор имеется ряд ограничений, что обусловлено, в частности, трудностью получения стерильной культуры и ее поддержания в течение длительного времени [3, 4]. Наибольшие затруднения при этом возникают при удалении микрофлоры с поверхности клеток [4].

Эти трудности частично удается избежать применением стерилизующих обработок непосредственно перед экспериментами или введением в культуральную среду антибиотиков на время опытов [4—7]. Однако при этом не исключается нарушение в обмене у самих растений, рекомендуемые обработки не универсальны: в каждом случае необходимо предварительно определять чувствительность микрофлоры к агентам [4].

В данной работе исследована возможность удаления бактериальных загрязнений с поверхности нативных и фиксированных клеток механической обработкой и показана эффективность такой очистки при проведении биохимических исследований на ацетабулярии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Водоросль ацетабулярию (*Acetabularia mediterranea*) выращивали по методу Кека [3].

Для синхронизации развития из растений длиной 35—40 мм на стадии образования мутовок или небольших шляпок получали фрагменты длиной 25—28 мм путем удаления апикальной части. Такие фрагменты культивировали 1—2 суток в обычных условиях и затем использовали для экспериментов [8].

Растения со смещенной в базальном направлении эндоплазмой получали центрифугированием [8].

При механической обработке растений использовали полиметилметакрилатный порошок марки «Л-1, Ширпотреб» (ПП) с диаметром сфер 100—200 мкм, который предварительно стерилизовали кипячением и промывали 50-кратным объемом культуральной среды, а также корунд марки «КЗ-7», помол № 14.

Очистка фиксированных растений. Растения фиксировали в охлажденном 1,0%-ном растворе глутарового альдегида в среде не менее суток, затем встряхивали с суспензией корунда в среде (1:2, в/в) в широкогорлом герметично закрытом сосуде при плотности растений не более 20 шт/мл и дважды промывали средой.

Очистка нативных растений. Растения встряхивали с суспензией ПП в среде (1:9, в/в) при плотности растений не более 20 шт/мл, дважды промывали средой и помещали в обычные условия культивирования.

Включение ^{14}C -валина и ^3H -уридина в растения и определение радиоактивности в ТХУ-осаждаемой фракции. Для включения радиоактивной метки в белки использовали ^{14}C -валин (0,5 мкС/мл, уд. акт. 100 мС/мМ), в РНК — ^3H -уридин (5 мкС/мл, уд. акт. 16 С/мМ) при плотности растений 20 шт/мл среды. Включение проводили в обычных условиях культивирования. Для определения включенной метки растения замораживали в жидком азоте и отрезали 5 фрагментов по 4 мм или общий 20 мм фрагмент со стороны апикального конца. Для каждого анализа брали не менее 20 растений. Фрагменты гомогенизировали в 5%-ной ТХУ, с 0,5 мг альбумина или РНК, добавляли две капли «хлорокса» (15%-ный гипохлорит) для обеспечения гомогената, далее отделяли и промывали осадок на ультрафильтрах АУФС (ЧССР) по стандартной методике. Радиоактивность измеряли на сцинтилляционном счетчике «Nuclear Chicago» типа Mark-2 в толуольном сцинтиляторе с эффективностью счета 90% для ^{14}C и 61% — для ^3H . Ошибка эксперимента составляла 15%.

Радиоавтография поперечных срезов ацетабулярии. После включения радиоактивной метки в течение 3 ч растения сутки фиксировали в 1,0%-ном глутаровом альдегиде, а затем 1 ч в растворе Карнуа. Далее готовили парафиновые срезы 5—10 мкм. Препараты покрывали жидкой эмульсией («М» — ГосНИИ Химфотпроект, Москва) и экспонировали две недели. После обычной процедуры проявления препараты окрашивали раствором метиленовой сини и заключали в бальзам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе мы попытались разработать процедуру удаления микрофлоры с поверхности клеток, которая позволила бы простым способом проводить очистку большого количества растений в стандартных условиях. Предварительные эксперименты показали, что встряхивание растений в суспензии мелкодисперсных порошков — наиболее приемлемый способ механической очистки. Используя микроскопический контроль, обнаружили, что уже после непродолжительного встряхивания (1—2 мин) с 10—30%-ной суспензией полиметилметакрилатного порошка или корунда на стебле клеток отсутствуют заметные скопления микроорганизмов.

При подобной обработке, как и при других механических воздействиях, наблюдается агрегация хлоропластов и цитоплазмы — контракция. Это обусловило проведение дальнейших экспериментов по очистке растений по двум направлениям: в одной серии исследовали очистку растений, фиксированных глутаровым альдегидом, во второй — возможность очистки нативных растений и влияние происходящей контракции на синтез белка в клетке. В обоих случаях очистку контролировали с помощью изотопных методов, наиболее чувствительных для нашего исследования при определении бактериальных загрязнений.

После фиксации глутаровым альдегидом растения полностью устойчивы к последующей механической обработке, при этом в процессе очистки не наблюдается разрывов или смещения фиксированной цитоплазмы.

На рис. 1 показана кинетика убыли ТХУ-осаждаемой радиоактивности в зависимости от времени встряхивания с корундом меченых по белку ^{14}C -валином и затем фиксированных раствором глутарового альдегида растений. ТХУ-осаждаемую фракцию анализировали в 20 мм фрагментах стебля. Уже через 1 мин наблюдается выход результатов на плато. Поскольку во всех исследованных интервалах времени очистки микроскопический анализ не выявляет

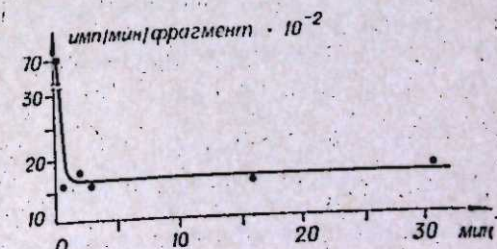


Рис. 1. Содержание ^{14}C -валина в ТХУ-осаждаемой фракции в зависимости от времени встряхивания меченых растений с корундом.

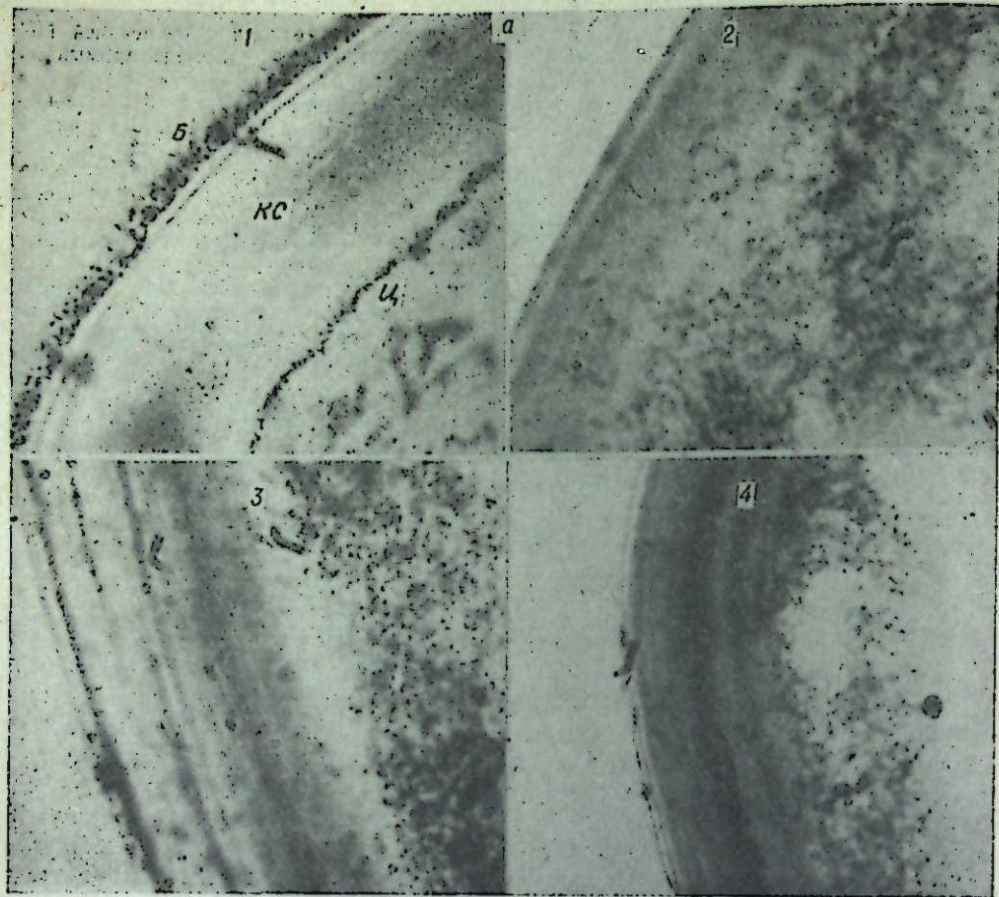


Рис. 2. Радиоавтографы поперечных срезов меченных ^{14}C -валином (а)

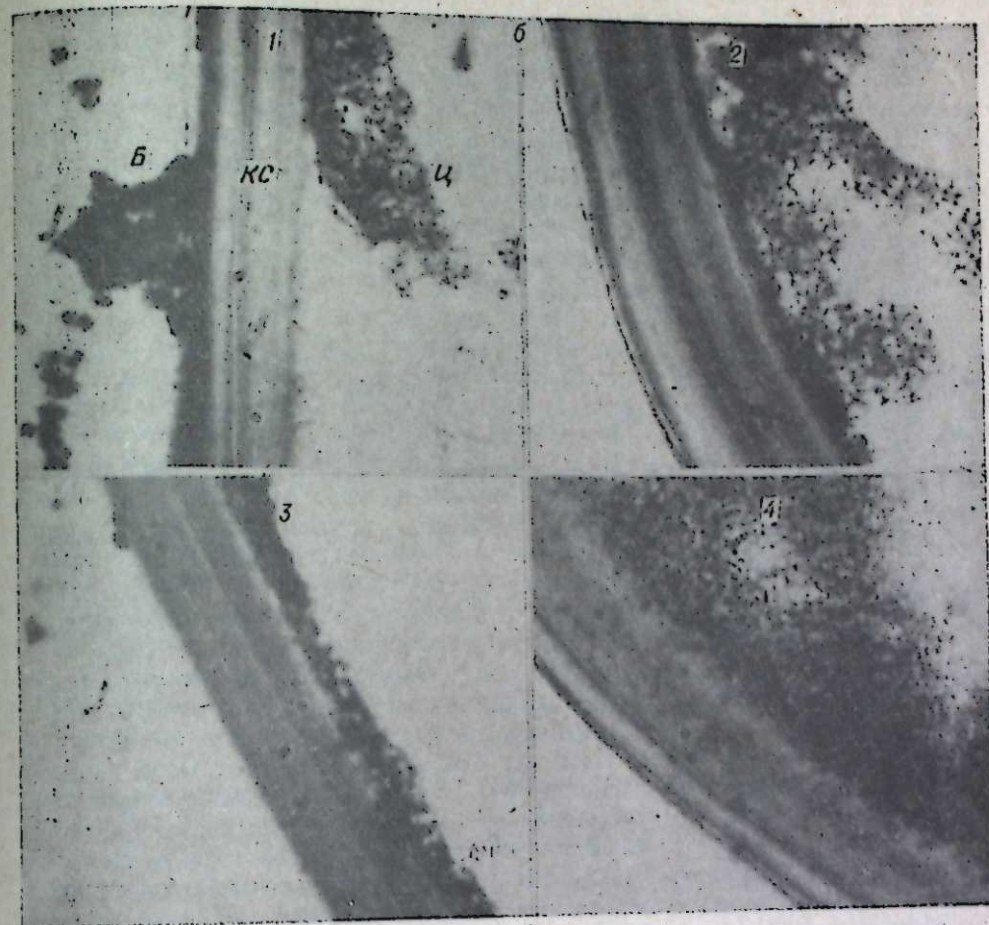
1 — включение предшественников, очистка отсутствовала; 2 — после включения предшественников предшественников через сутки после встряхивания растений с ПП; 4 — то же; что и в опыте 3, клеточная стенка,

разрывов клеточной стенки, полученные данные могут быть объяснены только удалением меченых бактерий с поверхности клеток. Этот вывод был подтвержден радиоавтографическим анализом поперечных срезов тех же растений, взятых на различных этапах очистки. Результаты исследований приведены на рис. 2. Видно, что до очистки на поверхности стебля обнаруживается значительная радиоактивность (рис. 2, а, 1), которая полностью удаляется через 3 мин суспендирования растений с корундом (рис. 2, а, 2). Аналогичные результаты были получены на растениях, меченых ^3H -уридином (рис. 2, б, 1, 2).

Таким образом, разница в содержании ТХУ-осаждаемой радиоактивности до и после очистки представляет уровень включения изотопов в бактериальные загрязнения на поверхности клеток. Эта величина значительно колеблется в зависимости от партии растений и может достигать более 90% от общего включения изотопов в ТХУ-осаждаемую фракцию.

Насколько существенно результаты включения предшественников белков и нуклеиновых кислот искажаются бактериальными загрязнениями, можно видеть на рис. 3, где представлены результаты анализа ТХУ-осаждаемой фракции в различных участках стебля до и после очистки корундом фиксированных растений.

При таком способе очистки не происходит полного удаления бактерий с ризоида, который у ацетабулярии представлен сложным пере-



и ^3H -уридином (б) растений после различных вариантов очистки.

фиксация растений глутаровым альдегидом и встряхивание 3 мин с корундом; 3 — включение по после включения предшественников обработка, как в опыте 2. Б — микрофлора, КС — Ц — цитоплазма.

плетением выростов в базальной части стебля. Остальная поверхность клеток оказывается полностью очищенной от микрофлоры. Это открывает возможности для экспериментального решения большого числа задач, в особенности по изучению синтеза белков и нуклеиновых кислот и локализации этих процессов в различных зонах клетки путем анализа ТХУ-нерастворимой фракции. Конечно, трудность удаления бактериальных загрязнений из ризоида не позволяет распространить такой подход на анализ этой зоны клетки, что ограничивает применение данного метода очистки.

В дальнейших экспериментах была исследована возможность механического удаления микрофлоры с поверхности нативных растений. Как уже отмечалось выше, наиболее существенным моментом в этом случае является контракция растений.

Корунд, повреждающий клеточную стенку нативных растений, был заменен полиметилметакрилатным порошком (ПП). Нативные растения исключительно устойчивы к обработке суспензией ПП. Уже через 2—3 ч после обработки они становятся равномерно зелеными и практически не отличаются по ходу дальнейшего морфогенеза от растений, не подвергавшихся механической обработке.

Радиоавтографический анализ показал, что встряхивание нативных растений с ПП в течение 2 мин практически полностью удаляет бактериальную пленку с поверхности клеток. Картина очищенных таким

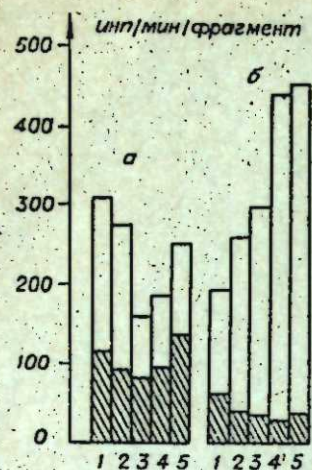


Рис. 3. Влияние очистки корундом меченных ^{14}C -валином (а) и ^3H -уридином (б) растений на распределение ТХУ-осаждаемой радиоактивности вдоль стебля. Предшественники включали: ^{14}C -валин — 3 ч, ^3H -уридин — 30 мин.

Заштрихованные участки — после очистки корундом. 1—5 — порядковые номера фрагментов от апикального конца. Длина фрагментов 4 мм.

распределения меченых ^{14}C -белков у экспериментальных и неочищенных контрольных растений, а также исключить возможные артефакты за счет появления микрофлоры в период после очистки и до включения аминокислоты, во всех случаях перед анализом проводили фиксацию и очистку корундом, как описано выше. На рис. 5 представлены результаты такого эксперимента, включающие анализ общих и мембранно-связанных белков, не смещаемых при центрифугировании растений. Можно видеть, что сразу после механической обработки включение ^{14}C -валина сильно замедлено, однако уже через 3 ч оно практически достигает величины включения в контрольные растения (рис. 5, а—в). Механическое воздействие на предварительно меченые ^{14}C -валином растения (рис. 5, г) дает картину распределения метки, весьма сходную с картиной, наблюдаемой для контрольных растений. Тем не менее очистка ПП вызывает определенные, хотя и незначительные изменения в характере распределения метки по стеблю.

Важный момент — возможность повторного появления микрофлоры на поверхности очищенных растений. Количественное исследование этого вопроса было проведено на растениях, в которые через сутки после очистки ПП включали ^{14}C -валин и анализировали сразу или после дополнительной очистки корундом. На различных партиях растений были получены величины включения в бактериальную пленку от 10

образом растений совпадает с картиной распределения метки у растений, дополнительно очищенных корундом после фиксации (рис. 2, а, 3, 4; б, 3, 4).

Влияние механической обработки было исследовано также по включению меченых предшественников после очистки. На рис. 4 приведен уровень включения ^{14}C -валина в растения в зависимости от времени встряхивания с ПП. В этом опыте включение ^{14}C -валина в растения проводили через сутки после очистки. Чтобы исключить влияние на результаты повторного появления микрофлоры, после включения проводили фиксацию глутаровым альдегидом и дополнительную очистку корундом. Видно, что в широком интервале времени механической обработки уровень включения ^{14}C -валина изменяется незначительно. Несколько больше его включение в обработанные растения по сравнению с контролем может быть объяснено устранением бактериальной конкуренции после очистки.

Для более детального изучения влияния условий очистки на синтез и стабильность белков было определено распределение меченых белков по стеблю после очистки меченых ^{14}C -валином растений, а также проведено включение ^{14}C -валина в клетки сразу и через 3 ч после очистки. Чтобы сопоставить картины

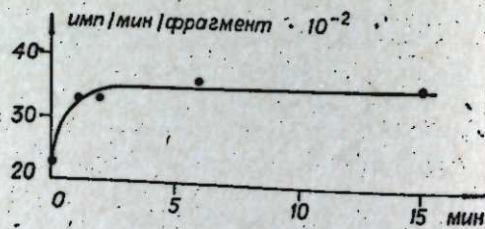


Рис. 4. Влияние времени встряхивания нативных растений с ПП на величину последующего включения ^{14}C -валина. Время включения 3 ч, размер анализируемых фрагментов 20 мм.

до 30% от общего включения ^{14}C -валина. Таким образом, повторное появление микрофлоры происходит быстро, что ограничивает время между очисткой и постановкой опытов и, кроме того, требует во всех случаях оценки уровня бактериальных примесей с применением методики очистки корундом фиксированных растений. Однако в целом ряде случаев, когда очистка нативных растений может быть проведена непосредственно перед экспериментом, например, при выделении оргanelл, белков и т. д., такой подход может быть рекомендован как наиболее простой и надежный способ удаления бактериальной пленки с поверхности стебля.

Предлагаемые в данной работе процедуры очистки нативных и фиксированных растений могут иметь самостоятельное значение при проведении биохимических опытов, а также стать полезным аналитическим приемом, позволяющим легко оценить степень загрязнения культуры поверхностной микрофлорой.

Выражаем глубокую благодарность Г. П. Ямполь за приготовление радиоавтографических препаратов.

Институт органической химии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
4/Х. 1974

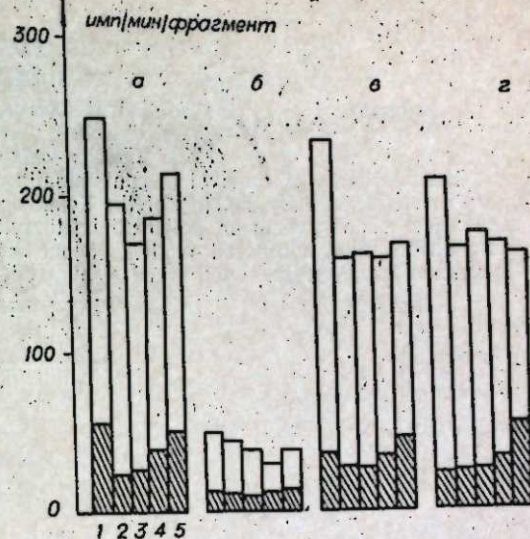


Рис. 5. Влияние обработки ПП на распределение вдоль стебля включенного в белок ^{14}C -валина.

Обработка ПП: а) отсутствовала; б) непосредственно перед включением ^{14}C -валина; в) за 3 ч до включения, г) сразу же после включения. Обозначения и длина фрагментов те же, что и на рис. 3. Заштрихованные участки — радиоактивность растений, центрифугированных после включения метки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Hämmerling J. 1963. Nucleo-cytoplasmic interactions in *Acetabularia* and other cells.—Ann. Rev. Plant Physiol., 14, 65—92.
2. Schweiger H. G. 1970. Regulatory problems in *Acetabularia*.—In: Biology of *Acetabularia* Acad. Press, N. Y., London, 3—12.
3. Keck K. 1964. Culturing and experimental manipulation of *Acetabularia*.—In: Methods in Cell Physiology. Acad. Press, N. Y., London, 189—213.
4. Lateur L., Bonotto S. 1973. Culture of *Acetabularia mediterranea* in the laboratory.—Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., 106, 17—38.
5. Бетина М. И., Языков А. А., Янушевич И. В., Зубарев Т. Н. 1973. Техника культивирования *Acetabularia mediterranea*.—Физиология растений, 20, 1075—1082.
6. Scherphard D. C. 1969. Axenic Culture of *Acetabularia* in a Synthetic Medium.—In: Methods in Cell Physiology. Acad. Press, N. Y., London, 3, 49—69.
7. Dillard W. L., Schweiger H. G. 1969. RNA Synthesis in *Acetabularia*. III. The kinetics of RNA Synthesis in Nucleate and enucleate cells.—Protosplasma, 67, 87—100.
8. Чиркова М. И., Пикалов А. В., Киселева Е. В., Бетина М. И., Христинкина Н. Б., Никоро З. С., Сагдахчиев Л. С. 1970. Субклеточная локализация морфогенетических факторов в *Acetabularia mediterranea*. Онтогенез, 1, 42—54.

PURIFICATION OF *ACETABULARIA MEDITERRANEA*
FROM BACTERIAL CONTAMINATIONS
BY MECHANICAL TREATMENT

The possibility of removal of contaminating microflora from cell's surface of *Acetabularia mediterranea* by shaking of the living or glutaric aldehyde fixed plants with the suspension of corundum or polymethylmethacrylic powder has been investigated. It is demonstrated, that aproposed method of purification is highly effective for the various biochemical experiments.

УДК 631.413.41

П. С. ПАНИН, И. Б. ДОЛЖЕНКО

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАСОЛЕННОСТИ И СОЛОНЦЕВАТОСТИ ПОЧВ
МЕТОДОМ ГИПСОВЫХ ВЫТЯЖЕК

Рассматривается метод одновременного определения солей и обменного натрия в одном образце почвы независимо от ее засоленности и карбонатности. Сущность его заключается в декантационном вытеснении солей и обменного натрия насыщенным титрованным раствором гипса.

Существующие методы анализов почв позволяют определять содержание солей и обменного натрия только раздельно. При этом вытеснение обменного натрия связано с предварительным удалением солей и карбонатов, что не обеспечивает надежных результатов анализа. С целью повышения достоверности данных лаборатории мелиорации почв Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР разработан метод одновременного определения содержания солей и обменного натрия в одном образце почвы независимо от ее карбонатности.

Сущность его заключается в декантационном вытеснении солей и обменного натрия насыщенным титрованным раствором гипса. При этом все легкорастворимые соли (хлориды и сульфаты натрия и магния, гидрокарбонаты и карбонаты щелочных металлов) переходят в раствор гипсовой вытяжки и легко определяются обычными методами.

Образец почвы растирается и просеивается через сито с отверстием в 1 мм. Навеска абсолютно сухой почвы берется в 25 г и помещается в стакан емкостью 300 мл; заливается насыщенным титрованным раствором гипса (250 мл), тщательно перемешивается и оставляется на ночь. На следующий день утром осветленный раствор через воронку с плотным фильтром сливается в колбу емкостью не менее 1000 мл. Оставшаяся в стакане почва второй раз заливается таким же объемом насыщенного раствора гипса, вновь тщательно перемешивается стеклянной палочкой и оставляется на 2—3 ч для оседания суспензии. Затем осветленный раствор сливается, и вся операция повторяется третий раз. В конце рабочего дня сливается третий настой раствора, а суспензия заливается четвертый раз гипсом и оставляется на ночь. На следующий день утром сливается последняя, четвертая, порция раствора.

Полученный раствор в объеме одного литра перемешивается, и в нем определяются HCO_3 , Cl' , SO_4 , Ca , Mg и $\text{Na} + \text{K}$ по раз-

Состав солей гипсовых и водных вытяжек солонцов и засоленных почв, мг-экв/100 г

Слой почвы, см	HCO_3	Cl'	SO_4	Ca	Mg	$\text{Na} + \text{K}$
----------------	----------------	--------------	---------------	-------------	-------------	------------------------

Содово-сульфатный солонец

10—20	$\frac{1,60}{4,00}$	$\frac{0,64}{1,20}$	$\frac{6,68}{7,99}$	$\frac{-36,00}{1,80}$	$\frac{12,80}{0,40}$	$\frac{30,52}{10,99}$
20—30	$\frac{1,60}{4,12}$	$\frac{1,04}{1,20}$	$\frac{12,04}{9,38}$	$\frac{-36,00}{0,30}$	$\frac{11,20}{0,42}$	$\frac{37,88}{13,98}$

Хлоридно-сульфатный солончак

10—20	$\frac{1,92}{0,80}$	$\frac{4,32}{5,60}$	$\frac{17,80}{15,08}$	$\frac{-5,72}{3,86}$	$\frac{11,24}{3,90}$	$\frac{18,52}{13,72}$
20—30	$\frac{1,82}{0,84}$	$\frac{10,58}{7,60}$	$\frac{39,80}{26,01}$	$\frac{-1,86}{7,26}$	$\frac{18,72}{6,48}$	$\frac{36,34}{20,71}$

Солончаковая почва

10—20	$\frac{1,96}{0,80}$	$\frac{8,64}{10,02}$	$\frac{2,74}{3,09}$	$\frac{-14,06}{2,94}$	$\frac{14,84}{1,76}$	$\frac{12,52}{9,21}$
20—30	$\frac{1,38}{0,80}$	$\frac{8,92}{9,92}$	$\frac{7,54}{8,21}$	$\frac{-14,44}{2,78}$	$\frac{15,72}{2,82}$	$\frac{16,56}{13,33}$

Примечание. Числитель — гипсовая, знаменатель — водная вытяжки.

ности или на пламенном фотометре. Результаты анализов пересчитываются в мг-экв/100 г почвы. В соответствии с титром гипса из полученных данных вычитаются внесенные $\text{SO}_4 \text{Ca}$.

При таком методе анализа все легкорастворимые соли переходят в раствор, а обменный натрий полностью вытесняется из почвы трехкратной декантацией. Четвертая декантация выполняется для большей надежности вытеснения обменного натрия. Вместе с натрием из поглощающего комплекса вытесняется и значительное количество обменного магния, больше всего при последних декантациях.

В качестве примера приведем анализы водных и гипсовых вытяжек содово-сульфатного коркового солонца с территории Сарыбалыкского совхоза Новосибирской области (см. таблицу).

Рассматривая эти вытяжки как многократно разбавленные сильно-щелочные почвенные растворы и сопоставляя в них анионы с катионами, нетрудно заметить, что преобладающая часть ионов водных вытяжек представлена солями Na_2SO_4 , NaHCO_3 , NaCl и только небольшая доля их (менее 1 мг-экв) приходится на гидрокарбонаты кальция и магния. На основании этих соотношений можно ожидать еще меньшей концентрации ионов щелочных земель непосредственно в почвенных растворах.

Благодаря такому соотношению ионов в почвенном растворе содово-сульфатных солончаков и солонцов легко вычислить количество обменного натрия $[\text{Na}]$ по составу солей в гипсовых вытяжках. Он находится по сумме ионов натрия за вычетом Cl' и SO_4 , т. е.

$$[\text{Na}] = (\text{Na} + \text{K}) - \text{Cl}' - \text{SO}_4$$

Засоленность почв с нейтральной реакцией и сумма натрия (в том числе обменного) определяются декантационным гипсовым методом в том же порядке. Однако солевой состав засоленных почв, имеющих нейтральную реакцию (или близкую к ней), полнее расшифровывается

при параллельном выполнении гипсовых и водных вытяжек. В этом случае по разности содержания натрия в гипсовой и водной вытяжках находится обменный натрий.

Многочисленные анализы тех и других вытяжек показали следующее. Из солончаков декантационной гипсовой вытяжкой извлекается SO_4 , Na и Mg^{++} больше, чем обнаруживается в водных вытяжках. Прибавка SO_4 образуется за счет растворения почвенного гипса, а Na и Mg^{++} — в результате вытеснения их из поглощающего комплекса. Кальций приливаемого гипсового раствора в этом случае расходуется на поглощение в небольшом количестве, а вытеснение поглощенного натрия идет в основном за счет расходования запасов почвенного гипса (см. таблицу).

При необходимости сокращения объема аналитических работ гипсовые вытяжки можно использовать для определения только одного натрия. Для этого высаживаются катионы щелочных земель, а общее содержание воднорастворимого и обменного натрия в пробе находится на пламенном фотометре.

В заключение отметим, что метод декантационных гипсовых вытяжек позволяет определять в одной навеске состав воднорастворимых солей и обменный натрий, тем самым исключается влияние пестроты распределения солей в почвенном образце на результаты анализа, достигается большая сопоставимость засоления почв с насыщенностью их обменным натрием.

По сравнению с водными вытяжками на определение засоленности солонцов гипсовым методом затрачивается меньше времени (декантация длится один день), вследствие чего снижается испарение раствора с кромок фильтра и поверхности суспензии в воронках и практически исключается искажение показателей анализа за счет повышения концентрации раствора вытяжек и поглощения углекислоты из воздуха.

Институт почвоведения и агрохимии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
22/IV 1974

P. S. Panin, I. B. Dolzhenko

DETERMINATION OF SALINITY AND SOLONETZICITY OF THE SOILS BY METHOD OF GYPSUM EXTRACTS

A method has been of the simultaneous determination of the salts and the exchangeable sodium in one soil sample irrespective of its salinity and solonetzicity. Its essence consists in the decantational replacement of the salts and exchangeable sodium by saturated and titrated gypsum solution.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 631.416.8 : (571.16)

Л. И. ИЗЕРСКАЯ, Г. Е. ПАШНЕВА

СОДЕРЖАНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В ИЛИСТОЙ ФРАКЦИИ ЧЕРНОЗЕМОВ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

В исследуемых почвах наблюдается биогенная аккумуляция меди, марганца, кобальта, цинка, свинца. Илистая фракция исследуемых почв характеризуется повышенным содержанием всех микроэлементов по сравнению с исходной почвой. Распределение содержания марганца и кобальта в илистой фракции в профиле черноземов четко дифференцировано, чего нельзя сказать относительно меди, свинца, цинка.

В сообщении приведены результаты исследований содержания и распределения марганца, меди, кобальта, цинка, свинца в илистой фракции, выделенной из 12 разрезов выщелоченных черноземов (см. таблицу).

Исследуемые почвы целинные, среднегумусные, среднемощные, тяжелосуглинистые, имеют слабокислую реакцию почвенного раствора; сумма поглощенных оснований колеблется в пределах 31,6—36,4 мг-экв/100 г почвы, глубина вскипания 80—95 см. Илистую фракцию выделяли по методу Горбунова [1]. Валовые формы Cu, Co, Zn, Pb определяли спектрографически соосаждением дитизонатов этих элементов на 2,4-динитроанилине из солянокислых растворов после разложения ила смесью плавиковой и серной кислот [2]. Концентрацию микроэлементов определяли по графикам $\Delta S - \lg C$ с пятью эталонами. Условия сжигания: $I=10-12$ А, $V=220$ В, ширина щели 0,015 мм, экспозиция ~2,5 мин. Mn определяли персульфатным методом. Рассчитывали средние содержания микроэлементов в перасчеленной почве и илистой фракции (X), коэффициенты варьирования (v, %), коэффициенты элювиально-аккумулятивного накопления для почвы и ила ($K_{ва}$), коэффициенты накопления (K_n) по Кошиору [3] — отношение содержания микроэлементов в иле каждого генетического горизонта к содержанию их в материнской породе исходной почвы.

Марганец на 39—43% сосредоточен в иле, причем наиболее обогащен марганцем ил аккумулятивного горизонта ($K_n=2,89$), что, вероятно, связано с наличием органико-минеральных веществ, обладающих значительной сорбционной способностью. Среднее же содержание марганца в иле черноземов выщелоченных постепенно снижается к материнской породе. Степень развития дернового процесса определяет более четкую дифференциацию марганца в иле, чем в почве, особенно это выражено в гумусовом горизонте ($K_{ва}=1,76$ и $1,37$ соответственно).

Медь на половину — треть содержится в илистой фракции. Степень накопления ее в иле относительно почвы определяется количеством ила, что очевидно, является следствием развития процессов дернового и лессивирования. Следует отметить, что в илистой фракции, в отличие от почвы, биогенная аккумуляция проявляется слабо, что, возможно, связано с различной степенью дисперсности органического вещества. Близкие значения коэффициента накопления в профиле исследуемых почв свидетельствуют о химической однородности ила. Как почве, так и илу свойственно низкое варьирование содержания меди.

Кобальт на 34—53% связан с илистой фракцией. Максимум его приходится на ил материнской породы, тогда как коэффициент накопления имеет максимальное значение в перегнойно-аккумулятивном горизонте. Кобальту, как и марганцу свойственна биогенная аккумуляция, причем степень ее для почвы выше, что, вероятно, объясняется степенью дисперсности органического вещества и большей способностью его к миграции с илом по сравнению с почвой. Варьирование содержания кобальта возрастает к материнской породе как в почве, так и в илистой фракции.

По процентному содержанию в иле цинка относительно почвы почвенный профиль подразделяется на две части: иллювиальную, где содержится 45—47% всего цинка, и верхний гумусовый горизонт, на который приходится 35% от его валового содержания. Распределение цинка по профилю в почве и иле имеет одинаковый характер, но тенденция к биогенной аккумуляции в почве выражена более четко. Варьирование содержания цинка в иле выше по сравнению с почвой.

Марганец, медь, кобальт, цинк, свинец в черно

Горизонт		Марганец					Медь				
		\bar{X} , мг/кг	σ , %	$K_{за}$	K_{II}	% в иле от почвы	\bar{X} , мг/кг	σ , %	$K_{за}$	K_{II}	% в иле от почвы
А	Почва Ил	652,7	7,7	1,37	2,09	41,1	26,0	9,2	1,20	1,33	29,9
		1000	9,5	1,76			28,9	11,9	1,02		
АВ	Почва Ил	575,5	7,0	1,21	1,60	41,9	24,6	10,6	1,13	1,37	38,0
		765,4	10,9	1,35			29,7	8,8	1,05		
В	Почва Ил	529,1	6,4	1,11	1,43	43,2	19,6	24,4	0,90	1,29	47,7
		686,6	8,0	1,21			28,1	10,3	0,99		
С	Почва Ил	477,3	7,7	1,0	1,19	39,0	21,7	17,8	1,00	1,31	43,0
		566,4	9,1	1,0			28,4	5,3	1,00		

Свинец подобно цинку по степени аккумуляции его в иле дифференцирует почвенный профиль на иллювиальную и перегнойно-аккумулятивную часть с содержанием соответственно 37 и 29% от его валового количества. Содержание свинца распределено по профилю в иле и почве аналогично: отмечается слабая биогенная аккумуляция. Накопление свинца в иле генетических горизонтов относительно содержания его в материнской породе незначительно.

Выводы

1. Медь, марганец, кобальт, цинк, свинец в выщелоченных черноземах Томской области на половину — треть сосредоточены в илстой фракции.
2. По степени возрастания биогенной аккумуляции микроэлементов в илстой фракции их можно расположить в ряд: свинец < медь < цинк < марганец < кобальт.

Томский государственный университет

Поступила в редакцию
18/II 1971

ЛИТЕРАТУРА

1. Горбунов М. И. 1963. Высокодисперсные минералы и методы их изучения. М., с. 194—199.
2. Иванов Д. Н., Иванова Н. Н., Орлова Л. П. 1965. Применение органических соосадовителей при определении микроэлементов Co, Cu, Ni, Pb, Sn, Zn, Cr, Mo, V, W в почвах. Почвоведение, 1, 85—89.
3. Connor J., Shimp N. F., Fedrow C. F. 1957. A spectrographic study of the distribution of trace elements in some podsolc soils. Soil Sci., 83, 65.

L. A. Izerskaya, G. E. Pashneva

CONTENTS OF MICROELEMENTS IN THE CHERNOZEM CLAY FRACTION OF TOMSK REGION

In the investigated soils the biogenic accumulation of copper, manganese, cobalt occurs. The alluvial-accumulative coefficients for these elements are positive, as for the lead and zinc, they are negative. The clay fraction of the investigated soils is characterized by the increased content of microelements as compared with the initial soil. The distribution of contents of manganese of silty fraction in the chernozem profile is clearly differentiated, but as for the copper, lead, cobalt, zinc, there is no clear differentiation in the investigated soils.

земах выщелоченных и их илстой фракции

	Кобальт					Цинк					Свинец				
	\bar{X} , мг/кг	σ , %	$K_{за}$	K_{II}	% в иле от почвы	\bar{X} , мг/кг	σ , %	$K_{за}$	K_{II}	% в иле от почвы	\bar{X} , мг/кг	σ , %	$K_{за}$	K_{II}	% в иле от почвы
А	8,8	13,9	1,83	2,19	34,5	43,2	18,1	1,13	1,48	35,2	35,2	24,1	1,12	1,21	29,1
АВ	7,1	20,5	1,60	1,92	40,2	37,8	14,8	0,98	1,41	45,0	32,3	31,2	1,02	1,18	36,3
В	6,7	25,5	1,40	1,75	41,7	37,7	12,5	0,98	1,36	46,2	33,5	26,8	1,06	1,17	36,6
С	4,8	26,6	1,00	1,60	52,7	38,4	13,8	1,00	1,43	47,0	31,5	18,1	1,00	1,14	37,3

УДК 576.809.518

Р. А. БАШМАКОВ, В. А. РОГИНСКАЯ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДРОЖЖЕЙ *SACCHAROMYCES CEREVISIAE* ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ АКТИВНОСТИ ГРИБОВ *HELMINTHOSPORIUM SATIVUM* P. K. ET B.

Предлагается нефелометрический метод определения антибиотических веществ грибов *Helminthosporium sativum* P. K. et B. с помощью микробного теста Краснодарской расы дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*.

При исследовании биотинсинтетической деятельности грибов *Helminthosporium sativum* P. K. et B. мы столкнулись с явлением антагонизма грибов и индикаторного организма, применяемого для количественного определения биотина [1], — дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Краснодарская раса). На этой основе отработан и предлагается для количественного определения антибиотической активности грибов *H. sativum* нефелометрический метод, основанный на подавлении роста тест-культуры в жидкой питательной среде под влиянием токсических выделений этих грибов.

Индикаторный организм *S. cerevisiae*, поддерживаемый на сусле агара, перед анализом переносится в жидкую питательную среду следующего состава: $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1 г, $(NH_4)_2SO_4$ — 3 г, KH_2PO_4 — 2,5 г, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ — 1 мг, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ — 0,1 мг, $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ — 0,85 мг, сахара — 20 г, тиамин — 4 мг, инозит — 10 мг, пиридоксин — 1,0 мг, пантотенат кальция — 0,5 мг, биотин — 0,1 мг, вода бидистиллят — до 1 л.

Все используемые соли — химически чистой квалификации. Витамины и микроэлементы удобно заготавливать в виде концентрированных растворов, хранить отдельно, стерильно в ампулах и при необходимости добавлять в основную среду.

Для приготовления дрожжевой суспензии на 0,5 л автоклавированной (0,5 атм, 20 мин) аналитической питательной среды указанного выше состава достаточно взять одну микробиологическую петлю тест-культуры 1—2-суточного возраста. После инокуляции колба с культурой ставится в термостат при 30°C на 12—16 ч (обычно на ночь) для предварительного подраживания дрожжей. Через указанный период инкубации 1 мл культуры, как правило, содержит 70—80 мкг молодых растущих клеток дрожжей. Полученная таким образом дрожжевая суспензия добавляется в пробирках соответствующим серийным разведениям культурального фильтра *H. sativum* и инкубируется при 30° в течение 18—24 ч с периодическим встряхиванием. По окончании инкубации нефелометрически учитывается количество дрожжей, выросших в пробирках при разных разведениях культурального фильтрата и определяется антибиотическая активность последнего.

Для примера рассмотрим ход определения антибиотической активности культуральной жидкости одного штамма *H. sativum*, выделенного в лаборатории фитопато-

Поэтому для некоторых двух физиологических состояний (1 и 2) можно записать следующую систему уравнений:

$$\varphi_{c1}n_c + \varphi_{j1}n_j = \Phi_1, \quad (1)$$

$$\varphi_{c2}n_c + \varphi_{j2}n_j = \Phi_2, \quad (2)$$

где Φ_1 и Φ_2 — общая фильтрация почки в том и другом состоянии; φ_{c1} и φ_{c2} — фильтрации одиночных клубочков в кортикальной группе нефронов; φ_{j1} и φ_{j2} — фильтрации одиночных клубочков в юкстамедуллярной популяции; n_c и n_j — численность клубочков в той и другой популяции. Сумму числа тех и других нефронов

$$n_c + n_j = N \quad (3)$$

можно считать величиной постоянной. Возможность выключения некоторых нефронов той или другой популяции при определенных воздействиях не меняет дела, так как это отразилось бы только на средней скорости фильтрации одиночного клубочка.

Искать решение системы уравнений (1) и (2) можно либо аналитически, либо графически. В данном случае не требуется высокой точности и предпочтение отдано графическому методу, так как он нагляден, позволяет вводить дополнительные условия, подобные уравнению (3), и оперировать с графиками с целью такой коррекции коэффициентов, которая приводила бы к решениям, имеющим смысл.

Заранее можно считать бессмысленным случай, когда прямые проходят параллельно друг другу на значительном расстоянии. Случай, когда прямые почти совпадают или пересекаются под малым углом, означает, что при переходе от одного состояния к другому СФОК для разных популяций или не изменилась, или изменилась пропорционально (без перераспределения). Подобные случаи не могут дать сколько-нибудь надежной информации о числе клубочков в популяции, а следовательно, не могут быть использованы и для оценки методики. Случай, когда прямые пересекаются под большим углом, соответствует значительному перераспределению фильтрации, и такие решения представляют наибольшую ценность с любой точки зрения. Разумеется, для того чтобы решение не утратило физиологический смысл, точка пересечений должна лежать в первом квадранте, в области, удовлетворяющей примерно таким условиям [1—3]:

$$30000 \leq N \leq 35000, \quad (4)$$

$$0,2 \leq \frac{n_j}{N} \leq 0,35 \quad (5)$$

(заштрихованное поле на рис. 1).

В настоящей работе использован числовой материал 7 работ, выполненных на белой крысе. Результаты графического решения систем уравнений сведены в таблицу. Первые шесть позиций таблицы относятся к попыткам разделения всей совокупности нефронов на две популяции, а позиция 7 — к случаю, когда выделялась еще и третья популяция — промежуточная. В последнем случае третьим уравнением системы служило условие

$$n_c + n_m + n_j = 33000, \quad (6)$$

и поскольку графическая интерпретация здесь затруднительна, решение получено аналитическим путем. В ряде случаев (в таблице они отмечены звездочкой) все исходные величины (т. е. фильтрации) даны в расчете на 1 г веса почки. Это не меняет дела, так как после деления обеих частей уравнения (1) или (2) на вес почки числа нефронов все равно относятся ко всей почке.

Из рассмотренных систем уравнений, соответствующих семи попыткам измерения СФОК в двух состояниях, четыре имеют бессмысленные решения (поз. 3, 4, 6, 7 в таблице). Одна дает сильно заниженный процент юкстамедуллярных клубочков (поз. 2), еще одна занижает общее число нефронов (поз. 5). Лишь одна из рассмотренных работ (поз. 1) дает и для общего числа нефронов, и для доли юкстамедуллярных клубочков значения, близкие к непосредственно измеряемым величинам и попадающие в область, определяемую неравенствами (4) и (5).

Рис. 1—3 представляют собой графические решения для трех характерных случаев: рис. 1 — попадание точки пересечения в область, описываемую неравенствами (4) и (5); рис. 2 — случай, когда выпадение точки пересечения из указанной зоны говорит об искажении истинных значений СФОК*, но не лишает результаты физиологического смысла; рис. 3 — случай, когда точка пересечения лежит за пределами первого квадранта, что лишает решение смысла (однако принципиально этот случай не отличается от предыдущего).

Существенное перераспределение фильтрации между группами клубочков происходит только однажды (поз. 1 в таблице, рис. 1), что соответствует переходу от диеты с низким содержанием натрия к диете с высоким его содержанием. Этот случай и дает, как уже указывалось, наиболее правдоподобную информацию о численности популяций. В остальных случаях, соответствующих переходу от контрольных

* Во всех случаях считаем, что измерение общей фильтрации выполнено с точностью, достаточной для того, чтобы считать ее числовое значение «истинным».

Решение системы уравнений (1) и (2) для нескольких случаев (белая крыса)

№ позиции	Источ-ник	Условия измерения	φ_{c1} мл/мин	φ_{c2} мл/мин	φ_{m1} мл/мин	φ_{m2} мл/мин	φ_{j1} мл/мин	φ_{j2} мл/мин	Φ_1 мл/мин	Φ_2 мл/мин	n_c	n_m	n_j	N	n_j/N %
1*	[4]	Безнатриевая диета, богатая натрием	23,5	38,1	—	—	0,94	—	—	—	23 300	—	6 700	30 000	22,3
2*	[5]	Контроль Гипертония	30,5	32,7	—	—	1,07	—	—	—	29 700	—	2 700	32 400	8,3
3**	[6]	Контроль Гипотония	32,7	21,6	—	—	0,94	—	—	—	—	—	—	—	—
4	[7]	Контроль Солевая нагрузка	27,9	52,4	—	—	0,87	—	—	—	35 800	—	—	—	—
5*	[8]	Водный диурез Антидиурез	62,1	50,9	—	—	1,14	—	—	—	14 200	—	8 400	22 600	27
6*	[9]	Контроль Волномокпансия	21,3	34,2	—	—	1,1	—	—	—	—	—	25 600	—	—
7	[10]	Водный диурез Антидиурез	24,5	21,4	27,0	27,6	0,8	—	—	—	51 200	—	12 050	—	—

* Величины фильтраций отнесены к 1 г веса почки.
** Для этого случая решение не приводится, так как линии практически параллельны.

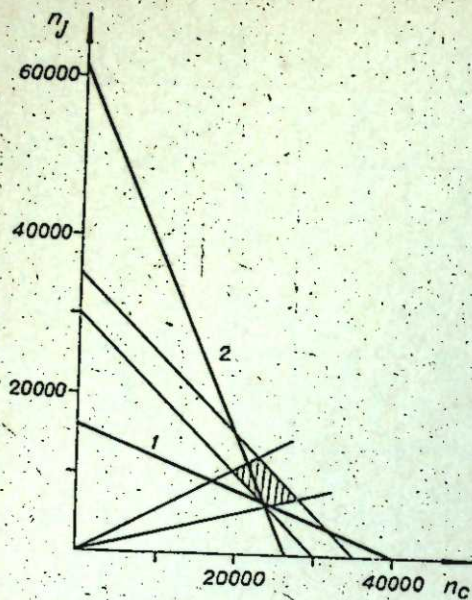


Рис. 1. Графическое решение системы уравнений, соответствующей поз. 1 в таблице.

1 — безнатриевая диета; 2 — диета, обогащенная натрием. Заштрихована область, определяемая неравенствами (4) и (5).

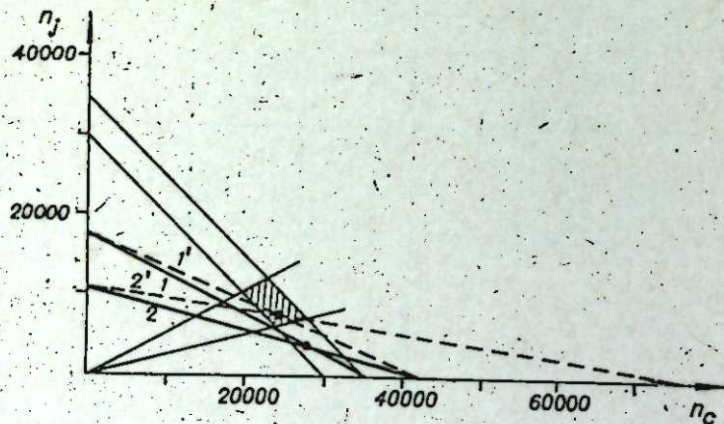


Рис. 2. Графическое решение системы уравнений, соответствующей поз. 2 в таблице.

1 — контроль; 2 — гипертония. Штриховые линии 1' и 2' построены так, чтобы точка пересечения P' попала в выделенную область.

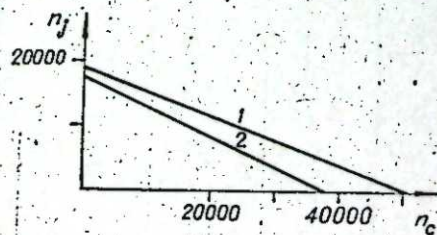


Рис. 3. Графическое представление случая (поз. 6 в таблице), когда точка пересечения лежит за пределами первого квадранта.

1 — линия, соответствующая контрольным условиям; 2 — линия, соответствующая волюмоэкспансии.

условий к гипертонии, гипотонии, волюмоэкспансии, солевой нагрузке и от водного диуреза к антидиурезу, угол, под которым пересекаются линии, невелик, что говорит лишь о слабом или недостоверном перераспределении фильтрующей активности клубочков. Два таких примера приведены на 2 и 3. Такого рода опыты непригодны для сколько-нибудь точной оценки численности нефронов той и другой разновидности.

Измерения СФОК в анализируемых работах выполнены в основном двумя методами: микропунктированием (поз. 1, 2, 5, 6 в таблице) и модифицированным методом Хайссена (поз. 3, 4, 7). Сделать достаточно строгий вывод о точности того и другого метода невозможно из-за наличия более важного фактора — физиологических условий, которые во всех использованных работах различны. Но тот факт, что ни в одном случае, когда применялся ферроцианидный метод, точка пересечения не лежит в первом квадранте, тогда как при микропунктировании это имеет место в трех случаях из четырех, склоняет к допущению, что метод микропунктирования обеспечивает большую точность.

Рис. 2, соответствующий поз. 2 в таблице, иллюстрирует еще одну возможность. Учитывая, что в этом случае СФОК юкстамедуллярных нефронов значительно выше, чем кортикальных, можно пренебречь ошибкой измерения для первых и, опираясь на фильтрацию глубоких нефронов, скорректировать результаты измерений для суперфициальных нефронов таким образом, чтобы точка пересечения прямых попала в область, соответствующую истинным значениям N и η_j/N . Практически в данном случае это означает вращение обеих прямых вокруг точек пересечения с осью ординат. Таким образом, можно найти новые значения отрезков на оси абсцисс, а по ним — скорректированные значения СФОК кортикальных нефронов, которые оказываются существенно ниже, чем измеренные. Возможность такого завышения при пунктировании проксимального отдела предполагалась [11], исходя из данных о хорошо развитой в суперфициальных нефронах авторегуляции на уровне одного нефрона [12]. Действительно, прерывание потока канальцевой жидкости между клубочком и началом дистального отдела, что имеет место при проксимальном пунктировании, должно вести к автоматическому увеличению фильтрации.

Таким образом, использованный в настоящей статье подход позволяет заключить, что техника измерения скорости фильтрации на уровне одиночного нефрона в настоящее время еще не обеспечивает точности, достаточной для вычисления процентного состава генеральной совокупности нефронов. Тем не менее графическая интерпретация двойных опытов дает определенные преимущества. Например, угол пересечения прямых очень наглядно характеризует перераспределение фильтрации между популяциями нефронов. В некоторых случаях графическое решение системы позволяет определить знак систематической ошибки и даже грубо оценить ее возможную величину. Наконец, попадание точки пересечения в определенную область (в случае, когда применяемое физиологическое воздействие достаточно различно популяциями нефронов, чтобы прямые имели заметно отличающийся наклон) может служить критерием пригодности методик, с помощью которых определяется фильтрация одиночных нефронов.

Институт физиологии
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
8/X 1973

ЛИТЕРАТУРА

1. Coelho J. B., Chien K.-C. H., Bradley S. E. 1972. Measurement of single-nephron glomerular filtration rate without micropuncture.— Amer. J. Physiol., 223, 832—839.
2. Kriz W. 1967. Der architektonische und funktionelle Aufbau der Rattenniere.— Z. Zellforsch., 82, 495—535.
3. Lechene C., Corby C., Morel F. 1966. Distribution des néphrons accessibles à la surface du rein en fonction de la longueur de leur anse de Henle, chez le Rat, le Hamster, le Merion et le Psammomys.— C. R. Acad. Sci., 262, 1126—1129.
4. Horster M., Thura K. 1968. Micropuncture studies on the filtration rate of single superficial and juxtamedullary glomeruli in the rat kidney.— Pflügers Arch., 301, 162—181.
5. Stumpe K. O., Lowitz H.-D., Ochwaldt B. 1969. Function of juxtamedullary nephrons in normotensive and chronically hypertensive rat.— Pflügers Arch., 313, 43—52.
6. Bonvalet J. P., Bencsáth P., de Rouffignac C. 1972. Glomerular filtration rate of superficial and deep nephrons during aortic constriction.— Amer. J. Physiol., 222, 599—606.
7. De Rouffignac C., Bonvalet J. P. 1970. Variations in glomerular filtration rate of single superficial and deep nephrons under various conditions of sodium intake in the rat.— Pflügers Arch., 317, 141—156.

8. Jamison R. L. 1972. Evidence for functional intrarenal heterogeneity obtained by the micropuncture technique.—Yale J. Biol. Med., 45, 254—262.
9. Jamison R. L., Lacy F. B. 1971. Effect of saline infusion on superficial and juxtamedullary nephrons in the rat.—Amer. J. Physiol., 221, 690—697.
10. Davis J. M., Schnermann J. 1971. The effect of antidiuretic hormone on the distribution of nephron filtration rates in rats with hereditary diabetes insipidus.—Pflügers Arch., 330, 323—334.
11. Schnermann J., Davis J. M., Wunderlich P., Levine D. Z., Horster M. 1971. Technical problems in the micropuncture determination of nephron filtration rate and their functional implication.—Pflügers Arch., 329, 307—320.
12. Thureau K. 1967. Nature of autoregulation of renal blood flow.—Proc. 3rd Congr. Nephrol., Washington, 1966, 1, 162—173 (Karger, Basel/N. Y.).

V. G. Rozin

ON THE PROBLEM
OF SINGLE GLOMERULAR FILTRATION RATE
IN DIFFERENT NEPHRON POPULATIONS
ANALYSIS OF RESULTS OF SEVERAL EXPERIMENTAL WORKS

An attempt was made to analyse the results of some experimental works concerned with measuring of the filtration rates of the cortical and juxtamedullary glomeruli and the total kidney filtration during two different physiological states. These results were used for the composition of equation systems respecting the numbers of these two types of glomeruli. By solution of these equation systems it was shown that in many cases these results have no physiological sense because of high systematic error of the methods used.

УДК 591.51+612.8.015

Э. М. НИКУЛИНА, В. И. АРАВ

РОЛЬ ЯДРА ШВА СРЕДНЕГО МОЗГА
В РАЗЛИЧНЫХ ФОРМАХ АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ
САМЦОВ БЕЛЫХ КРЫС

В работе был поставлен вопрос, как влияет разрушение срединного ядра шва среднего мозга, специфически понижающего уровень серотонина в переднем мозге, на агрессивное поведение самцов белых крыс линии Вистар. Для измерения агрессивного поведения использовались тесты: убийство мышей крысами, внутривидовая агрессия самцов, защита территории, реакция на перчатку. Разрушение ядра шва среднего мозга увеличивало убийство мышей, не влияя на агрессию самцов, защиту территории и реакцию на перчатку. Обсуждается участие серотонина в проявлении агрессии хищника.

Ядро шва среднего мозга (nucleus medianus raphe) представляет собой основное скопление в мозге серотониновых нейронов, посылающих терминали в передние отделы мозга [1]. Разрушение этой группы клеток вызывает падение в переднем мозге исходного уровня серотонина на 50—70%, не изменяя содержания катехоламинов [2]. Этот метод хронического снижения уровня серотонина в мозге широко используется для изучения роли серотонина в различных физиологических процессах.

В последние годы появились данные, свидетельствующие о том, что избыток или недостаток серотонина в организме может вызывать сдвиги, в частности, в агрессивном поведении. Так, установлено, что уровень серотонина лимбических структур во время тестирования на агрессивное поведение значительно изменяется от теста к тесту [3], что указывает на его роль в обучении и агрессивных состояниях. Изоляция мы-

шей, ведущая к появлению агрессивности, сопровождается снижением обмена серотонина в ряде областей мозга [4]. И, наконец, показано, что после введения предшественника серотонина — 5-окситриптофана — крысы, которые ранее были «крысами-убийцами», перестают убивать мышей [5].

Представлялось интересным исследовать одновременно различные агрессивные реакции крыс при центральном снижении уровня серотонина, поскольку нет четких данных о его влиянии на разные формы агрессивности у одних и тех же животных. В то же время накапливаются сведения о том, что агрессивность далеко не однородна по своим механизмам [6].

Методика

В опытах использовали половозрелых самцов белых крыс линии Вистар весом 220—230 г. Срединное ядро шва среднего мозга разрушали в стереотаксическом аппарате под нембуталовым наркозом, по координатам атласа [7]. Ток коагуляции был равен 1,5 мА, время коагуляции 1 мин. После окончания опыта животных забивали и проводили морфоконтроль на точность локализации разрушения структуры.

Были применены широко используемые тесты агрессивного поведения: убийство мышей крысами, защита территории, внутривидовая агрессия самцов и реакция на перчатку.

Тестирование на агрессивное поведение проводили до и после операции, не более двух тестов в течение дня. Крыс предварительно рассаживали в отдельные клетки. Тесты на агрессивное поведение ставили спустя 10—15 дней после операции, так как показано, что уровень серотонина после коагуляции достигает минимума на 8—12-й день [2]. Для проведения теста на убийство мышей, которое расценивают как «агрессию хищника» [6], к опытной крысе подсаживали взрослую белую мышь на 40 мин. Если крыса убивала мышь, то последнюю сразу убирала из клетки, не допуская, чтобы крыса ее съела.

Тест на защиту территории ставили в клетках опытных животных, подсаживая к ним взрослых самцов. При этом регистрировали позы «боксер» и нападения. Внутривидовую агрессию самцов изучали, саживая опытных самцов по парам в нейтральные клетки. Здесь также регистрировали позы «боксер» и нападения партнеров. Продолжительность тестов внутривидовой агрессии и защиты территории 40 мин. Реакцию на перчатку наблюдали, медленно отодвигая крысу внутрь клетки. Каждый вид тестов ставили по 3 раза до и после операции.

Результаты и обсуждение

Агрессивность интактных самцов белых крыс во всех видах тестов была небольшой. Реакция на перчатку вообще отсутствовала.

Разрушение срединного ядра шва среднего мозга меняло обычное поведение крыс: они становились беспокойными, «рыскали» по клетке, у них резко повышалась двигательная активность. Это изменение поведения было особенно выражено в первую неделю после операции, ко времени тестирования животные несколько успокаивались. Коагуляция ядра шва отчетливо повлияла и на агрессивность животных. До операции ни одна из крыс не убивала мышей, после операции у них появлялась ярко выраженная агрессивность по отношению к мышам: из 21 крысы с полной коагуляцией ядра шва 52% становились убийцами мышей:

Серия	Кол-ч. животных	Кол-ч. «крыс-убийц»	% «убийц» от общего числа
Контроль (интактные) животные	21	0	0
Опыт	21	11	52

$p < 0,01$

Почти все крысы убивали мышей сразу же после подсаживания. Но не во всех тестах крысы, убивающие мышей, делали это постоянно. Примерно половина оперированных «крыс-убийц» убивала мышей при каждом тестировании.

Внутривидовая агрессия самцов в послеоперационных тестах имела некоторые, правда недостоверные, отличия от агрессии интактных животных (см. таблицу). После разрушения ядра шва среднего мозга крысы становились более раздражительными, и нападения партнеров носили более агрессивный характер. При послеоперационном тестировании обычные позы «боксер» сопровождалась визгом, наскоками и покусыванием. Однако в тестах на защиту территории коагуляция не меняла поведения, при подсаживании к опытным крысам интактных партнеров первые почти не проявляли агрессивности в защите своей территории.

Внутривидовая агрессия самцов белых крыс и защита ими территории при разрушении ядер шва среднего мозга

Серия	Внутривидовая агрессия		Защита территории	
	колич. животных	число нападений у каждой пары за тест	колич. животных	число нападений у каждой пары за тест
Контроль (интактные животные)	26	4,5±1,1	26	2,4±0,4
Опыт	12	10±3	13	1,6±0,4

$p > 0,05$

В то же время реакция на перчатку совершенно не менялась: она полностью отсутствовала у всех крыс как до, так и после разрушения ядра шва среднего мозга. Результаты данной работы свидетельствуют о том, что разрушение ядра шва среднего мозга и возникающее при этом понижение уровня серотонина в переднем мозге заметно влияют на агрессивное поведение самцов белых крыс. После снижения уровня серотонина в мозге крысы, ранее никогда не нападавшие на мышей, начинают убивать мышей. Каждая вторая из опытных крыс проявляет хищническую агрессию по отношению к мышам. Это вполне согласуется с данными работы [8], где понижение уровня серотонина после введения пара-хлорфенилаланина, который специфически блокирует синтез серотонина, отчетливо развивало активное убийство мышей крысами. Недостаток серотонина в головном мозге у крыс, по-видимому, снимает его тормозящее влияние на хищническую агрессию. Повышение уровня серотонина введением его предшественника — 5-окситриптофана — блокировало убийство мышей крысами [5].

Некоторое увеличение внутривидовой агрессии между самцами, вероятно, связано с повышенным болевой чувствительности, которая наблюдается после коагуляции ядра шва среднего мозга [9]. Получив болевое ощущение, крысы становились раздражительными, чем и объясняется, по-видимому, большая частота нападений. Снижение уровня серотонина в переднем мозге крыс не влияло на тесты защиты территории и на реакцию на перчатку.

Полученные данные подтверждают выдвинутое предположение [6] о том, что различные виды агрессии имеют разные физиологические и нейрохимические субстраты. По-видимому, серотонин головного мозга имеет существенное значение для проявления агрессивности хищника. В то же время уровень этого биогенного амина не играет заметной роли в таких видах агрессивности, как внутривидовая агрессия самцов, защита территории и реакция на перчатку.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
11/IV 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Dahlström A., Fuxe K. 1965. Evidence for the existence of monoamine-containing neurons in the central nervous system. I. Demonstration of monoamines in the cell bodies of brain stem neurons.—Acta Physiol. Scand., 62, suppl. 232. 5—55.
2. Kostowski W., Giacalone E., Garattini S., Valzelli L. 1968. Studies on behavioral and biochemical changes in rats after lesion of midbrain raphe.—Europ. J. Pharmacol., 4, 371—377.
3. Eleftheriou B., Church R. 1968. Brain level of serotonin and norepinephrine in mice after exposure to aggression and defeat.—Physiol. & Behav., 3, 977—980.
4. Giacalone E., Tansella M., Valzelli L., Garattini S. 1968. Brain serotonin metabolism in isolated aggressive mice.—Biochem. Pharmacol., 17, 1315—1327.
5. Kulkarni A. S. 1968. Muricidal block produced by 5-hydroxytryptophan and various drugs.—Life sci., 5, 125—128.
6. Moyer K. E. 1968. Kinds of aggression and their physiological basis.—Commun. Behav. Biol., 2, 65—87.
7. König I. F., Klippel R. A. 1963. The rat brain. Ed. by The Williams & Wilkins company, Baltimore.
8. Sheard M. H. 1969. Effect of p-chlorophenylalanine on behavior in rats: relation to brain serotonin and 5-hydroxyindolacetic acid.—Brain Res., 15, 524—528.
9. Harvey I. A., Lints C. E. 1971. Lesion in the medial forebrain bundle: relationship between pain sensitivity and telencephalon content of serotonin.—J. Comp. Physiol., 74, 28—36.

E. M. Nikulina, V. I. Aray

ROLE OF NUCLEUS MEDIANUS RAPHE
IN DIFFERENT FORMS AGGRESSIVE BEHAVIOUR
OF WHITE RAT MALES

The lesion of nucleus medianus raphe specifically decreased the level of serotonin in forebrain. The influence on aggressive behaviour of white Wistar rats of this procedure is considered. The aggressive behaviour of male rats was evaluated by the widespread next tests: mouse-killing test, intermale aggression, territorial aggression and glove test. The lesion of nucleus medianus raphe increased mouse-killing, but has no influence in intermale aggression, territorial aggression and glove test. The role of serotonin in mouse-killing behaviour is discussed.

УДК 612.014.461+612.015.31+612.46+577.15

Т. Е. ГОРЮНОВА, Н. А. ДРОБЫШЕВСКАЯ, В. П. КЛИМОВА, Л. Ф. НИКИФОРОВСКАЯ

АКТИВНОСТЬ ГИАЛУРОНИДАЗЫ
В ФУНКЦИОНАЛЬНО РАЗЛИЧНЫХ ЗОНАХ
ПОЧЕЧНОЙ ТКАНИ БЕЛЫХ КРЫС И КРОЛИКОВ

Изучалась активность гиалуронидазы в гомогенатах почечной ткани белых крыс и кроликов. Установлено, что гиалуронидазная активность различных в функциональном отношении участков почек неодинакова. Наиболее высокие значения активности обнаружены в сосочке почки (38,08 мкг п-ацетилглюкозамина/мг белка у крыс и 47,08 — у кроликов); по направлению к коре гиалуронидазная активность значительно снижается (до 10,75 мкг п-ацетилглюкозамина/мг белка у крыс и до 21,58 — у кроликов). Полученные результаты обсуждаются в связи с представлением о роли гиалуронидазы и кислых мукополисахаридов в регуляции процесса дистальной реабсорбции воды.

Согласно гипотезе А. Г. Гинецкинского, в осуществлении механизма действия антидиуретического гормона на почку млекопитающих непосредственное участие принимает система гиалуронидаза — кислые мукополисахариды.

Кислые мукополисахариды выделены из почечной ткани, изучено их количественное содержание, фракционный состав и распределение по морфологическим структурам почки [1—5].

Гиалуронидаза обнаружена в почечной ткани [6—8] и моче [9—11], однако сведений о локализации муколитического фермента в почке недостаточно [8]. В связи с этим целью настоящего исследования явилось изучение активности тканевой гиалуронидазы в функционально различных зонах почки у интактных животных.

Материал и методы

Активность гиалуронидазы определяли на тканевых гомогенатах почек белых крыс линии Вистар и кроликов породы Шиншилла. Белых крыс (самцы весом 220,0—250,0 г) забивали декапитацией, кроликов (самцы весом 2,5—3,0 кг) — внутривенным введением раствора тиопентала натрия (100 мг/мл). Почки каждого из исследуемых животных через канюлю, введенную в аорту, промывали физиологическим раствором, охлажденным до 4°C, после чего выделяли сосочки, наружное мозговое вещество и зону коры. При исследовании почечной ткани белых крыс для одного определения ферментативной активности экспериментальный материал объединяли от пяти животных.

Активность в тканевых гомогенатах почек определяли по методу Боллета [6] в условиях 18-часового гидролиза и выражали в мкг п-ацетилглюкозамина на 1 мг белка. Амниосахар определяли по Моргану и Эльсону [12] в модификации Рейсига [13]. В качестве субстрата использовали натриевую соль гиалуронової кислоты, по-

лученную из лупочных канатиков новорожденных по методу С. С. Костенко [14]. Концентрацию белка определяли по Лоури [15].

Полученные результаты обрабатывали по методу малых выборок с расчетом критерия достоверности по Стьюденту.

Результаты и обсуждение

Наибольшая активность гиалуронидазы в почках белых крыс была обнаружена в сосочке (см. таблицу). Резкое понижение ферментативной активности отмечалось в зоне наружного мозгового вещества, в коре активность гиалуронидазы оказалась несколько выше по сравнению с наружным мозговым веществом, но значительно меньше, нежели в сосочке.

У кроликов наибольшая гиалуронидазная активность определена также в сосочке почки, в коре ферментативная активность почечной ткани существенно понижалась.

Активность гиалуронидазы в различных зонах почечной ткани белых крыс и кроликов (мкг п-ацетил-Д-глюкозамина/мг белка)

Зона почечной ткани, число опытов	Белая крыса		Кролик	
	гиалуронидазная активность	P	гиалуронидазная активность	P
Сосочек, n=6	38,08±5,59	P<0,01	47,08±9,79	P>0,05
Наружное мозго- вое вещество, n=8	4,23±0,52		29,85±7,04	
Кора, n=9	10,75±0,71	P<0,01	21,58±2,86	P>0,05

Несмотря на некоторые различия в абсолютных показателях гиалуронидазной активности почек белых крыс и кроликов, тенденция в ее изменении остается одинаковой для изучаемых видов животных: наиболее высокой гиалуронидазной активностью обладает почечная ткань в области сосочка.

Полученные в настоящей работе результаты исследования согласуются с данными других авторов [16], отметивших аналогичный характер распределения активности в почечной ткани белых крыс: максимальную в области сосочка и минимальную в области коры.

Такое распределение гиалуронидазной активности, видимо, не случайно и должно иметь определенную связь с функциональными особенностями соответствующих областей почечной ткани.

Характер распределения гиалуронидазной активности в различных зонах почечной ткани соответствует распределению концентрации кислых мукополисахаридов. Высокое содержание кислых МПС, являющихся субстратом для гидролитического действия фермента, обнаружено в сосочке почки как у белых крыс [3, 4], так и у кроликов [5]. Таким образом, в сосочке почки, где осуществляется интенсивный транспорт воды и ионов между различными отделами канальцев (петлями Генле, собирающимися трубочками) и прямыми сосудами мозгового вещества, а скорость потока жидкости способна меняться под влиянием гормональных стимулов, обнаружено наибольшее скопление кислых мукополисахаридов и наиболее высокая активность тканевой гиалуронидазы.

Концентрацию высокополимерных кислых МПС в интерстиции этой зоны можно считать вполне достаточной для формирования трехмерного гелевого фильтра [17], обеспечивающего водонепроницаемость канальцевых структур. Гиалуронидаза, вызывая деполимеризацию и гидролиз кислых МПС и нарушая вследствие этого трехмерность структуры мукополисахаридов, видимо, способна тем самым обусловить повышение проницаемости интерстиция для движения воды по осмотическому градиенту. Изложенные соображения позволяют заключить, что высокая гиалуронидазная активность в почечной ткани и скопление кислых мукополисахаридов в сосочковой зоне, где локализован концентрирующий механизм, свидетельствуют о существенной роли муколитической системы в регуляции процесса реабсорбции осмотически свободной воды.

Институт цитологии и генетики
СО АН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
16/VII 1974

ЛИТЕРАТУРА

1. Dicker S. E., Franklin C. S. 1966. The isolation of hyaluronic acid o. chondroitin sulphate from kidneys a. their reaction with urinary hyaluronidase.—J. Physiol. (Engl.), 186, 110—118.
2. Castor P. M., Green J. A. 1968. Regional distribution of acid mucopolysaccharides in the kidney.—J. Clin. Invest., 47, 2125—2132.
3. Никифоровская Л. Ф., Виноградов В. В., Розин В. Г., Батенко Л. И. 1971. Кислые мукополисахариды почек грызунов.—Докл. АН СССР, 200, 4, 986—989.
4. Никифоровская Л. Ф. 1971. Кислые мукополисахариды почки белой крысы.—Вопр. мед. химии, 17, 3, 282—285.
5. D. van Praag, Stone A. L., Richter A. J., Farber S. J. 1972. Composition of glucosaminoglycans (mucopolysaccharides) in rabbit kidney. Biochem. Biophys. Acta, 273, 149—156.
6. Bollet A. J., Bonner W. M., Nance J. L. 1963. The presence of hyaluronidase in various mammalian tissues.—J. Biol. Chem., 238, 11, 3522—3527.
7. Баев А. А. 1967. Биохимическая характеристика гиалуронидазы тканей животного организма.—Докл. АН СССР, 172, 720—722.
8. Bowness J. M., Carpenter N., Barry D. N. 1971. Increased subcellular hyaluronidase in the rat after hydrocortisone injection.—Can. J. Biochem., 49, 12—18.
9. Гинецинский А. Г., Бройтман А. Я., Иванова Л. Н. 1954. Гиалуронидазная активность мочи человека.—Бюлл. exper. биол. и мед., 38, 8, 37—39.
10. Гинецинский А. Г., Иванова Л. Н. 1958. Роль системы гиалуронового кислоты — гиалуронидаза в процессе реабсорбции воды в почечных канальцах.—Докл. АН СССР, 119, 5, 1043—1045.
11. Гинецинский А. Г. 1964. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.—Л., с. 411.
12. Morgan W. T. J., Elson L. A. 1934. Цит. по: Методы химии углеводов, 1967. М., «Мир», с. 52.
13. Reissig J. L., Strominger J. L., Leboir L. F. 1955. A modified colorimetric method for the estimation of N-acetylamino sugars.—J. Biol. Chem., 217, 959—966.
14. Костенко С. С. 1953. Новый метод получения гиалуронової кислоты.—Вопр. мед. химии, 6, 114—116.
15. Lowry O. H., Rosebrought N. J., Farr A. L., Randall R. J. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent.—J. Biol. Chem., 193, 1, 265—267.
16. Bowness J. M., Barry D. N. 1972. Hydrocortisone a. the distribution of hyaluronidase, mucopolysaccharide, uronic acid a. acid phosphatase in the rat kidney.—Canad. J. Biochem., 50, 610—614.

T. E. Goryunova, N. A. Drobishevskaya, V. P. Klimova,
L. Ph. Nikiforevskaya

ACTIVITY OF HYALURONIDASE IN DIFFERENT FUNCTIONAL REGIONS OF TISSUE FROM KIDNEY OF RATS AND RABBITS

The activity of hyaluronidase in tissue of homogenates from kidneys of rats and rabbits were studied. The highest activity of hyaluronidase was found in the papillary region (38,08 mkg N—acetylglucosamine per mg protein from rat tissues and 47,08 mkg N—acetylglucosamine per mg protein from rabbit tissues), whereas in the renal cortex the activity of hyaluronidase was far less (from 10,75 mkg N—acetylglucosamine) mg protein from rat tissue and to 21,58 mkg (mg protein in rabbit kidney). These results are discussed in connection with the conception on the role of hyaluronidase and the glucosaminoglycans in the regulation of the distilled water reabsorption.

Н. В. ВОЛЬФ, В. П. ЛЕУТИН, С. Б. ЦВЕТОВСКИЙ

ИЗМЕНЕНИЯ СЕРДЕЧНОГО РИТМА КАК ИНДИКАТОР КАЧЕСТВА ЭМОЦИОНАЛЬНОЙ РЕАКЦИИ

В хронических экспериментах на крысах зарегистрированы сердечный и двигательный компоненты условной эмоциональной реакции. После 10 сочетаний тона с болевым электрокожным раздражением у всех исследованных животных вырабатывались условно-рефлекторная брадикардия и условная двигательная реакция, возникающая во временном интервале пропущенного в контроле безусловного стимула. Показано, что условно-рефлекторная брадикардия не связана с двигательной активностью животных, а является индикатором эмоциональной реакции страха.

Вегетативные показатели могут быть использованы для объективной оценки степени эмоционального напряжения [1]. Однако до сих пор нет однозначных данных о наличии специализированных вегетативных сдвигов, позволяющих судить о качестве эмоции. В силу высокой чувствительности к изменениям функционального состояния организма в качестве объективного критерия эмоциональной реакции наиболее часто используется динамика сердечного ритма. Однако интегральный характер этого показателя, тесная связь с состоянием различных функциональных систем требуют тщательного методического подхода. При отрицательных эмоциональных состояниях описано как снижение [2—4], так и увеличение частоты сердечных сокращений (ЧСС) [5, 6]. Можно предполагать, что противоречивость литературных данных объясняется процедурными различиями и недостаточной разрешающей способностью применявшихся методом регистрации вегетативных реакций.

В связи с этим в задачу настоящего исследования входил анализ ЧСС при отрицательных эмоциональных реакциях с использованием специально разработанных алгоритмов, обеспечивающих выявление тонкой динамики изменений ЧСС и их сопоставление с двигательной активностью животного.

Методика

Опыты проведены на 22 крысах в условиях хронического эксперимента. Животное помещали в камеру, установленную на упругой подставке. Колебания камеры, вызванные движением животного, регистрировали укрепленным на ней сейсмодатчиком. Усиленную, выпрямленную и преобразованную фильтром с постоянной времени 0,3 с сейсмограмму усредняли с помощью анализатора NTA-512B.

Отведение электрокардиограммы производили стальными иглами, введенными под кожу передней и задней конечностей. Автоматический анализ ЧСС осуществляли с помощью лабораторного аналого-цифрового вычислительного комплекса. Для измерения частоты сердечных сокращений применяли способ интегрирования импульсов фиксированной длительности и амплитуды, реализованный на аналоговой машине МН-10М. Частоту следования импульсов определяли R-зубцы электрокардиограммы. Статистически значимые реакции выделяли методом синхронного накопления на анализаторе NTA-512 В в реальном масштабе времени.

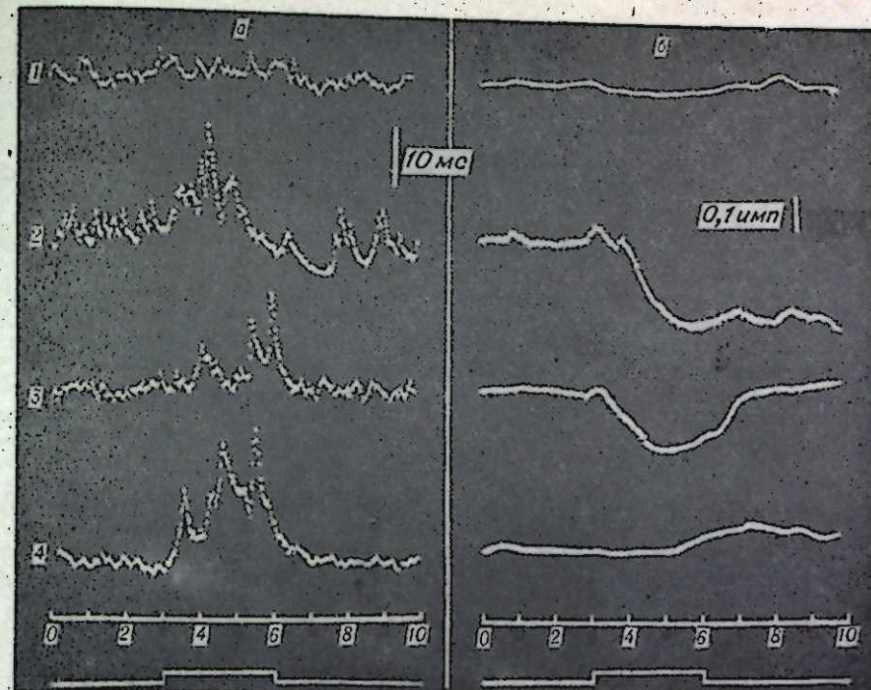
Программа опыта включала:

- 1) привыкание — 10 изолированных применений тона длительностью 3 с;
- 2) обучение — сочетание тона с неизбежным электрическим раздражением серией импульсов (100 Гц, 0,5 мс, 50—70 В; длительность серии 1 с); электрическое раздражение осуществляли через пол камеры с отставанием 2 с по отношению к началу тона;
- 3) контроль — изолированное предъявление условных стимулов через час и через сутки после обучения.

Результаты и их обсуждение

В процедуре привыкания в ответ на применение тона можно было наблюдать разные изменения сердечного ритма. У одних животных зарегистрирована тахикардия, у других — слабая брадикардическая или комплексная реакция с переходом начальной брадикардии в тахикардию. Взадрагивания животного, появлявшиеся в некоторых опытах как реакция на начало или конец звука, не сказывались на характере изменений ЧСС.

Обучение вызывало ярко выраженную отрицательную реакцию. Крысы пищали, пытались выбраться из камеры, наблюдались мочеиспускание, дефекация, увеличение глубины дыхания.



Изменение двигательной активности и частоты сердечных сокращений после обучения.

а) записи сейсмоаграммы; б) кривые изменений частоты сердечных сокращений. Каждая запись — результат усреднения 5 реакций на звуковой стимул. Внизу отметка звукового раздражения. 1 — реакция на предъявление тона до обучения; 2 — через час; 3 — через сутки после обучения; 4 — после 265 изолированных предъявлений тона.

После 10 сочетаний тона с болевым электрическим раздражением у всех исследованных животных при тестировании наблюдалась условно-рефлекторная брадикардия. Снижение ЧСС начиналось на первой секунде действия условного раздражителя. Длительность брадикардической реакции превышала время действия тона. Наибольшие изменения ЧСС составляли 3—4% по отношению к фоновой ЧСС до начала звука (см. рисунок).

Параллельная запись сейсмоаграммы показала снижение фоновой двигательной активности и появление условной двигательной реакции. Эта реакция возникала с задержкой около 2 с по отношению к началу тона, т. е. во временном интервале пропущенного в контроле безусловного стимула, и не сопровождалась изменением характера начавшейся ранее сердечной реакции. Отсутствие связи изменений ЧСС с условно-рефлекторным вздрагиванием животного отчетливо проявлялось и по мере угасания реакции. Угасание брадикардической реакции наблюдалось после 30—70 изолированных предъявлений условного стимула. Для угасания двигательной реакции требовалось 200—300 предъявлений тона. Таким образом, при наличии неизменной условной двигательной реакции можно было наблюдать уменьшение условно-рефлекторной брадикардии и постепенное замещение ее тахикардией (см. рис.).

Эксперименты показывают, что неизменным компонентом вырабатываемой эмоциональной реакции страха является снижение частоты сердечных сокращений.

Брадикардия отмечена и при пассивных отрицательных эмоциональных реакциях другого генеза: вызванных стимуляцией эмоциональных образований мозга [7, 8], предъявлением биологически значимых отрицательных раздражителей [4].

Наши результаты показывают, что при повторных предъявлениях условного стимула вслед за брадикардической появляется тахикардическая реакция, которая может маскировать начальную брадикардию при подсчете средней ЧСС за интервал времени, превышающий 1—3 с. Увеличение ЧСС на сигнал болевого раздражения, описанное в [5], по-видимому, связано с неадекватным выбором временного интервала для подсчета средней ЧСС.

Приведенные данные позволяют заключить, что регистрируемая при условно-рефлекторном воспроизведении эмоции начальная брадикардия является физиологическим индикатором эмоциональной реакции страха.

Институт физиологии СФ АМН СССР,
Новосибирск

Поступила в редакцию
27/IX 1974

1. Симонов П. В. 1970. Теория отражения и психофизиология эмоций. М., «Наука».
2. Hine V., Paolino R. 1970. Retrograde amnesia: production of skeletal but not cardiac response gradient by electroconvulsive shock.— Science, 169, 1224—1226.
3. Орджоникидзе Ц. А., Пхакадзе Л. Д. 1971. Изменения сердечного ритма в связи с разным эмоциональным состоянием у бескорковых и нормальных кошек.— В сб.: Структурная, функциональная и нейрохимическая организация эмоций. Л., «Наука», с. 134—137.
4. Adams D., Basselli G., Mancina G., Zanchetti A. 1971. Relation of cardiovascular changes in fighting to emotion and exercise.— J. Physiol., 212, 321—335.
5. Stebbins W., Smith O. 1964. Cardiovascular concomitants of the conditioned emotional response in the monkey.— Science, 144, 881—883.
6. Шидловский В. А. 1966. Анализ работы разных отделов сердца и сердечно-сосудистого компонента рефлекторных реакций.— Автореф. докт. дис., М., с.
7. Вайнштейн И. И. 1971. Изменение электроэнцефалограммы и вегетативных функций во время различных эмоциональных реакций, возникающих при прямом раздражении эмоциональных центров и гипоталамуса у собак.— В сб.: Структурная, функциональная и нейрохимическая организация эмоций. Л., «Наука», с. 126—129.
8. Ведяев Т. П. О системном функционировании и нейрохимическом характере эмоциональных реакций лимбического происхождения. Там же. с. 130—133.

N. V. Volk, V. P. Leutin, S. B. Tsvetovsky

CHANGES OF HEART RATE AS INDICATOR OF EMOTIONAL REACTION

In chronic experiments on rats changes of heart rate and motor activity were registered after aversive conditioning trials. After 10 tone-footshock pairing in all experiments conditioned reflex bradycardia and conditioned motor reaction appearing in time interval of unconditioned stimulus were registered during control test. Conditioned reflex bradycardia was not connected with motor activity of animals. It is an indicator of conditioned fear reaction

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Ю. А. УМАНСКИЙ. ИММУНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕАКТИВНОСТЬ ПРИ РАКЕ.
КИЕВ «ЗДОРОВ'Я», 1974, 240 с.

Изучение иммунологических взаимоотношений злокачественных опухолей с организмом привлекает пристальное внимание исследователей рака. Многие из них именно с этим направлением связывают свои надежды относительно дальнейшего развития методов диагностики и лечения злокачественной болезни. Интенсивное изучение вопросов иммунологии опухолей в последнее время определяется достижениями большого числа ученых, работающих в этой области, успешным развитием собственно иммунологии, лицо которой определяют три крупнейших обобщения последнего десятилетия: а) концепция иммунологического надзора за генетическим постоянством соматических клеток; б) генетический контроль иммунного ответа; в) выделение Т (тимус-зависимой) и В (тимуснезависимой) клеточных систем иммунитета с необходимостью взаимодействия Т и В клеток.

Сказанное иллюстрирует настоятельную необходимость упорядочения и обобщения новых фактов и представлений в области иммунологии рака.

Указанным требованиям полностью отвечает книга проф. Ю. А. Уманского.

Автор монографии, — как пишет в предисловии к ней известный онколог акад. АН УССР Р. Е. Кавецкий, — «поставил задачу охарактеризовать современное состояние иммунологии опухолей главным образом на основании данных последних 5—6 лет». Внимательное знакомство с книгой позволяет утверждать, что автор успешно справился с этой нелегкой задачей.

В первой главе книги лаконично и вместе с тем достаточно полно изложены сведения об объектах атаки иммунных сил организма — специфических опухолевых антигенах. Пять последующих глав монографии посвящены анализу гуморального иммунитета в противоопухолевых реакциях организма, изучению закономерностей продукции иммунных глобулинов и влияния их на опухолевые клетки различных классов.

Подробно обсуждаются в книге механизмы клеточного противоопухолевого иммунитета. Систематизированы новейшие данные иммунологии о взаимодействии в иммунном ответе различных популяций лимфоидных клеток, о продукции ими совсем недавно открытых и интенсивно изучаемых растворимых биологически активных факторов, получивших родовое название «лимфокинины» и месте последних в этом взаимодействии.

В книге рассматриваются вопросы взаимодействия клеточных и гуморальных факторов противоопухолевого иммунитета, место иммунологической толерантности при опухолевом процессе, вопросы неспецифической противоопухолевой резистентности организма.

Особо интересны читателю, на наш взгляд, заключительные главы монографии, посвященные регуляции противоопухолевых реакций организма и современным достижениям в иммунодиагностике и иммунотерапии опухолей.

Наряду с очевидными достоинствами книги укажем на мелкий, но тем более обидный ее недостаток: нескольких работ, цитированных автором, не оказалось в списке литературы.

В целом работу Ю. А. Уманского следует признать полезной и своевременной. Книга может быть интересна онкологам, иммунологам, практическим врачам, студентам медицинских институтов и биологических факультетов университетов.

Е. В. Груntenko.

ПАМЯТИ Н. Д. ГРАДОБОВЕВА

2 июля 1975 года после тяжелой и продолжительной болезни на 62-м году жизни скончался Заслуженный деятель науки РСФСР, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий кафедрой почвоведения Омского сельскохозяйственного института, профессор Градобоев Николай Дмитриевич.

Свою трудовую деятельность он начал в 1936 г. после окончания Пермского сельскохозяйственного института. Вся жизнь Н. Д. Градобоева была связана с Омским сельскохозяйственным институтом, в котором он прошел путь от ассистента до профессора. Будучи почвоведом, он всегда оставался агрономом, для которого почва не только геофизический объект, но и основное средство сельскохозяйственного производства.

Круг научных интересов Николая Дмитриевича широк и разнообразен. В 1938—1940 гг. он возглавил все работы по детальному обследованию почв госсортучастков в Красноярском крае и рекогносцировочному обследованию для оценки типичности и определения зоны деятельности Госсортучастков. В результате этих работ было выполнено почвенно-климатическое районирование Красноярского края.

С 1947 по 1952 год Н. Д. Градобоев возглавляет почвенный отряд Южно-Енисейской экспедиции СОПСа АН СССР, детально исследует почвы и условия сельскохозяйственного производства Хакасии и всего левобережья Минусинской впадины. Им составлены на всю эту территорию среднemasштабные почвенные карты по административным районам и дана подробная генетическая и агропроизводственная характеристика почв этой территории.

В течение ряда лет он участвует в комплексных экспедициях с лесоводами, изучая лесорастительные условия почв для государственных лесных полос, особенности зольного состава хвои и подстилок в различных лесах.

Он первым исследовал черноземные почвы в парковых лиственных лесах низкогогорного Алтая и Кузнецкого Алатау и выделил тип бурых лесных почв в Сибири. К почвенно-географическим работам относится составленная при его участии и под его редакцией монография «Почвы Омской области» и почвенная карта Омской области, завершено почвенно-эрозионное районирование Омской области.

В 1954 г. Н. Д. Градобоев начал изучение солонцовых почв и до последних дней руководил проблемной лабораторией по агротехнической и химической мелiorации при Омском СХИ и ее филиалом при Алтайском сельскохозяйственном институте.

Отличный педагог, умелый организатор Н. Д. Градобоев подготовил большую группу ученых — кандидатов и докторов наук. Был проректором Омского сельскохозяйственного института, заместителем директора по науке СибНИИСХоза, первым деканом и организатором факультета агрохимии и почвоведения.

Член КПСС с 1943 г., Н. Д. Градобоев неоднократно избирался кандидатом и членом Омского обкома КПСС, являлся членом Совета по земледелию при СО ВАСХНИЛ, членом Омской областной плановой комиссии и областного технического совета, членом учебно-методической комиссии при МСХ СССР.

Ушел из жизни замечательный человек, крупный ученый, талантливый педагог и воспитатель Николай Дмитриевич Градобоев. Светлая и добрая память о Николае Дмитриевиче Градобоеве навсегда сохранится в наших сердцах.

Группа товарищей

ИЗВЕСТИЯ СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ АН СССР

Главный редактор чл.-корр. М. Ф. Жуков

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

Ответственный редактор чл.-корр. И. А. Терсков, д-р биол. наук В. Ф. Альтергог, д-р биол. наук А. С. Исаев, д-р с.-х. наук Р. В. Ковалев, д-р биол. наук И. Ю. Коропачинский, чл.-корр. Ф. Э. Реймерс, д-р биол. наук Р. И. Салганик, д-р биол. наук В. В. Хвостова, 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. Филоновичева
Технический редактор А. В. Семкова
Корректоры В. В. Борисова, Н. М. Быкова

Сдано в набор 11 мая 1975 г. Подписано к печати 13 августа 1975 г. МН 12317. Формат 70×108^{1/16}.
Бумага типографская № 2. 10,25 печ. л., 14,4 усл.-печ. л., 15,3 уч.-изд. л. Тираж 1475 экз. Заказ № 529.
Цена 70 коп.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука» 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ

журнала «Известия СО АН СССР,
серия биологических наук»

Журнал публикует оригинальные сообщения по следующим разделам биологии: ботаника, зоология, микробиология и вирусология, цитология и генетика, биохимия, физиология, почвоведение; кроме того, публикуются рецензии на монографии, информация о проходящих в Сибирском отделении АН СССР симпозиумах и конференциях по проблемам биологии, хроника о деятельности Объединенного Ученого Совета по биологическим наукам. Материалы, имеющие характер принципиальной новизны, могут быть срочно опубликованы в разделе «Краткие сообщения».

Представляемые в журнал статьи должны в сжатой форме давать полное представление о полученных автором результатах работы и содержать данные, характеризующие достоверность и воспроизводимость излагаемых фактов.

Статьи по вопросам систематики растений и животных, посвященные новым таксонам и другим вопросам, должны быть оформлены с учетом правил, принятых в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» и «Международном кодексе по систематике животных».

Рукопись должна иметь направление от учреждения, в котором выполнялась работа. К тексту статьи, прилагается краткая аннотация на русском и английском языках, размером не более полстраницы машинописного текста. Необходимо привести транскрипцию фамилии автора на английском языке.

В статье должен соблюдаться следующий порядок изложения: введение, методика, результаты исследования, обсуждение их, выводы, список литературы, резюме на английском языке. Английское резюме, список литературы и подписи к рисункам даются на отдельных листах.

Рукописи статей, включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, не должны превышать 12 машинописных страниц, кратких сообщений и отчетов о конференциях — 5 страниц, рецензий на книги — 3 страницы. На обороте рисунков следует обозначить карандашом фамилии авторов и название статьи. В подписях к рисункам должны быть приведены: название каждого рисунка, объяснение значений всех кривых, букв, цифр и прочих условных обозначений. Все графы в таблицах и сами таблицы должны иметь заголовки. Как рукопись статьи, так и все рисунки и фотографии представляются в двух экземплярах. Фотографии должны быть четкими и напечатанными на белой глянцевой бумаге.

Список литературы включает лишь упомянутых в тексте авторов. При ссылке в тексте на авторов в прямых скобках указывается номер работы по порядку цитирования. В этом же порядке ссылки на статьи располагаются в списке литературы. Список составляется по следующей схеме: автор (фамилия, инициалы), год, название статьи, название журнала, том (арабская цифра, подчеркнута), страницы (от — до). Для книг указывается город, издательство.

В конце статьи необходимо указать полностью имя, отчество и фамилию автора, домашний и служебный адреса и телефоны. Рукописи следует отправлять по адресу: Новосибирск, 99, Советская, 18 к. 331.

СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»

готовит к выпуску следующие книги:

Легкое в норме.

Легкое в патологии, ч. I (Воспалительные и онкологические заболевания).

Легкое в патологии, ч. II (Аллергические заболевания, нарушения геодинамки и иннервации).

В. А. Матюхин, А. В. Евцихевич, Д. В. Демин. Биоритмология перемещений человека.

В. В. Хаскин. Энергетика теплообразования и адаптации к холоду.

Е. В. Науменко, Н. К. Попова. Серотонин и мелатонин в регуляции эндокринной системы.

А. Н. Сегаль. Очерки экологии американской норки.

Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики.

В. К. Дмитриенко, Е. С. Петренко. Муравьи таежных биоценозов Сибири.

Н. Н. Воробьева. Энтомопатогенные вирусы.

Южная тайга Прииртышья.

Природные режимы и топогеосистемы Приангарской тайги. Природные ресурсы Сибири (исследование, преобразование и охрана).

Л. И. Тюлина. Влажный прибайкальский тип пояса растительности.

Природные условия Северо-Восточного Прибайкалья.

Книги высылаются наложенным платежом. Заказы направлять по адресу: 630090, Новосибирск, 90, Морской проспект, 22. Магазин «Наука».